



Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche

**"RELACIONES ENTRE LA ESTRUCTURA FORESTAL Y EL RENDIMIENTO
DEL BOSQUE DE *Nothofagus alpina* Y *Nothofagus obliqua* EN GRADIENTES DE
EDAD Y CALIDAD DE SITIO"**



Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología

Alumno: Ing. Ftal. Hernán Attis Beltrán

Director: Dr. Luis Mario Chauchard

Codirector: Dr. Guillermo Martínez Pastur

2015

RESUMEN

En el Parque Nacional Lanín, Argentina, existe una larga tradición en el manejo forestal del bosque mixto compuesto por *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*, y además, hace aproximadamente una década se han comenzado con ensayos de plantaciones *in-situ* y *ex-situ*. El manejo sustentable de los recursos naturales enfrenta el desafío de compatibilizar la conservación con la necesidad de satisfacer los requerimientos de las poblaciones. Para realizar un manejo forestal adecuado, es necesario desarrollar la suficiente información ecológica, biométrica y silvícola, que permita definir sistemas de predicción y manejo que ayuden a la ordenación forestal, y de esta manera aumentar progresivamente el conocimiento sobre la estructura forestal y los cambios que en ella se producen. Esto es el pilar fundamental para la correcta toma de decisiones que aseguren la sustentabilidad de los procesos propuestos e implementados.

Los estudios biométricos forestales son la base para el desarrollo de modelos, los cuales son necesarios para conocer la estructura de los bosques, tanto en el presente, como también en el pasado y/o en el futuro. Los modelos biométricos, como herramientas de predicción, son indispensables para la correcta planificación del manejo forestal. A través de las distintas herramientas y metodologías que ofrece la biometría forestal se puede describir el bosque mediante variables estáticas (p.e. diámetro medio, altura dominante, densidad, diámetro de copa) o dinámicas (p.e. crecimiento, mortalidad, competencia) que permitan a los investigadores tener parámetros de comparación entre los mismos.

El objetivo de la presente tesis fue determinar relaciones entre variables de estructura forestal y productividad de los bosques de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*, para lo cual se plantearon los siguientes objetivos específicos: (i) Analizar cambios en las variables de estructura forestal en rodales puros y regulares de ambas especies a lo largo de gradientes de edad y calidad de sitio de los rodales, (ii) Caracterizar biométricamente los patrones del crecimiento y rendimiento de los rodales en gradientes de edad y de calidad de sitio, (iii) Determinar la existencia de similitudes entre las variables dimensionales y patrones de los crecimientos entre las especies estudiadas, y (iv) Desarrollar y analizar modelos de crecimiento y rendimiento que permitan interpretar aspectos biológicos de las especies y establecer los niveles de producción para la industria de primera transformación.

A través de los distintos capítulos de la tesis se estudiaron las variables que mejor describen la estructura forestal como la calidad de sitio, la altura dominante, el diámetro, la

forma del fuste y de la copa. Para dichos análisis se han obtenido datos del bosque de distintas fuentes: análisis fustales, tarugos de incremento, parcelas permanentes y temporales. Con los datos se ajustaron distintos modelos, los cuales explican la estructura forestal de los bosques de *N. alpina* y *N. obliqua* en gradientes de edad y calidad de sitio, y que son a su vez herramientas de gestión que facilitan la toma de decisiones y el planeamiento silvícola.

Para clasificar los sitios se desarrolló el índice de sitio y el índice diamétrico de sitio. El primero se trata de un índice de sitio tradicional, en el que se ha elegido una edad de referencia (a la altura del pecho) y permitió realizar una familia de curvas anamórficas para *N. alpina*, otra para *N. obliqua* y otra para utilizar en bosques mixtos. El segundo es una alternativa al índice de sitio tradicional, el denominado índice diamétrico de sitio, en el que en lugar de la edad de referencia se ha utilizado el diámetro promedio de referencia.

Posteriormente, se construyó un modelo de incremento y rendimiento en diámetro para *N. alpina*, dado que los modelos para *N. obliqua* ya habían sido desarrollado previamente. La función de Bertalanffy-Richards utilizada tiene la virtud de poseer una base teórica y, por lo tanto, significado biológico. En los ajustes fueron representados el estrato superior (dominante y co-dominante) y el estrato intermedio. La función de Bertalanffy-Richards en su forma derivada no utiliza la edad y es de gran utilidad en los bosques nativos, donde la edad es una variable costosa y difícil de medir.

Estimar el volumen del fuste en la forma más precisa que sea posible es esencial en el manejo forestal. Si se desconoce esa información es posible realizar una sobre-explotación forestal que conduce a un deterioro del bosque, con un impacto directo en su biodiversidad y en los bienes y servicios ecosistémico que brinda. Con ese sentido, se desarrollaron los modelos de perfil de fuste de *N. alpina* y *N. obliqua*, y a partir de estos, los modelos que permiten estimar en forma precisa el volumen del fuste y de distintos productos forestales usando variables de fácil medición en el campo como el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total.

La estructura forestal está fuertemente relacionada a las dimensiones de la copa que los árboles desarrollan en función de sus capacidades de crecimiento y sus condiciones particulares. A través del análisis de las variables altura, DAP, diámetro de copa y largo de copa de *N. alpina* y *N. obliqua*, se pudo observar la relación entre las dimensiones de la copa y las variables que habitualmente se toman en los inventarios forestales (DAP y altura), siendo la relación entre DAP y diámetro de copa y la relación entre altura y largo de copa las

más correlacionadas.

Finalmente, se interpretaron a lo largo de la tesis los patrones de crecimiento de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*, y fueron modelados para determinar las relaciones entre la estructura forestal y el rendimiento.

SUMMARY

In the Lanin National Park, Argentine, there is a long tradition in forest management of mixed *Nothofagus alpina* and *N. obliqua* woods, and also about a decade ago have begun trials of plantations *in-situ* and *ex-situ*. Sustainable management of natural resources has the challenge of reconciling conservation with the need to satisfy the requirements of human populations. To propose an adequate forest management, it is necessary to develop enough ecological, biometric and silvicultural information, in order to define forecast and management systems to help managers, and thus, gradually increase the knowledge about forest structure and the potential changes that occur, because it is fundamental to propose good decisions to ensure the sustainability of the proposed and implemented processes.

Forest biometric studies are needed for the development of models, which are necessary to understand the structure of forest stands for present, past and future. Biometric models, as predictive tools, are essential for proper forest management planning. Through the different tools and methodologies offered by the forest biometrics can describe the forest using static variables (e.g. average diameter, dominant height, density, and crown diameter) or dynamic (e.g. growth, mortality, competition) that allow researchers to compare parameters among the trees.

The aim of this thesis was to determine relationships between variables of forest structure and yield of *Nothofagus alpina* and *N. obliqua* forests, following the specific objectives defined as: (i) Analyze changes in forest structure variables in pure and even aged stands of both species along age and site quality gradients, (ii) Biometric characterization of the growth and yield patterns of stands along age and site quality gradients, (iii) Identify similarities between size variables and growth patterns between studied species, and (iv) Develop and analyze growth and yield models that explain biological aspects of the species and set yield levels for the sawmill industry.

Through the different chapters of the thesis, the variables that best describe the forest structure and site quality of the stands were the dominant height, diameter, stem tree and crown form. For these analyzes, data were obtained from different sources: stem analyses, increment borer samples, permanent plots and temporary plots. With the data, different models were adjusted, which can explain forest structure of *Nothofagus alpina* and *N. obliqua* forest. These models and analyses can be used as management tools that facilitate the decision making and the forestry planning.

Site index and site diametric index were developed for site classification of the different stands. The first is a traditional site index, which included a reference age at breast height, and allowed to develop an anamorphic family curves for *Nothofagus alpina* and *N. obliqua*, and another group of curves for potential uses in mixed forests. The second proposal is an alternative to these traditional site indexes, called here as diametric site index, which proposed the use of the average reference diameter instead the tree height.

With these models, increment and yield diameter models for *Nothofagus alpina* were constructed; due to models for *N. obliqua* had been previously developed. The Bertalanffy-Richards function was used because has unique values and easy understand theoretical basis and, therefore, a good biological significance. Upper canopy layer (dominant and co-dominant) and intermediate layer were represented in model proposal. Bertalanffy-Richards function in derivative form does not use age, and this is useful in native forests due to age is an expensive and difficult variable to measure.

Increase the accuracy in the stem volume estimation is essential in forest management. If that information is unknown, it is possible that forest over-exploitation occurred, leading to a permanent deterioration of the forest system, with a direct impact over biodiversity and ecosystem goods and services. In that sense, *Nothofagus alpina* and *N. obliqua* stem taper model were developed, and from these, models that estimate accurately stem volume and other forest products were proposed, using easily measured variables in the field as the diameter at breast height (DBH) and the total height.

Forest structure is strongly related to crown size, which the trees developed in function of their capacity for growth and particular conditions. Through the analysis of *Nothofagus alpina* and *N. obliqua* variables like height, DBH, crown diameter and length crown, relationship between crown dimensions and variables that are usually taken in forest inventories (DBH and height) were observed being relationship between DBH and crown

diameter and relationship between height and length of crown more correlated.

Nothofagus alpina and *N. obliqua* growth patterns were interpreted along the thesis, and to determine the relationships between forest structure and performance were modeled.

AGRADECIMIENTOS

Este es un momento muy especial ya que he finalizado mi tesis; siento una gran satisfacción, de ver la cantidad de gente con la que he trabajado a lo largo de este tiempo, la cual me prestó su ayuda.

En primer lugar quiero nombrar a mis directores, al Dr. Luis Chauchard y al Dr. Guillermo Martínez Pastur, los cuales me brindaron su confianza enseñándome no solo lo pertinente a mi disciplina sino también a ser mejor persona. Le doy un gran valor a sus consejos y contribuciones, los cuales me han guiado en esta etapa de mi vida.

Quiero agradecer al Asentamiento Universitario de San Martín de los Andes (AUSMA) de la Universidad Nacional del Comahue por el lugar de trabajo brindado. Y a la valiosa gente que trabaja allí, que directa o indirectamente han colaborado en la elaboración de esta tesis: Renato Sbrancia, Alejandro Dezzotti, Georgina Sola, Cristina Frugoni, Ariel Mortoro, Abel Velásquez, Mariano Catalán, Cecilia Monte, Lorena Laffitte, Alberto Rabino y Facundo Gómez.

También quiero agradecer a Marcelo González Peñalba y Martín Lara, del Parque Nacional Lanín (APN), por la paciencia y la ayuda que me han dado. A Juan Manuel Cellini y Pablo Yapura de la Universidad Nacional de la Plata (UNLP) por su colaboración y hospitalidad. Al Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC- CONICET), particularmente a María Vanessa Lencinas, a Horacio Ivancich y a Rosina Soler Esteban por el apoyo y contención en el inicio de este camino. Al departamento de posgrado del CRUB (UNCO) por la buena predisposición.

Agradezco al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por el financiamiento que me han otorgado a través de las becas de posgrado.

En la medida que voy nombrando a cada uno de los que me ayudaron se me hace presente mi familia. Mis padres Marta y Eduardo, que me han guiado en esta vida transmitiéndome valores como la responsabilidad, la humildad, el respeto por el prójimo y el amor hacia los demás. Mis hermanos, Melina, Juan Pablo, Leticia, Carolina y Andrea, que junto a sus familias han sabido levantarme, sostenerme y ponerme a marchar para ir en busca de mis sueños. Aquí he llegado gracias a ellos.

Finalmente a Victoria, la persona que he elegido para compartir mi vida.

A mi madre y mi padre...

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

CAPÍTULO 1: Introducción general.....1

1.1. El bosque andino-patagónico

1.2. Las especies forestales

1.2.1. *Nothofagus alpina*

1.2.2. *Nothofagus obliqua*

1.2.3. Diferencias y similitudes ecofisiológicas entre las especies

1.3. Historia de uso

1.4. Biometría forestal

1.5. Hipótesis y objetivos

1.5.1. Hipótesis

1.5.2. Objetivo general

1.5.2.1. Objetivos específicos

1.6. Estructura de la tesis

CAPÍTULO 2: Curvas preliminares de índice de sitio para bosques puros y mixtos de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*.....19

2.1. Introducción

2.2. Métodos

2.3. Resultados

2.4. Discusión

2.5. Conclusión del capítulo

CAPÍTULO 3: Análisis de la calidad de sitio para *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* a través del índice diamétrico de sitio.....39

3.1. Introducción

3.2. Métodos

3.3. Resultados

3.4. Discusión

3.6. Conclusión del capítulo

CAPÍTULO 4: Modelo de crecimiento diamétrico para <i>Nothofagus alpina</i>	56
4.1. Introducción	
4.2. Métodos	
4.3. Resultados	
4.4. Discusión	
4.5. Conclusión del capítulo	
CAPÍTULO 5: Funciones de perfil de fuste y de volumen para <i>Nothofagus alpina</i> y <i>N. obliqua</i>	73
5.1. Introducción	
5.2. Métodos	
5.3. Resultados	
5.4. Discusión	
5.5. Conclusión del capítulo	
CAPÍTULO 6: Relaciones entre las dimensiones de la copa, diámetro y altura de árboles del estrato superior de <i>Nothofagus alpina</i> y <i>N. obliqua</i>	91
6.1. Introducción	
6.2. Métodos	
6.3. Resultados	
6.4. Discusión	
6.5. Conclusión del capítulo	
CAPÍTULO 7: Discusión general.....	103
CAPÍTULO 8: Conclusiones de la tesis.....	111
CAPÍTULO 9: Bibliografía citada.....	113
ARTÍCULO DE RESPALDO	135

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

FIGURAS

- Figura 1.1:** Distribución natural de los bosques con *N. alpina* (raulí) en Argentina (Sabatier *et al.* 2011).....5
- Figura 1.2:** Distribución natural de los bosques con *N. obliqua* (roble) en Argentina (Sabatier *et al.* 2011).....7
- Figura 2.1:** Años promedio en alcanzar la altura del DAP por clase de sitio.....26
- Figura 2.2:** Curvas altura dominante-edad de los árboles de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* dentro del periodo de interés (líneas enteras) para la edad a la altura del pecho y a una EAP de referencia de 45 años (línea punteada).....27
- Figura 2.3:** A, B y C: Curvas altura dominante-edad de los árboles, contrastadas con la curva guía de los modelos. D: IMA para las curva guías.....29
- Figura 2.4:** Familia de curvas de índice de sitio para cada especie versus los árboles de la clase. Na: *Nothofagus alpina*; No: *N. obliqua*. Los números romanos indican la clase de sitio de los árboles graficados.....30
- Figura 2.5:** Familia de curvas de índice de sitio para el modelo mixto versus los árboles de la clase. Na: *Nothofagus alpina*; No: *N. obliqua*. Los números romanos indican la clase de sitio de los árboles graficados.....31
- Figura 2.6:** Distribución de los parámetros en función del índice de sitio y ajuste de modelos lineales. b_0 , b_1 y b_2 : parámetros promedios por clase de sitio, obtenidos del ajuste individual del modelo [4]; R^2 : coeficiente de determinación.....31
- Figura 2.7:** A: Curvas de calidad de sitio de *Nothofagus alpina* (Na) y *N. obliqua* (No). Los números romanos indican las clases de sitio. B: Diferencias porcentuales entre el modelo de *N. alpina* y *N. obliqua*.....32
- Figura 2.8:** Diferencias en el IMA entre el modelo mixto y el de *Nothofagus alpina* y entre el modelo mixto y el de *N. obliqua*.....33
- Figura 3.1:** Evaluación del número de árboles dominantes que podrían ser promediados sin afectar el indicador altura dominante.....45

Figura 3.2. A: Representación gráfica de los datos altura-DAP obtenidos de las parcelas. B: Representación gráfica de los datos altura-edad obtenidos del análisis fustal de ambas especies: <i>Nothofagus obliqua</i> y <i>N. alpina</i>	47
Figura 3.3: Representación gráfica del modelo de Chapman-Richards ajustado a los datos de <i>Nothofagus alpina</i> , <i>N. obliqua</i> y ambas especies juntas (mixto).....	48
Figura 3.4: Gráfico de residuos de los modelos ajustados: <i>Nothofagus alpina</i> , <i>N. obliqua</i> y ambas especies juntas (mixto).....	48
Figura 3.5: Familia de curvas de IDS para <i>Nothofagus alpina</i> y <i>N. obliqua</i> superpuestas a los datos altura-DAP de ambas especies. Las curvas pertenecen a los IDS de: 17 m, 21,5 m, 26 m, 30,5 m y 35 m.....	50
Figura 3.6: Relación entre el IDS y el IS mediante el ajuste de una función lineal.	51
Figura 3.7: Relaciones entre el IS, el Dap y la edad.....	52
Figura 4.1: Datos de crecimiento dimétrico en función del DAP en función de su estrato social.....	65
Figura 4.2: Función [4] ajustada a los valores de crecimientos diamétricos anuales en función del DAP para cada uno de los estratos.....	66
Figura 4.3: Función de rendimiento en diámetro [2], obtenida a partir de la [4] para cada uno de los estratos.....	68
Figura 4.4: Función de crecimiento diamétrico en función de la edad [3] obtenida a partir de la función [2] para cada uno de los estratos.....	68
Figura 5.1: Dispersión de alturas relativas respecto a diámetros relativos de los árboles incorporados al ajuste de los modelos de perfil de fuste.....	80
Figura 5.2: Estadísticos de ajuste de la estimación del diámetro con corteza para las alturas relativas. RECM%: raíz del error cuadrático medio porcentual. [1]: Bennett y Swindel (1972); [3]: Demaerschalk (1972); [4]: Clutter (1980).....	82
Figura 5.3: Perfiles de fuste de <i>Nothofagus alpina</i> y <i>N. obliqua</i> , obtenidos con el modelo de Bennett y Swindel (1972) [1], en función de dos alturas y dos DAP previamente establecidos.....	83

Figura 5.4: Estadísticos de ajuste de la estimación del volumen de fuste a partir de la estimación del modelo de Bennett y Swindel (1972). RECM%: raíz del error cuadrático medio porcentual.....	85
Figura 5.5: Estadísticos de ajuste de la estimación del volumen de troza a partir de la estimación del modelo de Bennett y Swindel (1972). RECM%: raíz del error cuadrático medio porcentual.....	86
Figura 6.1: Análisis de dispersión de los datos. A: <i>Nothofagus alpina</i> . B: <i>N. obliqua</i> ...	97
Figura 6.2: Funciones ajustadas versus los datos promedio observados. Izquierda: función [3]. Derecha: función [4].....	99
Figura 6.3: Volumen máximo de copa en función de la edad y para distintas clases de sitio de individuos del estrato superior. Izquierda: <i>Nothofagus alpina</i> . Derecha: <i>N.obliqua</i>	100

CUADROS

Cuadro 1.1: Composición y distribución geográfica de subgéneros de <i>Nothofagus</i> ...	3
Cuadro 2.1: Datos principales del conjunto de árboles que constituyó la muestra para el estudio. EAP: Edad al DAP.....	26
Cuadro 2.2: Parámetros y estadísticos de los ajustes globales o curvas guías para cada especie y en conjunto. R^2 : coeficiente de determinación (%); EEE: error estándar de la estimación (m); EAM: error absoluto medio (m); b_0, b_1, b_2 : parámetros o coeficientes. Na: <i>Nothofagus alpina</i> ; No: <i>N. obliqua</i>	29
Cuadro 2.3: Estadísticos de las diferencias entre las estimaciones del modelo de <i>Nothofagus alpina</i> y <i>N. obliqua</i> . CS: clase de sitio; RSC: suma del cuadrado de los residuos (m); EAM: error absoluto medio (m).....	32
Cuadro 3.1: Datos obtenidos de las PMP.....	46
Cuadro 3.2: Datos obtenidos del análisis fustal.....	46
Cuadro 3.3: Parámetros estimados (a, b y c) obtenidos de los ajustes de los modelos de <i>Nothofagus alpina</i> , <i>N. obliqua</i> y mixto (para los datos de ambas especies juntas) y estadísticos del ajuste: coeficiente de determinación (R^2); error estándar de la	

estimación (EEE); error absoluto medio (EAM).....	47
Cuadro 4.1: Datos empleados para ajustar los modelos de crecimiento diamétrico. Los mismos son: incrementos del dap promedios por clase diamétrica y para cada estrato social. n: tamaño de la muestra; id: incremento del DAP.....	65
Cuadro 4.2: Parámetros y estadísticos del ajuste del modelo de crecimiento en diámetro [4]. a, m y D: parámetros; R^2 : coeficiente de determinación; CME: cuadrado medio del error; EEE: error estándar de la estimación; EAM: error absoluto medio...	67
Cuadro 4.3: Parámetros de la función [2]: k, m y D. Y parámetros de vida: MCA: media del crecimiento absoluto (cm.año^{-1}); TV: tiempo de vida (años); DPI: valor del diámetro en el punto de inflexión (cm); CRPI: tasa de crecimiento relativo en el punto de inflexión; TPI: tiempo en el que ocurre el crecimiento máximo absoluto (años)...	67
Cuadro 5.1: Estadísticos descriptivos de los árboles que constituyeron la muestra para el estudio.....	79
Cuadro 5.2: Distribución de los arboles muestra por clases de DAP y clases de altura...	79
Cuadro 5.3: Estadísticos de ajuste de los modelos de perfil de fuste. R^2 : coeficiente de determinación; R^2_{aj} : coeficiente de determinación ajustado; EEE: error estándar de la estimación; EAM: error absoluto medio.....	80
Cuadro 5.4: Parámetros estimados de los modelos de perfil de fuste.....	81
Cuadro 5.5: Estadísticos de error y dispersión de la función de volumen [9]. RCME: raíz del error medio cuadrático; RCME%: raíz del error medio cuadrático porcentual; EAM: error absoluto medio.....	85
Cuadro 6.1: Datos principales del conjunto de árboles que constituyó la muestra para el estudio.....	96
Cuadro 6.2: Matriz de relaciones entre las variables. r: coeficiente de correlación de Pearson.	97
Cuadro 6.3: Parámetros y estadísticos de las funciones lineales ajustadas. R^2 : coeficiente de determinación. EEE: error estándar de la estimación. Parámetros: a, b, c y d. Valor p: probabilidad en tabla Anova para un $\alpha= 95\%$	98

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. EL BOSQUE ANDINO-PATAGÓNICO

En la Argentina el Bosque Andino-Patagónicos se presenta a lo largo de una estrecha franja entre los 36° 50' y 55° 03' LS, desde el noroeste de la provincia de Neuquén hasta el sur de Tierra del Fuego, cubriendo aproximadamente tres millones de hectáreas (SAGPyA 2007). Se extiende longitudinalmente a través de 2200 km y en el sector más ancho alcanza 75 km de extensión. El área de estudio, la cuenca de los lagos Lácar y Nonthué, pertenece fitogeográficamente a los Bosques Andino-Patagónicos (Cabrera y Willink 1980).

El clima es templado-frío y húmedo, causado por el ingreso de masas de aire húmedo desde el Océano Pacífico a través de los profundos valles transversales, que pierden gran parte de su humedad en forma de precipitaciones (Frenguelli 1941). Los vientos húmedos del oeste provocan un gradiente de precipitaciones que disminuye desde el occidente hacia el límite oriental (SAGPyA 2007). El régimen de las precipitaciones es invernal, produciéndose una estación seca diferenciada en primavera/verano. Las mayores temperaturas medias anuales se dan en el norte (9,5°C) y las menores en el sur (5,4°C), y la amplitud térmica varía en el mismo sentido, siendo de 14°C en el norte y de 4°C en el sur (SAGPyA 2007). Las diferencias altitudinales y la heterogeneidad del relieve originan una gran variedad climática.

Un proceso característico en el norte del Bosque Andino Patagónico es el vulcanismo, el cual cubrió el área a través de repetidas erupciones con un manto de cenizas volcánicas. Luego la meteorización dio lugar a suelos formados por arcillas alofánicas. En el oeste hay Litosoles, que son suelos característicos de altas cumbres, y a medida que se avanza hacia el este hay Andosoles que luego le dan lugar a Cambiosoles y finalizan en el límite con la estepa con Regosoles (SAGPyA 2007).

A diferencia de lo que ocurre en otros bosques argentinos, el número de especies arbóreas es reducido. A medida que se asciende en altura y se avanza en latitud el número de especies disminuye y el número de individuos dentro de la misma especie es mayor (Tortorelli 2009). Solo 20 del total de géneros existentes en los bosques subantárticos corresponden a árboles, y en la zona de estudio el 90% de la superficie boscosa está

constituido por especies latifoliadas del género *Nothofagus*.

1.2. LAS ESPECIES FORESTALES

El género *Nothofagus* se distribuye en los bosques templados del hemisferio sur y está conformado por 36 especies (Cuadro 1.1). Su área de distribución comprende el extremo sur de América del Sur, Australia (incluyendo la isla de Tasmania), Nueva Zelandia, Nueva Caledonia, Nueva Guinea y otras pequeñas islas oceánicas (Melville 1982). La posición de estas áreas disjuntas otorga al género *Nothofagus* una gran importancia fitogeográfica, ya que indica una posible conexión en el pasado geológico entre América del Sur y Oceanía (Del Moral 1978, Ramírez 1987, Romero 1988).

Los *Nothofagus* pertenecen a la familia monogénica Nothofagaceae, formada por cuatro subgéneros: *Nothofagus*, *Fuscospora*, *Lophozonia* y *Brassospora* (Hill 1992, Hill y Jordan 1993, Manos 1997, Vergara *et al.* 2014). *Brassospora* es el único subgénero que no está representado en Sudamérica. Seis especies, 4 del subgénero *Nothofagus* y 2 especies de *Lophozonia*, habitan en Argentina (Donoso 1987). Heenan y Smitsen (2013) proponen una nueva clasificación taxonómica en donde divide a los *Nothofagus* en cuatro géneros: *Nothofagus*, *Fuscospora*, *Lophozonia* y *Trisyngyne*. Dado que es una modificación taxonómica reciente, se considerará en la tesis la clasificación anterior.

Según Manos (1997), *N. alpina* y *N. obliqua* pertenecen al subgénero *Lophozonia*, y guardan una relación filogenética muy cercana, lo que ha dado lugar a la existencia de híbridos naturales en los sitios en los que crecen en la misma área y poseen condiciones ambientales específicas (Donoso *et al.* 1990, Gallo 2004, Vergara *et al.* 2014). Para estos híbridos se ha propuesto la nomenclatura *Nothofagus* x *alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst. (Lennon *et al.*, 1987) y más recientemente *Nothofagus* x *dodecaphleps* Mike L. Grant & E. J. Clement (Grant y Clement 2004). Si bien se trata de dos especies distintas, la cercana relación filogenética entre *N. alpina* y *N. obliqua* trae aparejado similitudes ecológicas y fisiológicas entre ellas, que pueden influir en las propuestas de manejo para ambas especies.

Cuadro 1.1: Composición y distribución geográfica de subgéneros de *Nothofagus* (Fuente: Moreira-Muñoz 2011)

Subgénero	Distribución	N° sp.	Especies
<i>Nothofagus</i>	Sudamérica	5	<i>N. antarctica</i> , <i>N. betuloides</i> , <i>N. dombeyi</i> , <i>N. pumilio</i> , <i>N. nítida</i> .
	Sudamérica	1	<i>N. alessandrii</i> .
<i>Fuscospora</i>	Tasmania	1	<i>N. gunnii</i> .
	Nueva Zelanda	3	<i>N. truncata</i> , <i>N. fusca</i> , <i>N. solandri</i> .
	Sudamérica	4	<i>N. alpina</i> , <i>N. glauca</i> , <i>N. macrocarpa</i> , <i>N. obliqua</i> .
<i>Lophozonia</i>	Nueva Zelanda	1	<i>N. menziesii</i> .
	Tasmania-Australia	1	<i>N. cunninghamii</i> .
	Australia	1	<i>N. moorei</i> .
	Nueva Caledonia	5	<i>N. balansae</i> , <i>N. baumanniae</i> , <i>N. codonandra</i> , <i>N. discoidea</i> , <i>N. aequilateralis</i> .
<i>Brassospora</i>	Nueva Guinea	14	<i>N. brassii</i> , <i>N. carrii</i> , <i>N. crenata</i> , <i>N. flaviramea</i> , <i>N. grandis</i> , <i>N. nuda</i> , <i>N. perryi</i> , <i>N. pseudoresinosa</i> , <i>N. pullei</i> , <i>N. resinosa</i> , <i>N. rubra</i> , <i>N. starckenborghii</i> , <i>N. stylosa</i> , <i>N. womersleyi</i> .

Los *Nothofagus* en Argentina son plantas leñosas que en el caso de *N. alpina* (Poepp. & Endl.) Oersted = *N. nervosa* (Phil.) Dim. et Mil., *N. obliqua* (Mirb.) Oersted, y *N. dombeyi* Mirb. Oersted pueden alcanzar hasta 45 m de altura. El resto son árboles más pequeños, *N. pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser y *N. betuloides* (Mirb.) Oersted llegan a 30 m, mientras que *N. antarctica* (Forster f.) Oersted no supera los 12 m (Ramírez y Figueroa 1987). Esta especie presenta además, morfotipos arbustivos y subarbustivos (Ramírez *et al.* 1985). La composición del tipo de bosque depende de cómo estaban compuestos originalmente y de los disturbios e intervenciones que actuaron sobre los mismos, es por eso que la mayor proporción de bosques que constituyen estas especies son generalmente de segundo crecimiento. Las especies de *Nothofagus* se comportan como sucesionales tempranas, es decir, que recolonizan sitios en donde la vegetación original fue eliminada a través de disturbios periódicos y de distinta magnitud (Veblen 1989, Dezzotti 2006). Los *Nothofagus* pueden compartir hábitats con otras especies u ocupar en forma exclusiva nichos bien específicos (Donoso y Lara 1995, citado por García Cruzatty 2014).

La gran importancia económica de los *Nothofagus* ha estimulado su estudio con fines productivos. Muchas de estas especies producen madera de alta calidad, siendo de las mejores entre las especies forestales de los bosques templados de Sudamérica. Entre ellas se destacan *N. alpina* y *N. obliqua*, que son especies forestales de primera importancia en el norte de los bosques templados deciduos de Argentina y Chile, por ser árboles de excelente porte y por poseer maderas que se destacan entre las mejores de los dos países (Sabatier *et al.* 2011). Su valor maderero y comercial produjo que durante muchos años se aproveche selectivamente a los mejores individuos, degradando significativamente los bosques naturales (Donoso y Soto 2010).

Nothofagus alpina y *N. obliqua* tienen una mayor distribución en Chile, sus distribuciones en Argentina son menores y fragmentadas, pero de gran importancia en términos de biodiversidad, entre otras características, por su alta diversidad genética (Marchelli y Gallo 2004, 2006, Azpilicueta *et al.* 2009). En Argentina la superficie total de *N. alpina* (79.636 ha) supera por más del doble a la de *N. obliqua* (33.859 ha). Del total, 18.000 ha pertenecen a áreas de simpatria de estas especies (Sabatier *et al.* 2011). La mayor parte de las áreas en donde se encuentra naturalmente *N. alpina* quedan comprendidas dentro de los Parques Nacionales Lanín y Nahuel Huapi (97%). Y la mayor parte de las áreas donde se encuentra distribuido naturalmente *N. obliqua*, también es dentro de Parques Nacionales (83%), pero exclusivamente en el Parque Nacional Lanín (Sabatier *et al.* 2011).

1.2.1. *Nothofagus alpina*

Es un árbol de primera magnitud, que supera los 40 m de altura y alcanza diámetros de hasta 1,4 m (Tortorelli 2009), en Chile hay antecedentes que citan que puede llegar a 3 m de diámetro. Es monoica, de temperamento medio heliófilo y posee hojas caducas. Es fácil reconocerlo entre los restantes del mismo género por tener las hojas más grandes (Tortorelli 2009). La dispersión de sus semillas es producto de una combinación del viento y la gravedad (Donoso 1993). La madera es moderadamente pesada (densidad 0,59-0,60 g/cm³), muy apreciada para la construcción, mueblería y carpintería general dados sus buenos caracteres físico-mecánicos (Tortorelli 2009).

Si bien se distribuye entre los 39° 21' y los 40° 35' S (Figura 1.1), el centro de mayor desarrollo es en la cuenca de los lagos Lacar y Nonthué. Se extiende en un rango de

precipitaciones medias anuales entre 1.800 y 2.800 mm. Altitudinalmente se distribuye entre los 800 y 1.350 m s.n.m. Entre los 800 y 950 m s.n.m. conforma bosques mixtos con *N. obliqua*, y entre los 1.150 y 1.350 m s.n.m. cohabita con *N. pumilio* (Sabatier *et al.* 2011). En Chile ocupa longitudinalmente una extensión de 700 km (Vergara *et al.* 2014).

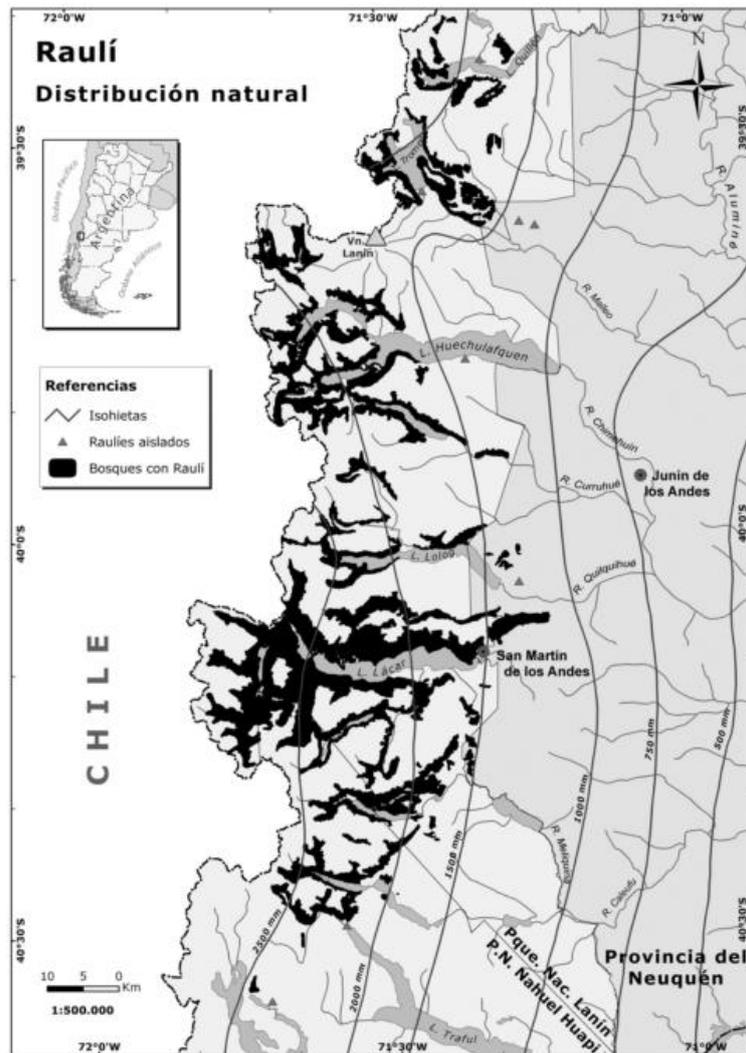


Figura 1.1: Distribución natural de los bosques con *Nothofagus alpina* en Argentina (extraído de Sabatier *et al.* 2011).

1.2.2. *Nothofagus obliqua*

Es también un árbol de primera magnitud, de porte similar al de *N. alpina*, que alcanza diámetros de hasta 2 m, monoico, semitolerante y de hojas caducas (Tortorelli 2009).

La dispersión de sus semillas, al igual que *N. alpina*, es producto de una combinación del viento y la gravedad (Donoso 1993). La madera es ligeramente más densa que la de *N. alpina* (densidad 0,69-0,72 g/cm³), considerada de gran resistencia a la pudrición debido al contenido de sustancias tánicas en el interior de las células. Es empleada en construcción, carpintería y muebles en general (Tortorelli 2009).

Nothofagus obliqua se distribuye en un mayor rango latitudinal que *N. alpina* (entre los 36° 48' S, en las lagunas de Epuláfquen en el norte de la provincia de Neuquén, y los 40° 14' S), pero en forma más acotada en cuanto a su frecuencia y continuidad (Figura 1.2). Los bosques se desarrollan en un gradiente de precipitaciones medias anuales entre 1200 y 2300 mm (Sabatier *et al.* 2011). *Nothofagus obliqua* inicia su distribución en pisos altitudinales menores que *N. alpina*, a partir de los 650 m s.n.m. y culmina en 950 m s.n.m. Los bosques mixtos de *N. alpina* y *N. obliqua* en la cuenca de los lagos Lacar y Nonthué, que se dan entre los 800 y 950 m s.n.m., son los más representativos de este tipo forestal en su área de distribución (Sabatier *et al.* 2011). En Chile ocupa longitudinalmente una extensión de 1.000 km (Vergara *et al.* 2014).

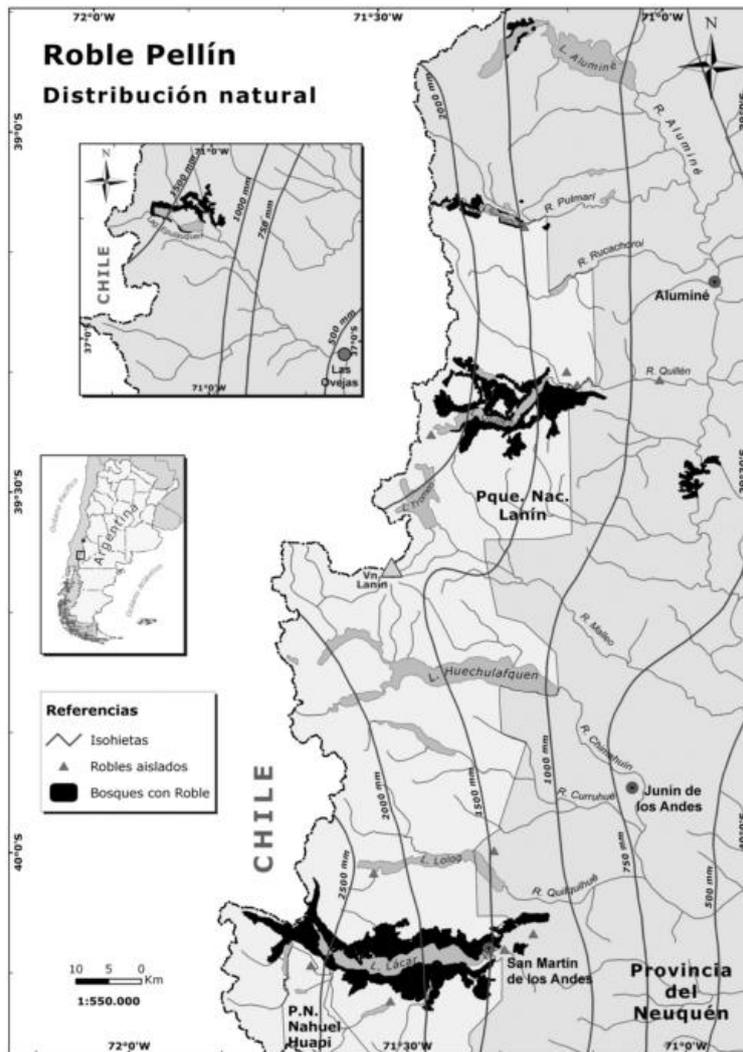


Figura 1.2: Distribución natural de los bosques con *Nothofagus obliqua* en Argentina (extraído de Sabatier *et al.* 2011).

1.2.3. DIFERENCIAS Y SIMILITUDES ECOFISIOLÓGICAS ENTRE LAS ESPECIES

Existe una gran cantidad de trabajos en la bibliografía que aportan conocimiento acerca de las diferencias y similitudes de estas especies. En la Región del Alto Bio Bío (Chile) se ha estudiado la dinámica de follaje de *N. alpina* y *N. obliqua*, y se observó que el período vegetativo se extiende a lo largo de 200 días. En esa localidad ambas especies tienen el mismo período de actividad en una estación de crecimiento. La dinámica del follaje también es similar, alcanzado sus niveles máximos a los dos meses de comenzado el período vegetativo, para luego ir disminuyendo paulatinamente. Pero, si bien siguen dinámicas

similares, la disminución de la proporción del follaje con respecto al máximo follaje es más lenta en *N. alpina* que en *N. obliqua* (Serey y Claros 1995).

En un trabajo en donde el objetivo era proponer las zonas de crecimiento en el rango de distribución natural en Chile determinaron que *N. alpina* requiere para un mejor crecimiento abundantes precipitaciones dentro de un régimen de temperaturas moderado, pero en el que el período de heladas sea corto. *N. alpina* queda normalmente limitado a los hábitats de moderado estrés hídrico, mientras que *N. obliqua* soporta considerablemente un mayor espectro de hábitats (Weinberger y Ramírez 2001). En cuanto a las zonas climáticas en que se desarrollan los renovales, *N. alpina* lo hace preferentemente en zonas de temperaturas más frías que *N. obliqua*, con períodos secos más cortos y mayor número de horas de frío. Durante el invierno la resistencia de las dos especies es igual, pero durante el verano *N. obliqua* mantiene un grado más alto de resistencia al frío que *N. alpina* (Weinberger y Ramírez 2001). En las zonas de mejores crecimientos ambas especies tienen similar sanidad aparente, pero *N. alpina* tiene mejor forma forestal (Donoso *et al.* 1993). Con respecto a la tolerancia a la sombra, entre las dos especies *N. alpina* es la más tolerante (Aguilera y Fehlandt 1981, Veblen *et al.* 1981, Read y Hill 1985, Grosse 1988, Veblen 1989, Ramírez *et al.* 1997, Weinberger y Ramírez 2001, Peyrou 2002, Dezzotti 2008, Puntieri *et al.* 2013, Sola *et al.* 2015). En plantaciones con 36% de luminosidad relativa los juveniles de *N. alpina* sobreviven más que los de *N. obliqua*, y con 64% de luminosidad relativa esta tendencia es inversa (Grosse 1988b).

Puntieri *et al.* (2013) estudiaron los patrones de ramificación de *N. alpina* y *N. obliqua* bajo diferentes condiciones lumínicas, y concluyeron que en ambas especies las ramas principales pueden permanecer por años en árboles desarrollados en sotobosque, pero produciendo unidades de crecimiento más cortas y menos ramificadas en comparación a las ramas que crecen en sitios más abiertos. *N. obliqua* desarrolla ramificaciones menos complejas y con mayores diferencias arquitecturales que *N. alpina* al crecer en diferentes ambientes (Puntieri *et al.* 2013). En brinzales *N. alpina* privilegia el crecimiento en longitud mientras que *N. obliqua* el crecimiento diametral del tallo (Pokorny 1995), donde el acelerado crecimiento en elongación es una propiedad de plantas esciófitas, la que les permite sobreponerse a otras especies en hábitats sombríos (Weinberger y Ramírez 2001).

Al comparar la acumulación y asignación de biomasa de renovales coetáneos sanos de *N. dombeyi*, *N. alpina* y *N. obliqua*, localizados en los extremos de un gradiente de luz

producido por las aperturas artificiales del bosque, algunos autores no encontraron diferencias entre *N. alpina* y *N. obliqua*, pero si entre estas dos especies y *N. dombeyi* (Dezzotti 2008). Con respecto a la fisiología foliar, *N. obliqua* tiene mayor capacidad fotosintética que *N. alpina* debido a las características de su arquitectura hidráulica y a su mayor capacidad metabólica (Varela *et al.* 2010). Pero en un estudio en el que se analizó la estructura vertical y el desarrollo en área basal de rodales de segundo crecimiento de *Nothofagus* en Chile los resultados mostraron que rodales dominados por *N. alpina* y *N. obliqua* no difirieron significativamente en área basal total o en la altura del dosel (Lusk y Ortega 2003).

Con respecto a la densidad, Chauchard *et al.* (1999) estudiaron la aplicación de leyes fundamentales de la densidad en bosques de *Nothofagus* y concluyeron que los rodales con mayor presencia de *N. alpina* son los que presentaron la línea de máxima densidad biológica más baja, pero la línea de inicio de competencia coincide para las dos especies (Chauchard *et al.* 2001). Con ambos trabajos se obtuvo el primer diagrama del manejo de la densidad para el bosque mixto de *N. alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*. Posteriormente, Gezan *et al.* (2007) encontraron resultados similares, pero teniendo en cuenta una base de datos con renovales más jóvenes.

Cabe considerar, que respecto a las posibles diferencias y similitudes en los patrones de crecimiento y en las variables dimensionales entre *N. alpina* y *N. obliqua*, el tema será desarrollado en los siguientes capítulos de la presente tesis.

1.3. HISTORIA DE USO

Además de los disturbios naturales, desde hace más de un siglo los bosques de *Nothofagus* han sido sometidos a disturbios antrópicos entre los que se destacan los incendios, los aprovechamientos madereros y la transformación de los mismos con el fin de un uso pastoril. A partir del asentamiento de las colonias europeas, los bosques han sido utilizados intensamente para proveer madera de construcción y combustible. En aquellos tiempos se transportaba la madera a través de balsas (jangadas) por los lagos hasta los aserraderos, muchos de los cuales se encontraban en pleno bosque. A pesar de ello, la conversión de los bosques en campos de pastoreo, a veces a través de quemados, fue lo que ha producido los cambios más abruptos en su estructura. Estos procesos han sido más intensos durante la primera mitad del siglo XX (Chauchard *et al.* 2012).

Las áreas de aprovechamiento no se encontraban claramente delimitadas, por lo tanto en los terrenos destinados a la explotación existían varios concesionarios simultáneamente que buscaban particularmente los mejores ejemplares de *N. alpina*. Además en el aprovechamiento no se consideraba la regeneración de la masa, por lo cual no se tomaban recaudos durante la cosecha para protegerla. Aprovechando esta situación, el ganado avanzaba sobre los renovales remanentes comprometiendo la subsistencia futura del bosque. En esta etapa muchos de los bosques intervenidos fueron empobrecidos.

Luego, el fortalecimiento de las áreas nacionales protegidas, el decaimiento de la producción ovina y el desplazamiento de la población rural amainó el proceso degenerativo de los bosques del norte de la Patagonia. La Administración de Parques Nacionales (APN) fue tomando a través de los años diversas medidas administrativas y de control, con el fin de detener el deterioro de los bosques por acción del hombre, y asegurar la repoblación de los terrenos disturbados y sobreexplotados. El Parque Nacional Lanín se creó el 11 de mayo de 1937 mediante el Decreto-Ley Nacional N° 105.433. Dentro de sus objetivos específicos se destacan el de conservar a *N. alpina* y *N. obliqua* y el de organizar la actividad maderera.

La ocurrencia de incendios generados por el hombre, la ganadería extensiva y los efectos indeterminados aún del cambio climático componen hoy en día las principales amenazas para la adecuada conservación de los bosques nativos de *Nothofagus*. La importancia de la generación de nuevos conocimientos sobre estos bosques radica en que el uso racional de los mismos tiene directa o indirectamente una marcada relación con el bienestar de las generaciones futuras (Chauchard *et al.* 2012).

Desde hace unos 20 a 30 años se han comenzado a reconocer y valorar algunos servicios ambientales de los bosques nativos, de los cuales el servicio paisajístico y recreativo es el que más se utiliza en la región, o al menos el más fácil de reconocer o valorar por la sociedad. Otros beneficios de no menor importancia, pero sí de menor percepción común, son la protección de las cuencas, los recursos hídricos y la conservación de la biodiversidad (Chauchard *et al.* 2012). En términos de su valor económico total, el bosque mixto de *Nothofagus* en la cuenca de los lagos Lácar y Nonthué ofrece una gran variedad de componentes que permiten proveer bienes y servicios con valor de uso directo (madera, leña, hongos, frutos, turismo) e indirecto (protección, conservación de hábitats y recursos genéticos, y regulación de cuencas hídricas). A lo largo del tiempo el uso casi exclusivo del bosque para la obtención de madera ha ido mutando para convertirse este recurso en uno más

de las tantas opciones que brinda.

El aprovechamiento forestal de madera de los bosques mixtos de *Nothofagus* para el uso estructural de sus maderas en construcciones, carpintería y mueblería, brinda los productos tradicionales destinados al abastecimiento de las comunidades locales y periféricas (PNEF 1995). El aprovechamiento de especies nativas, si bien es relativamente bajo, moviliza recursos locales y sostiene a una cantidad de pequeños aserraderos de tecnología tradicional y baja productividad (Laclau 1997). En la Reserva Nacional Lanín (40° 9' S y 71° 21' O), desde fines de la década del '80 se realiza el manejo silvicultural del bosque de *N. dombeyi*, *N. alpina* y *N. obliqua*. El sistema silvicultural principalmente aplicado a este bosque mixto es el de aclareos sucesivos, si bien también se aplica el de selección o entresaca. Los aclareos o cortas sucesivas se aplican como método de reproducción a lo largo de un período de tiempo en el cual se disminuye la cobertura del dosel paulatinamente hasta un 30 % ó 40 %, y mantiene los árboles adultos remanentes homogéneamente distribuidos y con una composición relativa similar a la del rodal original (Sola *et al.* 2015). El establecimiento de la regeneración se extiende aproximadamente durante 20 años, realizando usualmente dos cortas diseminatorias y una de liberación en dicho período (Chauchard *et al.* 2001, Sola *et al.* 2015).

El manejo sustentable de los recursos naturales enfrenta el desafío de compatibilizar la conservación con la necesidad de satisfacer los requerimientos de las poblaciones con ellos relacionadas en referencia a otros servicios ecosistémicos, monetarios y no monetarios. Un Manejo Forestal Sustentable (MFS) debe abordar, al menos, tres aspectos fundamentales: (i) ser ecológicamente viable, (ii) económicamente factible, y (iii) socialmente deseable. Teniendo en cuenta los múltiples bienes y servicios que se obtienen del bosque, y considerando que los mismos deben ser brindados tanto en el presente como para las futuras generaciones, es indispensable realizar una planificación y ejecución cuidadosa del manejo del bosque. Para realizar un buen manejo forestal, hay que aumentar progresivamente el conocimiento sobre la estructura forestal y los cambios que se producen, ya que es el pilar fundamental para la correcta toma de decisiones que aseguren la sustentabilidad de los procesos propuestos e implementados. Es necesario desarrollar la suficiente información ecológica, biométrica y silvícola, que permitan definir sistemas de predicción y manejo que ayuden integralmente a la ordenación forestal. Los paisajes forestales son complejos sistemas abiertos con múltiples funciones, de manera que el conocimiento de su matriz, estructuras y de su dinámica e interrelaciones contribuye al manejo sustentable, y por ende a la

conservación de sus ecosistemas.

1.4. BIOMETRÍA FORESTAL

El término biometría (del griego *bios* vida y *metron* medida) es el estudio mensurativo o estadístico de los fenómenos o procesos biológicos. Es una rama de la biología que aplica las matemáticas y los métodos estadísticos al estudio de los seres vivos. La biometría forestal nos permite cuantificar las distintas variables con las que es posible describir la estructura forestal y la dinámica de un rodal (Loetsch *et al.* 1973, Husch *et al.* 1982) y los cambios que se producen en la misma. Permite obtener datos e información fundamental para la toma de decisiones, los cuales varían en función de múltiples factores (entre los que se destacan la edad, la calidad de sitio, la competencia, estratos social, etc.) que impactan en el crecimiento y la producción forestal.

Se puede definir el crecimiento como la modificación de las magnitudes del árbol (diámetro, altura, área basal o volumen) debido a cambios biológicos en los que los meristemas primarios se encargan del crecimiento longitudinal, y los meristemas secundarios del crecimiento en diámetro (Diéguez *et al.* 2003). El mismo consiste en el alargamiento y engrosamiento de las raíces, tallo y ramas (Husch *et al.* 1982) debido a la suma de los incrementos en un período de tiempo dado (Spurr 1952). El crecimiento en sí, es un proceso intermitente caracterizado por el cambio en la forma y dimensión del tronco para un período de tiempo considerado (Avery y Burkhart 1983). El crecimiento de los árboles se puede definir a través de modelos que integren variables endógenas y/o exógenas. Los factores propios de las especies como la genética, o externos a la misma como los factores climáticos, pueden influir en el crecimiento produciendo variaciones entre individuos. Otros factores que pueden afectar el crecimiento son las enfermedades o plagas, y las características que determinan la calidad del sitio como la temperatura, la precipitación, los suelos, la topografía, etc. (Imaña y Encinas 2008), y aspectos relacionados con la silvicultura aplicada.

La producción forestal se relaciona con la extracción de productos madereros con valor económico de los rodales de producción, que en son el resultado de los procesos biológicos que dan lugar a la formación de productos del crecimiento acumulado de los árboles individuales. La producción es la cantidad total de madera producida hasta un cierto momento (Spurr 1952), la cual está definida por la suma de los incrementos anuales (Avery y

Burkart 1983). Asimismo, la producción está definida por las dimensiones finales al término de un cierto período de tiempo que alcanza el rodal (p.e. volumen comercial expresado en m^3ha^{-1}) (Vanclay 1994). Para que la producción se dé en un marco de sustentabilidad, entre otros requerimientos, no se deben aprovechar los bosques más allá de su crecimiento (Prodan 1993). Por lo tanto es fundamental conocer el crecimiento en diámetro, altura y las variables que de ellas se derivan como son el área basal y el volumen a fin de poder planificar un aprovechamiento racional del recurso mediante un adecuado manejo silvícola. Es por ello que la biometría y el desarrollo de modelos resulta una herramienta imprescindible a la hora de proponer alternativas de manejo forestal sustentable.

Los estudios biométricos forestales son la base para el desarrollo de modelos, los cuales son necesarios para conocer la estructura de los bosques, tanto en el presente, como también en el pasado y/o en el futuro. Los modelos biométricos, como las herramientas de predicción, son indispensables para la correcta planificación del manejo forestal (Zlatanov *et al.* 2011, Esse 2015). Los modelos dendrométricos relacionados a la productividad son eficaces para definir el potencial de un sitio, analizar el funcionamiento de los ecosistemas forestales (McDill y Amateis 1992) y para planificar el manejo forestal (Gregoire 1993). Por lo tanto, uno de los objetivos fundamentales de la investigación biológica referida a los bosques es poder predecir el crecimiento, y la producción de los árboles y las masas forestales, así como también su respuesta frente a las intervenciones silvícolas.

Es esencial en una correcta gestión de los recursos forestales un profundo conocimiento de los procesos de desarrollo de las especies (Diéguez Aranda *et al.* 2009). En este sentido, los modelos de crecimiento y producción forestal predicen el desarrollo de los árboles y/o las masas forestales, y por lo tanto, facilitan la selección de las mejores alternativas de gestión en función de la conservación y la sustentabilidad, anticipándose a las consecuencias que una determinada acción puede tener sobre el sistema forestal (Diéguez Aranda *et al.* 2009).

Los modelos de crecimiento y producción forestal son herramientas de investigación y gestión importantes porque los árboles se caracterizan por tener tiempos prolongados de vida, lo que limita la posibilidad de la observación empírica (Berg y Kuhlmann 1993). Además, a medida que crece la presión sobre los bosques, es necesario un mayor conocimiento del sistema, y una mayor capacidad de predicción para tomar decisiones de política y ordenación forestal. Los modelos pueden aplicarse tanto a bosques naturales, con o sin modificaciones

antrópicas, así como también a bosques implantados (Vinceti *et al.* 2004).

Los parámetros que influyen sobre cualquier variable del crecimiento y producción de los árboles son innumerables, por cuanto las descripciones o modelos que pueden realizarse sobre los mismos son simples abstracciones de la realidad (Hari 1996), ya que deben simplificar la complejidad del sistema bajo estudio (García 1993). El reto de las investigaciones en biometría forestal reside en analizar el sistema forestal y aislar las variables que mejor describan el proceso analizado dentro de un margen de error considerado. A través de las distintas herramientas y metodologías que ofrece la biometría forestal se puede describir el bosque mediante variables estáticas (p.e. diámetro medio, altura dominante, densidad, diámetro de copa) o dinámicas (crecimiento, mortalidad, competencia) que permiten a los investigadores tener parámetros de comparación entre los mismos (Loetsch *et al.* 1973, Husch *et al.* 1982).

En las últimas décadas, con el uso generalizado de las computadoras, el desarrollo de modelos se ha ido complejizando (Vanclay 1994). Esta mayor complejidad de los modelos se debe principalmente a la incorporación de una mayor cantidad de variables que tratan de explicar los innumerables factores que influyen sobre la biometría de los árboles. Debido a que la aplicabilidad de los modelos se halla condicionada por su facilidad de uso y por los recursos disponibles para la obtención de sus datos (Zeide 1993), el desafío de los modeladores consiste en aislar una pequeña cantidad de variables que permitan predecir con un grado aceptable de precisión la variable dependiente que se quiere modelizar (Martínez Pastur *et al.* 2008a). Estas variables deben ser de simple medición e interpretación, debiendo adaptarse a un amplio rango de condiciones de rodal (García 1988, Vanclay 1994). Una característica importante que deben poseer los modelos biométricos es el adecuado comportamiento biológico. Entendiendo por este, una correspondencia entre la modelación matemática desarrollada y la dinámica que presentan los bosques en la naturaleza. La explicación de la variación de las variables biométricas a los largo de diferentes factores (p.e. gradientes de calidad de sitio, de clases sociales o de edad) es indispensable al tratar de estimar las distintas variables dasométricas tanto a nivel individual como a nivel rodal.

Los modelos biométricos se pueden clasificar de acuerdo al tipo de variables que utilizan, en estáticos (Alder 1980) que utilizan las variables descriptivas de interés en sus modelos (volumen, diámetro) (p.e. Fucaraccio *et al.* 1999) que pueden ser aplicados a un mismo rodal a lo largo del período de tiempo considerado (García 1988). Estos modelos

pueden usarse en rodales de crecimiento natural sin manejo silvícola. Los modelos dinámicos incluyen variables que representan los cambios en las condiciones de rodal, y que son necesarias para una correcta predicción en un amplio rango de condiciones (p.e. Kull y Tulva 2000, Peng 2000, Huth y Ditzer 2000, Hasenauer *et al.* 2000, Gregoire 2004). En lugar de predecir los valores de las variables biométricas en diferentes rangos de tiempo, estos modelos predicen tasas de cambio en una amplia variedad de condiciones de rodal (García 1988). Los modelos dinámicos, a su vez pueden subclasificarse en (García 1988): (i) modelos a nivel de rodal, que representan la suma de variables dasométricas en un momento determinado y eventualmente las frecuencias de las mismas; (ii) funciones de transición que incluyen ecuaciones diferenciales de tasas de cambios de las variables consideradas (p.e. crecimiento y mortalidad); (iii) modelos de posición que incluyen funciones mucho más detalladas a nivel individual (p.e. modelos de distancia dependencia o competencia); y (iv) modelos que no tienen en cuenta la posición ni la distancia de los individuos entre sí (p.e. Peri y Martínez Pastur 1996).

Según Diéguez Aranda *et al.* (2009) existen cuatro diferentes formas de clasificar los modelos de crecimiento y producción, las cuales no son excluyentes, un modelo puede ser caracterizado de acuerdo a más de un tipo de clasificación:

(i) *Modelos de rodal, de clases dimensionales y de árbol individual*: De acuerdo a las distintas unidades de predicción que puede considerar un modelo según el nivel de detalle: el rodal completo, todos los árboles de una determinada especie, clase de edad o de tamaño o un árbol individual.

(ii) *Modelos estáticos y dinámicos*: Los modelos estáticos son sistemas estructurados de relaciones matemáticas, estadísticas y/o lógicas que no tienen en cuenta explícitamente la tasa de crecimiento. Por otro lado, los modelos dinámicos tienen en cuenta el crecimiento de las variables descriptivas de los árboles y/o los rodales forestales, por lo que para su construcción es necesario disponer de datos recogidos en árboles o rodales inventariados al menos en dos ocasiones.

(iii) *Modelos determinísticos y estocásticos*: Los modelos determinísticos generan siempre los mismos resultados ante el mismo escenario, mientras que con los modelos estocásticos se obtienen resultados diferentes cada vez que se realiza la simulación, debido a la introducción deliberada de una componente aleatoria en el modelo.

(iv) *Modelos empíricos y biológicos*: Los modelos empíricos son aquellos que explican la dinámica de los árboles y/o los rodales forestales sin tener en cuenta los mecanismos y procesos elementales de crecimiento. La ventaja que poseen es que a partir de variables fáciles de medir se obtienen estimaciones cuantitativas muy importantes para la gestión forestal, lo que los convierte en los modelos más empleados desde el punto de vista práctico. La desventaja es que su rango de aplicación está limitado por los datos que se hayan empleado en el ajuste y por la zona geográfica en que se hayan recogido. Los modelos biológicos son aquellos que tratan de incorporar a la simulación una interpretación del crecimiento de los árboles fisiológica y ecológicamente fundamentada, para lo que suelen incluir factores como la luz, el ciclo de nutrientes, el balance de carbono, el índice de área foliar, etc. Estos modelos, también llamados modelos teóricos, son aquellos desarrollados con base en alguna teoría biológica del crecimiento de los seres vivos y los coeficientes del modelo matemático se relacionan con un fenómeno o característica biológica (Moscovich 2004). La principal ventaja de los modelos basados en procesos es que son sensibles a los cambios, siendo por tanto de aplicación más general que los modelos empíricos (Erviti 1991).

1.5. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

1.5.1. HIPÓTESIS

Existen diferencias en la estructura forestal de los bosques puros y mixtos de *Nothofagus obliqua* (roble pellín) y *N. alpina* (raulí) a lo largo de gradientes de edad y calidad de sitio, pero con sensibles semejanzas entre las variables dimensionales interespecíficas. Las preguntas que se pretenden responder son: (i) ¿Qué tipo de relación vincula el crecimiento y la productividad del bosque con la calidad del sitio?, (ii) ¿Cómo afecta la estructura poblacional a lo largo de la vida la productividad en cada clase de calidad de sitio?, (iii) ¿Cómo influyen los desarrollos de las copas en los crecimientos esperados?, y (iv) ¿Cuáles son los patrones de los crecimientos de ambas especies, cómo interpretarlos y modelizarlos?

1.5.2. OBJETIVO GENERAL

Determinar relaciones entre variables de la estructura y la productividad de los

bosques de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*, que permitan interpretar sus patrones de comportamiento y en base a ellos sentar pautas de manejo silvícola a los fines de maximizar la producción en el marco de la sustentabilidad del proceso. A partir de estas relaciones se pretende determinar los factores más influyentes sobre los patrones biológicos de comportamiento a nivel individual y de rodal, los cuales se modelizarán a lo largo de gradientes de edad y de calidad de sitio.

1.5.2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Se plantearon los siguientes objetivos específicos: (i) Analizar cambios en las variables estructurales en rodales puros y regulares de ambas especies a lo largo de gradientes de edad y calidad de sitio de los rodales, (ii) Caracterizar biométricamente los patrones del crecimiento y rendimiento de los rodales en gradientes de edad y de calidad de sitio, (iii) Determinar la existencia de similitudes entre las variables dimensionales y patrones de los crecimientos entre las especies estudiadas, y (iv) Desarrollar y analizar modelos de crecimiento y rendimiento que permitan interpretar aspectos biológicos de las especies y establecer los niveles de producción para la industria de primera transformación.

1.6. ESTRUCTURA DE LA TESIS

Para la redacción de la misma se ha seguido una modalidad de independencia entre cada capítulo, a pesar del hilo conductor que los atraviesa en pos de los objetivos. Esta modalidad, utilizada en otras tesis, implica que cada apartado se desarrolla con los materiales y métodos empleados, los resultados obtenidos y discusiones realizadas para alcanzar determinados objetivos específicos. La metodología da como resultado que puede llegar a haber pequeñas repeticiones parciales o solaparse algunos contenidos como descripciones del área de estudio o alguna metodología para obtener los datos, pero permite un entendimiento cabal de cada capítulo sin necesidad de leer la tesis en su totalidad o ir de un capítulo a otro.

A través de los distintos capítulos de la tesis se estudiaron las variables más importantes que describen la estructura forestal: la calidad de sitio, la altura dominante, el diámetro, la forma del fuste y la forma de la copa (Clutter 1983).

En el capítulo “Curvas preliminares de índice de sitio para bosques puros y mixtos de

Nothofagus alpina y *N. obliqua*” se abordará el estudio del crecimiento en altura dominante en gradientes de calidad de sitio y edad. Y se construirá un índice de sitio que utilicé la edad como referencia. Se compararán los patrones de crecimiento y los incrementos en altura de ambas especies. Posteriormente en el capítulo “Análisis de la calidad de sitio para *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* a través del índice diamétrico de sitio” también se abordará el tema del crecimiento en altura dominante, pero evaluando la posibilidad de utilizar en el índice de sitio, un diámetro promedio de referencia en lugar de la edad de referencia. A través del mismo se puede vincular indirectamente el diámetro con la calidad de sitio y surge como una opción más económica y de fácil medición que el índice de sitio tradicional.

Luego en el capítulo “Modelo de crecimiento diamétrico para *Nothofagus alpina*” se estudiará el crecimiento y rendimiento en diámetro de *N. alpina* en gradientes de edad, clases de dap y clases de copa. Para *N. obliqua* ya hay estudios realizados, los que serán utilizados para comparar el crecimiento en diámetro entre las especies.

Una vez determinados las relaciones entre el crecimiento y rendimiento en altura y dap, en gradientes de edad y calidad de sitio, se abordará en el capítulo “Funciones de perfil de fuste y de volumen para *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*” la relación existente entre la altura, el dap y el perfil de fuste hasta el inicio de copa de las especies en estudio. A través de los modelos se podrán observar las diferencias y similitudes en el volumen producido por especie, de acuerdo a sus características dendrométricas, las cuales están vinculadas con los gradientes de calidad de sitio y edad.

Finalmente, luego de estudiar las diferencias y similitudes del fuste entre las especies, en el capítulo “Relaciones entre las dimensiones de la copa, diámetro y altura de árboles del estrato superior de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*” se abordará el estudio de la copa de las especies en función de las variables dendrométricas.

La tesis culmina con un capítulo de discusión final, en donde se vinculan los resultados obtenidos en los distintos capítulos en función de la aplicación ecológica de los modelos, y un capítulo de conclusiones finales, en donde se enuncian en forma sintética los conocimientos que se desprenden directamente del desarrollo de la tesis.

CAPÍTULO 2

CURVAS PRELIMINARES DE ÍNDICE DE SITIO PARA BOSQUES PUROS Y MIXTOS DE *Nothofagus alpina* Y *N. obliqua*

2.1. INTRODUCCIÓN

Las diferencias en las potencialidades productivas de los sitios influyen directamente en los aspectos del manejo de un rodal, entre los que se puede mencionar la definición de los objetivos productivos, el régimen silvicultural establecido, el turno de cosecha, las técnicas de aprovechamiento y la rentabilidad de la inversión (Ivancich *et al.* 2011). En la estrecha relación existente entre estos aspectos y la calidad de sitio, radica la importancia y la necesidad de su evaluación. La productividad de un sitio puede evaluarse en forma indirecta a través del índice de sitio (IS), definido como la altura dominante alcanzada por un rodal regular a una edad determinada, llamada edad de referencia (Clutter *et al.* 1983, Carrero *et al.* 2008, Esse *et al.* 2014). Para la estimación del IS suelen emplearse curvas de crecimiento en altura que expresan el patrón de crecimiento promedio de la altura de los árboles dominantes de un rodal en un sitio dado. El crecimiento de la altura dominante del rodal y por ende su IS, está relacionado con el rendimiento volumétrico total del mismo, y se asume que combina y expresa los efectos de todos los factores relevantes del sitio sobre dicho crecimiento. Esta afirmación se fundamenta en la hipótesis de Eichhorn (Carrero *et al.* 2008, Esse *et al.* 2014), la cual indica que la producción total de un rodal está directamente relacionada con la altura dominante del mismo, en este sentido, ello permite emplearla como expresión de la potencialidad productiva del sitio.

Los modelos de crecimiento empleados para la planificación silvicultural y la predicción de la producción bajo diferentes esquemas silvícolas, frecuentemente emplean las funciones de crecimiento en altura dominante como funciones directrices o directoras del resto de las funciones que luego son aplicadas en el manejo forestal (Chauchard 2001, Esse *et al.* 2007, Esse *et al.* 2014), por ello son tan importantes. Las familias de curvas de la altura dominante expresadas a partir de una función, pueden ser proporcionales entre sí (anamórficas) o bien poseer patrones particulares para cada clase de sitio (polimórficas) (Clutter *et al.* 1983).

En el Parque Nacional Lanín, Argentina, existe una larga tradición en el manejo

forestal del bosque mixto compuesto por *Nothofagus alpina* Poepp. et Endl. = *N. nervosa* Phill (Dim. et Mil.) (Raulí) y *N. obliqua* (Mirb.) Oerst (Roble o Roble Pellín), y hace aproximadamente una década se han comenzado además con ensayos de plantaciones *in-situ* y *ex-situ*. Estas especies son consideradas en la región andino-patagónica como potenciales especies alternativas tanto para plantaciones, donde usualmente emplean especies exóticas, como para la diversificación de monocultivos de exóticas, y de esta forma promover la producción de madera de calidad aumentando el valor maderero y la conservación de las áreas bajo manejo.

En Chile se han desarrollado índices de sitio preliminares para *N. alpina*, y *N. obliqua* (Trincado *et al.* 2002) y se ha modelado el desarrollo de la altura dominante de *N. obliqua* (Salas y García 2006). Sin embargo, en la Patagonia Argentina no se dispone de funciones que expresen los patrones de crecimiento en altura dominante de estas especies que permitan construir indicadores para la clasificación de la productividad de los sitios y el desarrollo de modelos de crecimiento para la planificación del manejo. Hay indicios de que *N. alpina* y *N. obliqua* poseen similitudes en características fisiológicas que resultan en tasas de crecimiento, longevidad, hábitos, tamaños y relaciones filogenéticas muy cercanas, y que conforman en forma pura y asociada rodales sensiblemente regulares (Ramírez y Figueroa 1987, Donoso *et al.* 1993, Manos 1997, Chauchard *et al.* 1999) y con similares ciclos de vida (Chauchard 1991, Chauchard y Sbrancia 2003). Estas similitudes entre las especies insinuarían que sus crecimientos podrían ser equivalentes y con ello sería posible establecer una hipótesis de semejanza en los patrones y magnitudes de sus crecimientos.

Desarrollar herramientas con las que se pueda diagramar esquemas silvícolas teóricos podría favorecer la valorización de los beneficios productivos y ambientales del manejo tanto de los bosques naturales como de los implantados. Pero para el armado de estos esquemas silvícolas que puedan emplearse en la elaboración de los planes de manejo de los bosques naturales, como así también para establecer la potencialidad productiva de las plantaciones, es esencial poder discriminar como primer medida las calidades de los sitios (Chauchard 2001, Carrero *et al.* 2008). El conocimiento en biometría de las especies permitiría establecer modelos predictivos para cada especie en particular, o establecer modelos mixtos de igual valor predictivo, pero de mayor aplicabilidad por disminuir la complejidad de los mismos.

Es por ello que el objetivo de este estudio fue desarrollar una función que pueda expresar el patrón de crecimiento en altura dominante dentro del rango de calidades de sitio y

edades en bosques maderables mixtos de *N. alpina* y *N. obliqua*. Se pretende responder las siguientes preguntas: (i) ¿Son similares los patrones de crecimiento de ambas especies?, y (ii) ¿Es factible desarrollar un modelo alternativo común ambas especies?.

2.2. MÉTODOS

Área de estudio

El área de distribución de *Nothofagus obliqua* se localiza entre los 33,0° y 41,5° S, mientras que la de *N. alpina* abarca un rango latitudinal un poco más estrecho entre los 35,0° y 40,5° S (Donoso *et al.* 1993, Salas y García 2006). El muestreo se realizó dentro de las cuenca de los lagos Lácar y Nonthué (en el rango desde los 40°07' S - 71°27' O hasta los 40°07' S - 71°39' O), cubriendo una superficie de 1.500 ha, en la cual se encuentran las unidades de ordenación forestal de la Reserva Nacional del Parque Nacional Lanín en la provincia del Neuquén, Argentina. Los bosques de la cuenca están dominados por tipos forestales puros y mixtos de *Nothofagus*, localizados entre los 600 y 1.100 m s.n.m. (Chauchard y Sbrancia 2003).

El clima en la zona de estudio es templado húmedo con temperaturas medias anuales de 9°C y una precipitación media de 1.800 mm (Frugoni *et al.* 2005). Geológicamente, la región fue modelada por glaciares y posteriormente recubierta por cenizas volcánicas. De este proceso surgieron los suelos dominantes, desarrollados a partir de cenizas volcánicas holocénicas, pertenecientes al orden Andisoles y al tipo Udivitrandes húmico. Poseen una secuencia de horizontes O-A-Bw-C o bisecuencias de esos horizontes debido a los sucesivos depósitos de cenizas que dieron lugar a suelos enterrados (Frugoni *et al.* 2005).

Toma de datos

Los bosques muestreados fueron puros y/o mixtos de *N. alpina* y *N. obliqua*, regulares (un estrato de copa superior y uniforme, con una distribución normal y estrecha de diámetros) y de cobertura completa (con una cobertura del dosel mayor al 90%, sin intervención humana reciente y con presencia de árboles intermedios) (Chauchard 1999). En ellos se seleccionaron individuos dominantes de *N. alpina* y *N. obliqua* sin daños en el fuste y copa, a los que se les realizaron análisis fustales por medio de muestreos destructivos. La dominancia se evaluó a través del tamaño relativo entre el árbol elegido y los circundantes teniendo en cuenta la

altura total, el diámetro a la altura del pecho (DAP) y el tamaño, balance y relación de la copa respecto del resto de las dimensiones del árbol. La copa debía estar equilibrada en sus crecimientos laterales y ocupar entre el 25-40% de la altura total, porcentaje que dependía del tamaño del individuo y del nivel de competencia. En esta etapa se evitaron los árboles de crecimiento libre, y se constató que el ejemplar haya crecido entre competidores por la presencia del fuste limpio de ramas en la porción media inferior del tronco. Se eligieron árboles originados por semilla, evitando la elección de árboles provenientes de rebrotes de cepas, p.e. se descartaron aquellos individuos con grandes contrafuertes en la base del fuste.

A los árboles, previo al volteo, se les realizaron dos mediciones cruzadas de DAP con forcípula, la estimación de su altura total (HT) con hipsómetro láser (modelo VL5360, Haglöf, Suecia), y un croquis del mismo para tener una referencia posterior a la caída. Luego se procedió al apeo del árbol para su trozado y extracción de rodajas equivalentes a las alturas de: 0,30 m, 1,30 m, 3,30 m, y a partir de esta última las siguientes se extrajeron cada tres metros hasta el ápice siguiendo el eje principal del árbol. En las rodajas se marcó la dirección del norte para luego poder reordenarlas para las mediciones.

Previo al conteo y medición de los anillos de crecimiento se procedió a lijar las rodajas en la cara correspondiente a la altura de medición de la misma para mejorar su visualización y medición. Para la tarea se emplearon lijas de grano grueso (80) hasta llegar progresivamente a las de grano fino (360). En cada rodaja se trazaron dos diámetros en cruz, sobre los cuales se marcaron, de afuera hacia el centro, períodos de cinco años en cada radio con la ayuda de lupas de mano (x5) y de mesa (x10). Como la medición fue desde afuera hacia la médula, el primer período de crecimiento del árbol podía ser distinto a los cinco años. Posteriormente se midieron los radios de cada diámetro para cada período establecido con precisión de medio milímetro con un calibre. Con estos cuatro valores de radios se obtuvo un valor promedio. Con los datos de edades y radios a diferentes alturas se construyeron los perfiles de los árboles para períodos de cinco años. Para el último periodo de crecimiento, en la zona del ápice, los perfiles se completaron por el método gráfico o de mano alzada, siguiendo la tendencia del perfil (Chauchard 2001). Se analizó la presencia de supresión temprana por competencia en cada árbol a través de los gráficos de dispersión de los datos altura-edad observados. Se evaluó la posibilidad de evitar su inclusión en los ajustes utilizando los datos a partir del DAP y considerando como edad cero a la establecida a 1,3 m del suelo, denominándola edad al DAP (EAP). De esta manera se evita considerar en el ajuste

la región de la curva que podría presentar supresión inicial del crecimiento del árbol (Thrower 1989).

Con la base de datos se realizó previamente una validación de los modelos de Salas y García (2006) y Trincado *et al.* (2002), estimando la altura total de los árboles en función de la edad de los mismos y teniendo en cuenta el índice de sitio. Para esta validación se emplearon el error estándar de la estimación (EEE), el error medio (EM), el error absoluto medio (EAM) y la raíz del error medio cuadrático porcentual (REMC%). Los errores se calcularon como la diferencia de los datos observados respecto de los predichos por cada modelo.

$$EM = \frac{(y_o - y_e)}{n} \quad [1]$$

$$EAM = \frac{|y_o - y_e|}{n} \quad [2]$$

$$REMC\% = \frac{100}{\hat{y}} \cdot \sqrt{\sum \frac{(y_o - y_e)^2}{n}} \quad [3]$$

Modelos ajustados

La función que se empleó suele conocerse como de Chapman-Richards y es ampliamente utilizada en los estudios de crecimiento y rendimiento de masas forestales por la flexibilidad para caracterizar los patrones de los crecimientos anuales y acumulados de las especies forestales (Richards 1959, Osumi 1983, Zeide 1993, Vanclay 1994, Chauchard 2001, Salas y García 2006, Esse *et al.* 2007, Carrero *et al.* 2008, Ivancich *et al.* 2011, Esse *et al.* 2014, López-Sánchez *et al.* 2015).

Esta función cumple con las principales características que deben tener las curvas de crecimiento: forma sigmoidea, punto de inflexión que se puede determinar matemáticamente y crecimiento asintótico cuando la edad tiende a infinito. La función ha sido tratada en su forma triparamétrica, con la altura dominante como la variable de respuesta y la edad como la variable independiente o regresora [4]:

$$H_0 = b_0(1 - e^{-b_1 * T})^{b_2} \quad [4]$$

Donde, H_0 : altura total (m) al tiempo T ; T : edad (años); y b_0 , b_1 , y b_2 : parámetros a ser ajustados de la función.

Si bien el ajuste del modelo va a depender del fenómeno a estudiar y del sistema que se desee desarrollar, es usual que uno de los parámetros de la función sea particular para cada sitio (local), mientras que los otros sean comunes a todos ellos (globales). La función [4] tiene su origen fijado en (H_o, T_o) si se emplea la edad total, o $(H_{1,3}, T_i)$ si se emplea un desplazamiento del origen para evitar la supresión temprana.

El primer paso en el desarrollo del modelo fue el ajuste individual de la función [4] para cada uno de los árboles con el fin de evaluar la flexibilidad de la misma y obtener los parámetros individuales particulares. Posteriormente, para desarrollar el método de la curva guía, se realizó un ajuste global con todos los árboles juntos, primero para cada especie por separado y luego con ambas especies juntas (modelo mixto). Las estimaciones de los parámetros para los ajustes se determinaron a través de un procedimiento no lineal denominado de Marquadt con aproximación iterativa (Draper y Smith 1981). Los parámetros para el inicio del proceso de aproximación iterativa de los coeficientes de la regresión fueron tomados de otros estudios ya realizados (Chauchard 2001, Salas y García 2006). Se evaluó gráficamente la bondad de ajuste y las capacidades predictivas de los modelos se evaluaron a través de los siguientes estadísticos: coeficiente de determinación (R^2), el error estándar de la estimación (EEE) y el error absoluto medio (EAM). En el ajuste no lineal el R^2 es un estadístico que da una idea bastante intuitiva de la variabilidad que explica un determinado modelo y principalmente fue utilizado en los ajustes individuales. Sin embargo, le hemos dado mayor preponderancia a los estadísticos de error, a los gráficos de ajuste y a la significancia biológica.

Con el ajuste global de la curva guía se construyeron las familias o conjunto de curvas de crecimiento en altura, de modo de cubrir el rango de estudio de cada especie y de ambas en conjunto. Para ello se procedió a armonizar o indexar la función empleando el índice de sitio como una nueva variable independiente (Zepeda y Rivero 1984, Burkhart y Gregoire 1994). El periodo de evaluación de los patrones de crecimiento fue entre los 20 a 100 años (edad total), que constituyen las edades de interés para el manejo forestal de estos bosques.

Para poder completar el proceso de indexación de la función se estableció la edad de referencia para definir el índice de sitio, con el cual posteriormente se establecieron las clases de sitio o de productividad de los rodales. En ciertas ocasiones se recomienda elegir edades próximas al turno (Clutter *et al.* 1983), aunque otros autores citan que en condiciones normales de crecimiento, en especies de crecimiento lento lo habitual es escoger la edad de referencia próxima a la mitad del turno o al culminar el incremento en altura de la especie (Zepeda y Rivero 1984, Ortega y Montero 1988). El rango de índice de sitio de estas clases de sitio se fijó tomando como base el rango de alturas que resultaron de las muestras disponibles.

Para evaluar la aptitud de la función guía indexada al expresar los patrones de crecimiento, se contrastó la misma con la curva observada de cada árbol, determinando sus precisiones y desvíos, empleando el error absoluto medio (EAM) y el error estándar de la estimación (EEE), como así también su bondad gráfica, evaluando la coherencia de la curva ajustada para expresar el curva real. Además se agruparon en cada clase las curvas de los árboles que correspondían según su índice de sitio y se realizaron confrontaciones gráficas con las curvas indexadas que se limitaban para cada clase. Se infirió el comportamiento biológico de los modelos a través de los gráficos del crecimiento en altura y del incremento medio anual (IMA) en función de la edad y la clase de calidad de sitio. Por otro lado, para tratar de explicar el comportamiento de los parámetros, se realizó un análisis gráfico de la dispersión de los parámetros promedios por clase de sitio de cada especie en función del índice de sitio y se ensayaron modelos lineales para detectar las variaciones o tendencias de los mismos.

Evaluación del modelo mixto

Para analizar el comportamiento del modelo mixto para representar el patrón de crecimiento de cada especie, se contrastaron las salidas del mismo con las curvas observadas de los árboles de cada una de las especies estudiadas. Para evaluar las aptitudes del modelo mixto y su vinculación con cada uno de los modelos por especie se compararon estadísticamente las diferencias entre los IMA entre los 20 y los 90 años del modelo mixto, en comparación con el de cada una de las especies, para ello se realizó una prueba de t para muestras independientes. Las diferencias fueron graficadas en función de la edad.

2.3. RESULTADOS

Se dispusieron finalmente de 38 árboles muestras para el análisis del crecimiento en altura, de ellos 17 correspondieron a *Nothofagus alpina* y 21 a *N. obliqua*, con un rango de edades de 37 a 156 años y de alturas de 12 a 33 metros (Cuadro 2.1). En algunas muestras se ha detectado supresión temprana (un árbol de *N. alpina* y tres árboles de *N. obliqua*), no así en la mayoría de los árboles. Con el fin de no perder las muestras, se decidió utilizar la EAP (edad a 1,3 m) y así evitar la supresión y las distorsiones en las curvas. Las edades a la cuales *N. alpina* y *N. obliqua* alcanzan la altura del pecho han sido entre 4 y 16 años, con un promedio de 10 años (Figura 2.1). Los árboles en donde se observó supresión temprana llegaron a tardar entre 16 y 18 años en alcanzar la altura al DAP.

Cuadro 2.1: Datos principales del conjunto de árboles que constituyó la muestra para el estudio. EAP: Edad al DAP.

Especie	Tamaño muestra	Altura promedio (m) -(desvío estándar)	Altura máxima (m)	Altura mínima (m)	EAP (años) -(desvío estándar)	EAP máxima (años)	EAP mínima (años)
<i>N. alpina</i>	17	23,9 (3,76)	32,1	17,3	84,8 (31,4)	151	28
<i>N. obliqua</i>	21	21,8 (6,11)	33,2	12,7	75,1 (22,1)	111	41
Mixto	38	23,0 (5,25)	33,2	12,7	79,4 (26,8)	151	28

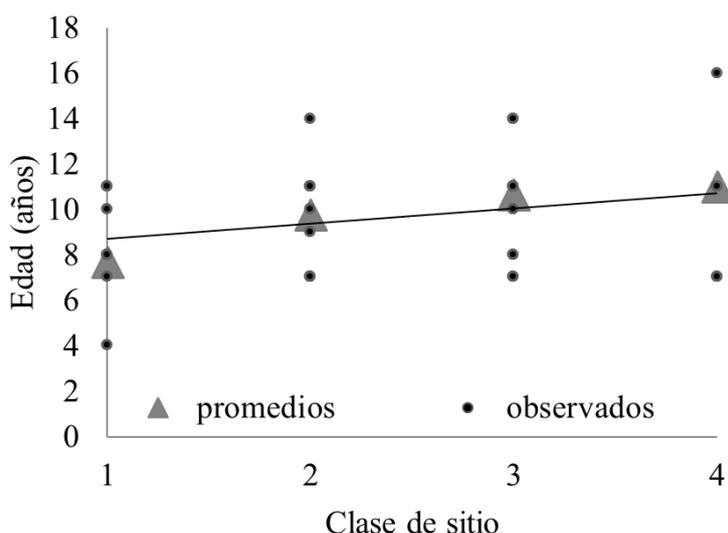


Figura 2.1: Años promedio en alcanzar la altura del DAP por clase de sitio.

El rango de edades totales de estudio se estableció entre los 30 y 100 años, de manera que al adoptar para el mismo la EAP y teniendo en cuenta el tiempo promedio registrado en alcanzar el DAP por la regeneración (Figura 2.1), resulta en un rango de edades a la altura del pecho de entre los 20 y los 90 años. En función de ello y observando el gráfico de las curvas de crecimientos, se escogió la edad base o de referencia para la estimación del índice de sitio en 45 años de EAP. Al no observarse un patrón polimórfico de los crecimientos de las especies, se consideró que a esa edad ya se ha manifestado el potencial del sitio y se encuentra en un momento intermedio respecto de las edades de los posibles turnos, definido preliminarmente entre los 80 y 100 años (Figura 2.2).

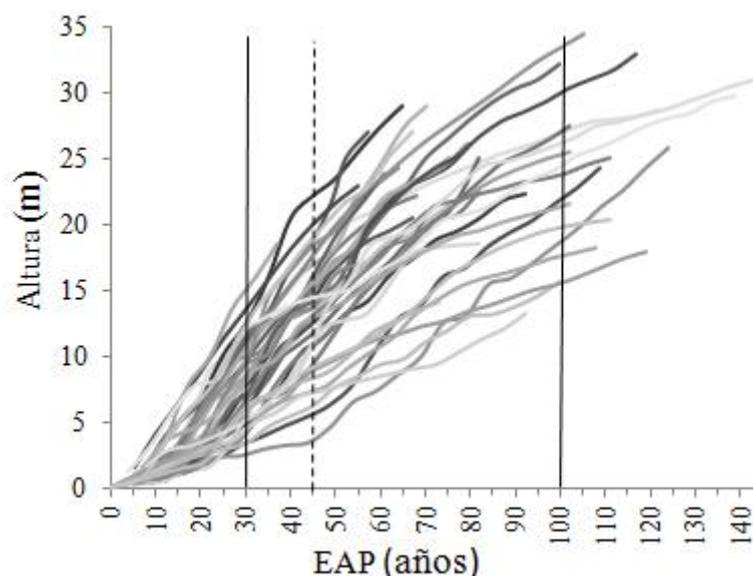


Figura 2.2: Curvas altura dominante-edad de los árboles de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* dentro del periodo de interés (líneas enteras) para la edad a la altura del pecho y a una EAP de referencia de 45 años (línea punteada).

Validación

Confrontados los datos obtenidos con los modelos preexistentes, se han encontrado diferencias importantes al compararlos a nivel de árbol. El modelo de Salas y García (2006) para *Nothofagus obliqua* fue el que arrojó los errores más bajos ($n = 21$; $EEE = 1,09$; $EM = 4,41$; $EAM = 4,63$ y $REMC\% = 22,03$) respecto de los obtenidos con el modelo de Trincado

et al. (2002) para *N. alpina* (n = 21; EEE = 1,68; EM = 6,37; EAM = 7,16 y REMC% = 33,) y *N. obliqua* (n = 17; EEE; 1,36; EM = 3,88; EAM = 7,46 y REMC% = 38,62).

Ajustes individuales

Los coeficientes de determinación (R^2) han sido muy precisos, oscilando entre 98,3% y 99,9%, mientras que los errores estándares de la estimación y los errores absolutos medios fueron bajos (EEE <0,9 y EAM <0,7) y semejantes en ambas especies, inclusive en sus rangos. La amplitud en los rangos de los índice de sitio oscilaron entre 9,5 m y 24,0 m para *Nothofagus alpina* y entre 6,5 m y 24,0 m para *N. obliqua*.

Ajustes globales

Los estadísticos de ajuste de la curva guía o global no tienen mayor relevancia al obtenerse con los datos de todas las calidades de sitio (R^2 >65,6; EEE <4,81; EAM <3,78). Los valores de los parámetros estimados fueron similares para los tres modelos, siendo los del modelo mixto los que tuvieron valores intermedios respecto a los de los modelos de cada especie (Cuadro 2.2). El ajuste de la función o curva guía, con el parámetro b_0 local tuvo la mejor evaluación visual para todos los casos, al confrontar dicha curva media con todas las curvas de crecimientos individuales (Figura 2.3). Las curvas guías mostraron comportamientos biológicos semejantes entre las especies y a su vez con el modelo mixto, que resultaron en valores similares en los crecimientos acumulados y en los incrementos medios en altura en función de la edad (Figura 3.3). Sin embargo, se pueden observar pequeñas diferencias entre los crecimientos en altura acumulados y los respectivos incrementos medios anuales (IMA). Por ejemplo, en *Nothofagus alpina* el IMA es ligeramente superior con respecto al de *N. obliqua* a edades avanzadas (89-90 años), mientras que en el caso del modelo mixto, sus valores son intermedios a ambas especies. Los mayores IMA para ambas especies se dan aproximadamente a los 40 años (Figura 3.3).

Cuadro 2.2: Parámetros y estadísticos de los ajustes globales o curvas guías para cada especie y en conjunto. R^2 : coeficiente de determinación (%); EEE: error estándar de la estimación (m); EAM: error absoluto medio (m); b_0 , b_1 , b_2 : parámetros o coeficientes. Na: *Nothofagus alpina*; No: *N. obliqua*.

Modelo	b_0	b_1	b_2	R^2	EEE	EAM
[4] Na	34,3	0,0198	1,58	91,4	2,44	1,81
[4] No	21,8	0,0256	1,72	65,6	4,81	3,78
[4] Mixto	25,6	0,0230	1,66	73,6	4,15	3,18

A partir de la curva guía, se han establecido cuatro clases de calidades de sitio, manteniendo la uniformidad entre ambas especies para facilitar la clasificación y la vinculación entre las mismas, si bien se ha encontrado que *Nothofagus obliqua* puede crecer en calidades más pobres de las que presenta *N. alpina* (Figura 2.4). Los rangos de índice de sitio (IS_{45}) y las clase de calidad de sitio se han definido de la siguiente manera: clase I, superior, $IS: >19$ m; clase II, buena, $IS: 19 - 15$ m; clase III, regular, $IS: 15 - 11$ m; clase IV, pobre, $IS: <11$ m.

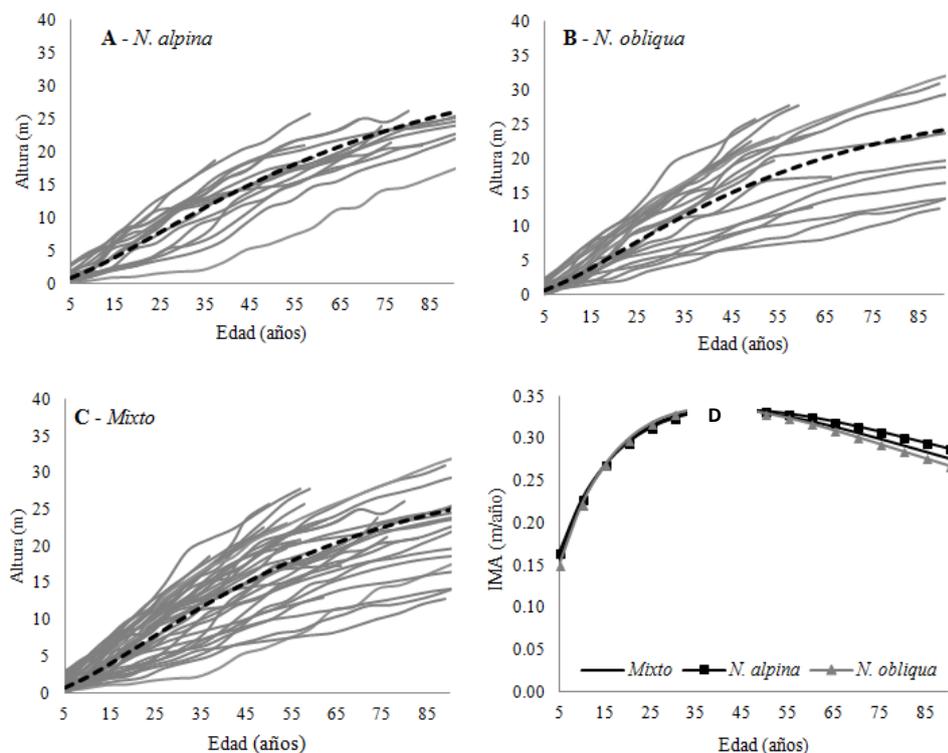


Figura 2.3: A, B y C: Curvas altura dominante-edad de los árboles, contrastadas con la curva guía de los modelos. D: IMA para las curva guías.

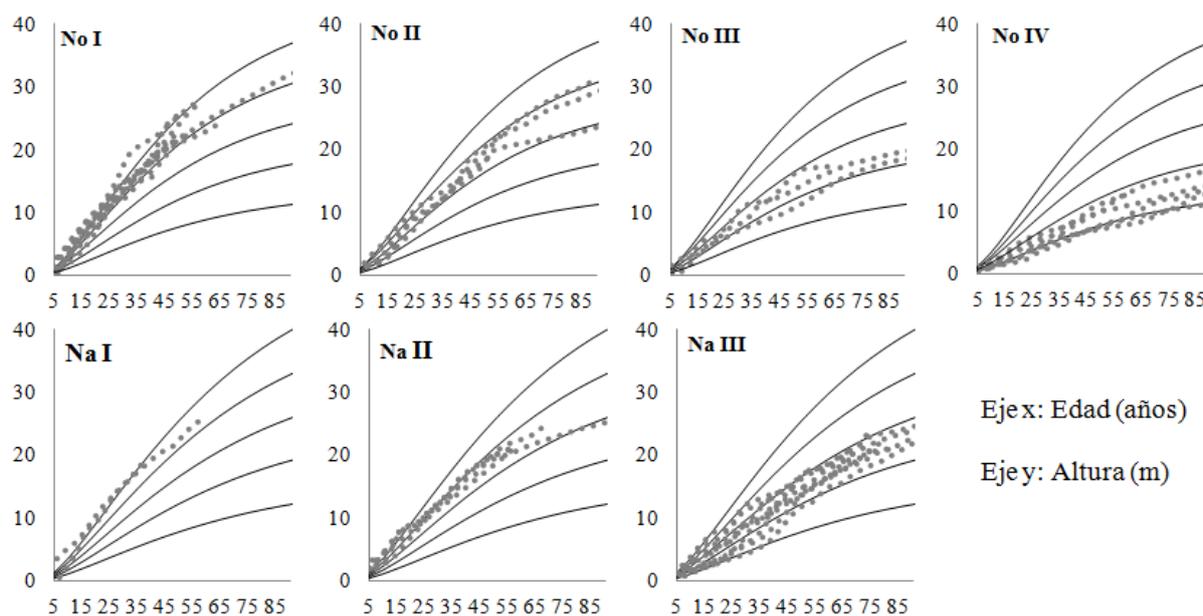


Figura 2.4: Familia de curvas de índice de sitio para cada especie versus los árboles de la clase. Na: *Nothofagus alpina*; No: *N. obliqua*. Los números romanos indican la clase de sitio de los árboles graficados.

Las curvas que delimitan las clases de sitio han podido contener satisfactoriamente las curvas de crecimiento de los árboles de la cada clase demostrando la buena aptitud de los modelos anamórficos para expresar los patrones de crecimiento (Figura 2.4). Además, al evaluar las curvas de las clases de sitio del modelo mixto versus las curvas de los árboles, se observa también un buen comportamiento del mismo para expresar los patrones de crecimiento de cada una de las especies (Figura 2.5).

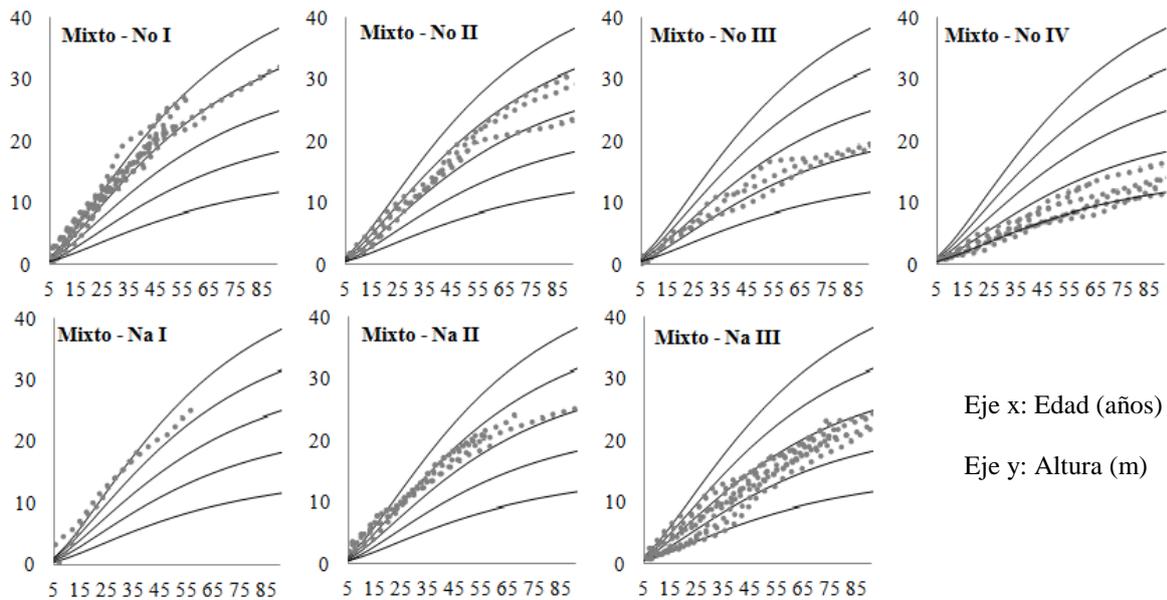


Figura 2.5: Familia de curvas de índice de sitio para el modelo mixto versus los árboles de la clase. Na: *Nothofagus alpina*; No: *N. obliqua*. Los números romanos indican la clase de sitio de los árboles graficados.

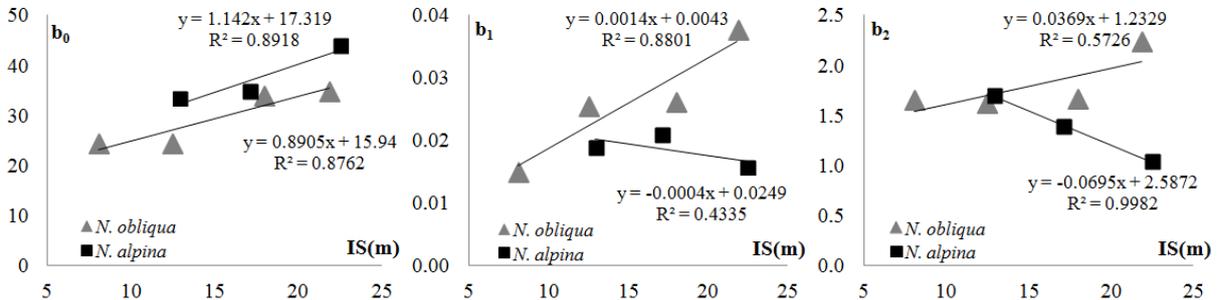


Figura 2.6: Distribución de los parámetros en función del índice de sitio y ajuste de modelos lineales. b_0 , b_1 y b_2 : parámetros promedios por clase de sitio, obtenidos del ajuste individual del modelo [4]; R^2 : coeficiente de determinación.

En el análisis de los parámetros resultantes de los ajustes, se encontró una tendencia creciente del parámetro b_0 (relacionado con la asíntota de la función) con el aumento del índice de sitio para ambas especies (Figura 2.6), siendo superior en *Nothofagus alpina* (Cuadro 2.3). Con respecto a los parámetros b_1 y b_2 las tendencias de los parámetros fueron opuestas entre ambas especies. En el caso de *N. alpina* los parámetros mencionados decrecen y los de *N. obliqua* crecen con respecto al índice de sitio (Figura 2.6).

En la comparación de las curvas de crecimiento de cada especie y por clase de sitio se observa que la diferencia de *Nothofagus alpina* por sobre *N. obliqua* a los 90 años es de 2,52 m en la clase de sitio superior, de 2,04 m para la clase de sitio buena, de 1,56 m para la clase de sitio regular y de 1,04 m para la clase de sitio pobre (Figura 2.7A). Por tratarse de un modelo anamórfico las diferencias son proporcionalmente equivalentes entre las distintas clases de sitio y no superan el 8% (Figura 2.7B). Las diferencias estadísticas entre el modelo de *N. alpina* y *N. obliqua* más altas fueron en la clase superior (Sesgo = 16,79; RSC = 6,8; EAM = 1,3) y las más bajas en las clases inferiores (sesgo = 7,20; RSC = 2,65; EAM = 0,8) (Cuadro 3).

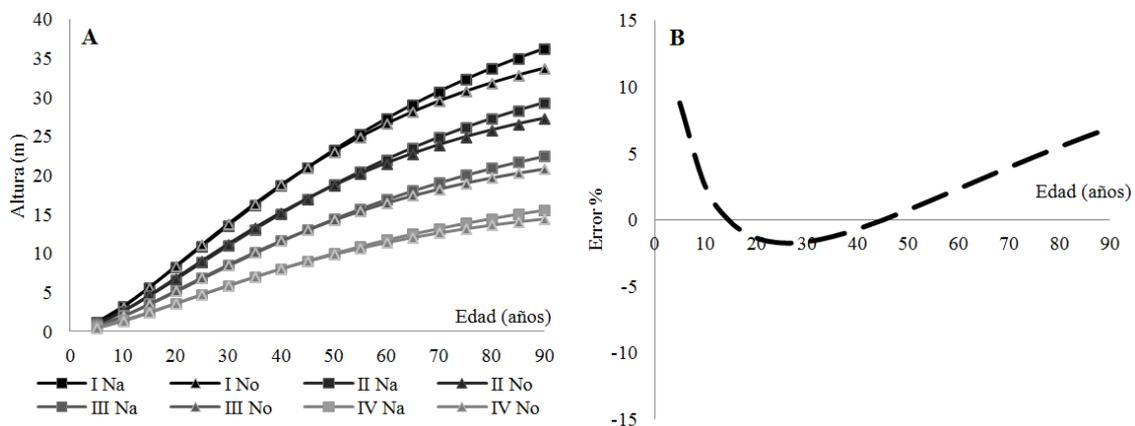


Figura 2.7: A: Curvas de calidad de sitio de *Nothofagus alpina* (Na) y *N. obliqua* (No). Los números romanos indican las clases de sitio. B: Diferencias porcentuales entre el modelo de *N. alpina* y *N. obliqua*.

Cuadro 2.3: Estadísticos de las diferencias entre las estimaciones del modelo de *N. alpina* y *N. obliqua*. CS: clase de sitio; RSC: suma del cuadrado de los residuos (m); EAM: error absoluto medio (m).

CS	Sesgo	RSC	EAM
I	16,79	6,18	1,30
II	13,59	5,00	1,13
III	10,39	3,82	0,96
IV	7,20	2,65	0,80

El comportamiento del modelo mixto con respecto a los modelos por especie fue equilibrado, no observándose diferencias entre las diferencias absolutas de las estimaciones del IMA de los modelos por especie y el modelo mixto (Prueba de t, $n = 20$; $P = 0,508$; $\alpha = 0,05$). El IMA del modelo de *Nothofagus alpina* a los 90 años fue $0,011 \text{ m año}^{-1}$ por encima del modelo mixto y el IMA del modelo de *N. obliqua* a los 90 años de $0,008 \text{ m año}^{-1}$ por debajo del modelo mixto (Figura 2.8).

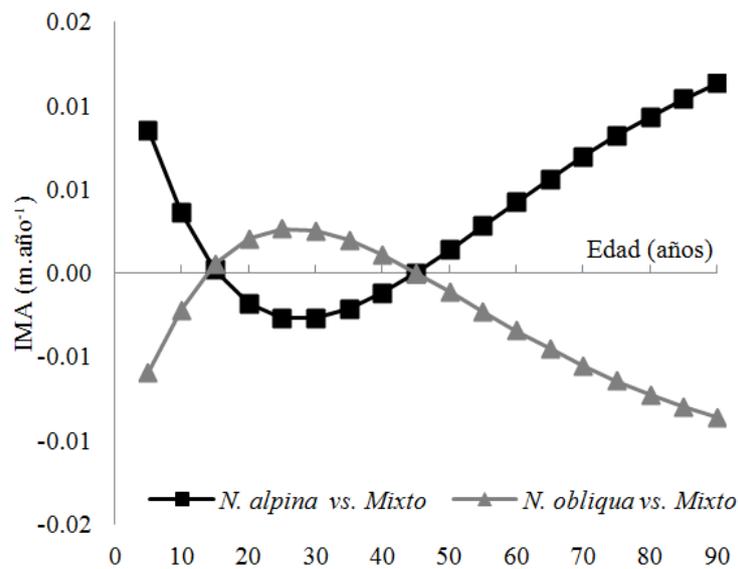


Figura 2.8: Diferencias en el IMA entre el modelo mixto y el de *Nothofagus alpina* y entre el modelo mixto y el de *N. obliqua*.

Los modelos finales seleccionados fueron:

$$IS = (H_0 - 1,3) \cdot \frac{(1 - e^{-0,0198 \cdot 45})^{1,58}}{(1 - e^{-0,0198 \cdot T})^{1,58}} \quad N. alpina$$

$$IS = (H_0 - 1,3) \cdot \frac{(1 - e^{-0,0256 \cdot 45})^{1,72}}{(1 - e^{-0,0256 \cdot T})^{1,72}} \quad N. obliqua$$

$$IS = (H_0 - 1,3) \cdot \frac{(1 - e^{-0,0230 \cdot 45})^{1,66}}{(1 - e^{-0,0230 \cdot T})^{1,66}} \quad \text{Mixto}$$

Donde IS: índice de sitio; H_0 : altura total (m) al tiempo T ; T : EAP (años)

2.4. DISCUSIÓN

La clasificación inicial de la calidad de sitio es fundamental para diagramar esquemas silvícolas para el manejo de bosques naturales o plantaciones. Con el empleo de la altura dominante se ha podido expresar los patrones medios del crecimiento de árboles de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* y con ello establecer el índice de sitio como expresión de la potencialidad productiva. Con base biológica se han desarrollado tanto funciones de crecimiento para sendas especies, como un modelo común para las mismas, dadas las similitudes encontradas. Si bien el índice del sitio ha sido desarrollado principalmente para el estudio de una sola especie (Clutter *et al.* 1983, Ivancich *et al.* 2011), la homogeneidad de los sitios, producto de la existencia de similitudes entre las variables dimensionales y patrones de los crecimientos entre las especies estudiadas con iguales periodos de vida (Chauchard 1991, Donoso *et al.* 1993, Manos 1997, Chauchard *et al.* 1999, Chauchard y Sbrancia 2003) ha permitido la utilización de esta metodología en estos tipos de bosques mixtos que forman una cohorte.

El tamaño de las muestras de ambas especies es limitado, pero se puede considerar adecuado para realizar los estudios preliminares de evaluación de las calidades de sitio y representar los patrones de crecimiento de las especies en las áreas de estudio. Además, el estudio cobra valor por encontrarse casi la totalidad del bosque mixto dentro de Áreas Protegidas, que dificulta la obtención de muestras (Parque Nacional Lanín). El caso de la amplitud de sitios muestreados se considera más limitado para *Nothofagus alpina* (Figura 2.3). Sin embargo, al encontrar similitudes en los patrones de crecimientos, tal debilidad se vería compensada al considerar ambas muestras en conjunto, por la mayor amplitud en los sitios muestreados para *N. obliqua*.

En algunos árboles se encontraron severas supresiones tempranas del crecimiento por competencia, que se han logrado evitar realizando los ajustes con la edad a la altura del pecho. Existe un antecedente del empleo de la EAP para estudios de crecimientos en altura de *Nothofagus obliqua*, realizado por Salas y García (2006) en Chile y para *N. antarctica* (Ivancich *et al.* 2011) y *N. pumilio* (Martínez Pastur *et al.* 1997) en Argentina. Con ello se logró disponer de la totalidad de árboles de la muestra. Si bien tal situación ha impedido emplear la edad real como variable de referencia, que es importante para algunos fines de la gestión forestal, esto se puede solucionar mediante la adición de una estimación independiente de años para alcanzar la altura del pecho, y adecuada a cada situación

particular. Sin considerar los árboles con supresión temprana, hemos registrado para *N. obliqua* una edad media de 11 años para alcanzar 1,3 metros de altura, mientras que para *N. alpina* observamos una edad media de ocho años, sin encontrar evidencia de la influencia de la calidad de sitio en ello. Por lo que es posible generalizar una edad promedio de 10 años para ambas especies y todas las clases de sitio. Esto estaría indicando la menor influencia de las calidades de sitios en los crecimientos iniciales de estas especies, con respecto a otros factores como la competencia. En un bosque secundario en Chile las edades registradas para alcanzar 1,3 metros fueron similares, con una media para *N. obliqua* fue de 9,2 años, pero con un mínimo de dos años y un máximo de 18 años (Salas y García 2006). Cabe señalar que, incluso con la utilización de la edad a la altura del pecho, pueden introducirse sesgos en las predicciones de altura-edad debido al hecho de que los árboles que son dominantes en el momento de muestreo pueden no haber sido dominantes en los años iniciales. Esto podría aumentar la pendiente de las curvas estimadas, aunque la magnitud del sesgo es incierta (Salas y García 2006).

La edad base o de referencia para este estudio se ha adoptado a 45 años a la altura del pecho, que representaría unos 55 años de edad real. La fijación de esta edad próxima a la mitad del turno tiene como ventaja el poder estimar con mejor precisión el *IS* en masas jóvenes (Ortega y Montero 1988, Chauchard 2001) y además a esas edades los árboles ya expresaron el potencial de crecimiento en altura del sitio.

Los modelos de Salas y García (2006) y Trincado *et al.* (2002) han presentado diferencias mayores en la estimación de la altura de los árboles para el área de estudio en comparación a los modelos ajustados. Probablemente las edades a estimar en el presente estudio excedían los rangos de aplicación de los modelos de Trincado *et al.* (2002), y la edad de referencia de 20 años adoptada por estos autores es demasiado baja teniendo en cuenta la supresión temprana observada. Con respecto al modelo de Salas y García (2006) los errores podrían deberse a patrones de crecimiento diferenciales, podrían ser adjudicados a las características propias de los sitios de estudio. Otra posibilidad que explique las diferencias podría ser la utilización de un modelo con una asíntota común, lo que, desde la óptica de la metodología empleada aquí, se aleja de lo biológicamente deseable.

La flexibilidad de la función [4] ha permitido expresar certeramente la variación de los crecimientos en alturas de ambas especies, que demuestran ser sensiblemente anamórficos. Salas y García (2006) han empleado la misma función para expresar el

crecimiento en altura dominante de *Nothofagus obliqua*, pero a diferencia del presente estudio que se ha definido a b_0 como parámetro local, estos autores han dejado a b_1 como parámetro local y han fijado b_0 (asíntota) en función de las alturas máximas registradas en Chile en otros estudios. Para ambos casos, el parámetro vinculado con la asíntota de la función carece de una interpretación biológica importante, simplemente se intenta establecer una referencia superior para el mejor ajuste e interpretación de la función en el período de interés y estudio.

La amplitud en el rango de los índices de sitio para *Nothofagus alpina* fue de 14,5 m mientras que para *N. obliqua* fue de 17,5 m, lo que permite inferir una buena variación en las calidades de sitios estudiadas. La diferencia entre los rangos de índice de sitio entre las especies se produce principalmente porque *N. alpina* no se establece en las calidades de sitio más pobres como en las que si encontramos creciendo a *N. obliqua*. *N. alpina* queda normalmente limitado a los hábitats de moderado estrés hídrico, mientras que *N. obliqua* soporta considerables grados del mismo (Weinberger y Ramírez 2001). Los bosques de *N. obliqua* cubren diferentes situaciones climáticas, con rangos más amplios de temperatura, pluviometría y topografía, pero alcanzan su mayor productividad bajo condiciones de alta pluviometría y moderadas temperaturas (Thiers *et al.* 2008).

Si bien los estadísticos de los ajustes globales fueron relativamente bajos, con un R^2 menor al 92% para el modelo de *N. alpina* y menor al 66% para el de *N. obliqua*, en este caso estos estadísticos no tienen relevancia en cuanto a bondad pues no se busca precisión sino aptitud de la función guía y la familia de curvas que es posible construir con el patrón de crecimiento de la especie. En esta situación se ajusta una función general o global para la totalidad de árboles, de todos los rangos de edades y alturas, para todas las clases de calidad de sitio. Contrariamente a lo expresado, la alta precisión y los bajos errores de un ajuste global podrían estar indicando un defecto en la amplitud de los sitios muestreados. En este sentido entonces, se puede inferir a partir del R^2 de 91,4% y los errores sensiblemente menores de *N. obliqua* respecto de *N. alpina* y el modelo mixto (Cuadro 2.2), que su muestra tiene una baja amplitud de sitios. Tal situación podría estar subsanada al poder juntar ambas especies en un modelo mixto.

Hay autores que encontraron patrones marcadamente diferentes para las mismas especies, pero estos estudios se han centrado en crecimientos tempranos, pues han trabajado con una base de datos con una edad máxima total de 50 años (Trincado *et al.* 2002). En el

presente trabajo se ha tratado de evitar el análisis a edades muy tempranas, pues es en ellas en las cuales suelen encontrarse patrones polimórficos (Chauchard 2001) y que podrían complicar el ajuste de las funciones para edades de interés más tardías. Por otra parte, se han encontrado similitudes entre los crecimientos de ambas especies. Se observó que los máximos incrementos se dan a los 38 años para *Nothofagus obliqua* y a los 44 años para *N. alpina*, con muy pequeñas diferencias entre ellos, a pesar de que a partir de los 55 años comienzan a manifestarse diferencias levemente superiores, llegando a los 90 años a una diferencia de $0,02 \text{ m año}^{-1}$. Estos valores deben considerarse solo como una referencia, pues al trabajar con modelos anamórficos, no hay culminaciones diferenciales de los IMA con las diferentes calidades de sitio. En estudios llevados a cabo en Chile (Trincado *et al.* 2002) se menciona que en una plantación en Chile de aproximadamente 30 años el IMA en altura de los árboles que componen el dosel superior fue de 0,50 m para *N. alpina* y de 0,65 m para *N. obliqua*. Estos resultados son similares a los obtenidos en esta tesis, pero con una leve diferencia superior en *N. obliqua* de 0,10 m.

Los patrones de crecimiento en altura son expresados por el efecto combinado de los parámetros de la función (Chauchard 2001). La similitud en el parámetro b_0 y los comportamientos opuestos en los parámetros b_1 y b_2 entre ambas especies, demuestran que los mismos están íntimamente ligados y un valor alto o bajo de determinado coeficiente puede ser compensado por el valor de otro, pudiendo resultar en salidas semejantes. El parámetro b_0 , que representa la asíntota de la función, ha mostrado una tendencia más clara y relación positiva con el índice de sitio en el caso de las dos especies. De todos modos *N. alpina* presenta una relación entre b_0 y las calidades de sitio con una pendiente ligeramente mayor, lo que explica las diferencias observadas a edades avanzadas. Las tendencias opuestas de los parámetros b_1 y b_2 en función del índice de sitio entre las especies, podrían indicar distintos patrones de crecimiento entre las especies, pero al observar las curvas resultantes, la influencia de los tres parámetros no permiten observar diferencias importantes, ni en la tasa de crecimiento ni en el punto de inflexión. Esto refuerza la hipótesis de que más allá de la explicación biológica que se le pueda dar a cada parámetro, en el caso de los parámetros b_1 y b_2 prima la autocompensación de los mismos por sobre el efecto individual de cada uno en las salidas de la función.

La similitud entre los comportamientos de las especies estudiadas ha motivado que el modelo mixto haya demostrado una buena aptitud para expresar el crecimiento en altura dominante para ambas especies. El mismo se comporta como un promedio entre los modelos

por especies, siendo exactamente iguales los tres modelos a los 15 y 45 años (Figura 2.7). Luego de los 45 años surgen las mayores diferencias absolutas dadas por las diferencias existentes entre las asíntotas de cada modelo, sin llegar a ser consideradas importantes. Esta situación hace que si bien con el modelo mixto se pierde cierta precisión, ello no sea importante al momento de trabajar con el mismo en la silvicultura y manejo de estos bosques, dentro del período de edades de interés.

2.5. CONCLUSIÓN DEL CAPÍTULO

El patrón de crecimiento de *N. obliqua* y *N. alpina* resulta sensiblemente anamórfico entre las edades de 30 y 100 años y para todas las calidades de sitio estudiadas, lo que nos indica la necesidad de ajustar funciones anamórficas vinculadas funcionalmente al índice de sitio. Las especies estudiadas demuestran patrones similares, reforzando la similitud encontrada en estudios anteriores en otras variables dimensionales. Tal situación ha permitido el desarrollo de un modelo único, que facilitará la evaluación de la calidad de sitio y la planificación del manejo de rodales tanto puros como mixtos. Se recomienda, sin embargo, que a medida que se vaya aumentando el número de muestras, el sistema de índice de sitio propuesto sea revisado y eventualmente calibrado.

CAPÍTULO 3

ANÁLISIS DE LA CALIDAD DE SITIO PARA *Nothofagus alpina* Y *N. obliqua* A TRAVÉS DEL ÍNDICE DIAMÉTRICO DE SITIO

3.1. INTRODUCCIÓN

La productividad de los suelos forestales se define en gran medida por la calidad de sitio, expresión de potencialidad de crecimiento (Daniel *et al.* 1982, Skovsgaard y Vanclay 2008). El estudio de la calidad de sitio es el primer paso en la construcción de modelos de crecimiento y rendimiento (Alder 1980, Zlatanov *et al.* 2011), los cuales son esenciales en el manejo forestal y en la determinación de metas productivas (Cieszewski *et al.* 2000). No es posible tomar decisiones silvícolas válidas sin tener referencias de la calidad de sitio y otras condiciones del rodal que influyen en las variables de crecimiento del árbol (Daniel *et al.* 1982).

Las variables biométricas que influyen en el crecimiento del árbol son innumerables, por eso los modelos deben ser abstracciones de la realidad (Hari 1996) que permitan simplificar la complejidad del sistema a los fines del modelado y su utilización práctica posterior (García 1988). Para la determinación de la productividad de los bosques se utilizan diversas metodologías según las variables biométricas que se utilicen, y una de las más difundidas es el método indirecto que emplea la altura dominante promedio de un número de árboles en rodales regulares (Wang y Huang 2000). El crecimiento en altura dominante es considerado como el mejor indicador de la capacidad de un sitio para el desarrollo de los árboles (Monserud 1984), porque además de estar significativamente correlacionada con el crecimiento en volumen ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$) o volumen total ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$) (Donoso 1981), es la variable menos influenciada por la densidad del rodal dentro de un amplio rango de condiciones (Daniel *et al.* 1982). Sin embargo, en rodales disetáneos, el empleo de la altura dominante de los árboles como indicadora de la calidad de sitio se ve dificultado por la variabilidad estructural y la dificultad de la identificación de las edades a campo. En rodales disetáneos es muy incierto que el árbol no haya pasado por períodos de opresión y liberación a edades más tempranas, presentando patrones irregulares o polimórficos de crecimiento. Hay estudios que indican que un árbol del estrato intermedio de *N. obliqua* podría mantenerse en esa condición hasta la madurez o hasta que se produzca su liberación (Chauchard y Sbrancia

2003). A ello se suma que la obtención del dato de edad es una tarea difícil y costosa, lo que hace recomendable probar otras opciones a las ecuaciones de crecimiento clásicas (Zeide 1993). El empleo del índice de sitio (IS), entendido como la altura dominante a una edad de referencia, podría verse facilitado si se reemplaza la edad por otra variable de referencia. De esta manera se obtendría una alternativa al IS tradicional (Attis Beltrán *et al.* 2015) (Ver capítulo 2).

Otro componente del incremento en volumen es el crecimiento en diámetro, considerado más sensible que el crecimiento en altura a las variaciones de los factores ambientales (Cornelius 1994), destacándose entre esos factores el de la densidad del rodal. Sin embargo, bajo la hipótesis que dentro de un amplio rango de densidades el crecimiento en diámetro del árbol dominante no es fuertemente afectado, podría aceptarse que una relación altura-DAP (diámetro a la altura del pecho) de la masa dominante sea tan efectiva como una relación altura-edad (Bakuzis 1969, Huang y Titus 1993, Leary 1997). Así podría definirse el índice de sitio como la altura promedio a un diámetro promedio de referencia, en lugar de emplear la edad, dando lugar a un índice diamétrico de sitio (IDS) que permite expresar la productividad potencial de un rodal.

Los antecedentes en la región patagónica de Argentina y Chile, presentan la utilización del IS para bosques de distintos *Nothofagus*, pero todos en relación a la variable edad. Martínez Pastur *et al.* (1997) y Lencinas *et al.* (2002), desarrollaron funciones de crecimiento en altura dominante, empleando una función biológica de *N. pumilio* para bosques de Argentina, donde incorporan la variable IS. En Chile, Esse *et al.* (2007, 2014) construyeron curvas de IS a partir de modelos anamórficos y polimórficos para renovales de *N. dombeyi* en la cordillera andina de Chile, mientras que Trincado *et al.* (2002) desarrollan sendos modelos polimórficos para renovales de *N. obliqua* y *N. alpina*. En este último estudio se han encontrado patrones diferenciales de crecimientos entre ambas especies. En Argentina Attis Beltrán *et al.* (2015) desarrollaron curvas anamórficas de IS para *N. alpina*, para *N. obliqua* y un modelo mixto para ambas especies juntas, en base a la similitud de los patrones de crecimiento observados en la cuenca de los lagos Lácar y Nonthué (desarrollado en el capítulo 2). El objetivo de este capítulo fue desarrollar el índice diamétrico de sitio (IDS) para la clasificación de la calidad de sitio de bosques puros y mixtos de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua*, y de este modo poner a prueba la utilización de un diámetro promedio de referencia en lugar de la edad de referencia en estos tipos de bosques.

3.2. MÉTODOS

Área de estudio

El área de distribución de *Nothofagus obliqua* se localiza entre los 33° y 41,5° S, mientras que la de *N. alpina* abarca un rango latitudinal un poco más estrecho entre los 35° y 40,5° S (Donoso *et al.* 1993, Salas y García 2006). El muestro se realizó dentro de la cuenca de los lagos Lácar y Nonthué (en el rango desde los 40°07' S - 71°27' O hasta los 40°07' S - 71°39' O) cubriendo una superficie de 1.500 ha en las unidades de ordenación forestal de la Reserva Nacional del Parque Nacional Lanín en la provincia del Neuquén, Argentina. Los bosques de la cuenca están dominados por tipos forestales puros y mixtos de *Nothofagus*, localizados entre los 600 y 1.100 m s.n.m. (Chauchard y Sbrancia 2003).

El clima es templado húmedo con temperaturas medias anuales de 9°C y una precipitación media de 1.800 mm. Geológicamente, la región fue modelada por glaciares y posteriormente recubierta por cenizas volcánicas. De este proceso surgieron los suelos dominantes, desarrollados a partir de cenizas volcánicas holocénicas, pertenecientes al orden Andisoles. Poseen una secuencia de horizontes O-A-Bw-C o bisecuencias de esos horizontes debido a los sucesivos depósitos de cenizas que dieron lugar a suelos enterrados (Frugoni *et al.* 2005).

Fuente de datos

Teniendo en cuenta la complejidad que representa medir la altura total en éstos bosques, en primer lugar se determinó el impacto del número de árboles dominantes que podrían ser promediados sin afectar el indicador altura dominante. Para definir el número mínimo de árboles por hectárea que podría emplearse para obtener la altura dominante del bosque, se emplearon de uno a cinco árboles dominantes en parcelas de 500 m², que representan desde 20 a 100 árboles dominantes por hectárea, y con ellos se evaluó como variaba el promedio de las alturas totales y sus diámetros a medida que se aumentaba el número de árboles considerados y medidos.

(i) *Datos de Parcelas Temporales (PT)*: Se instalaron parcelas en bosquetes coetáneos o regulares de árboles, buscando medir distintas estructuras o fases de desarrollo creciendo en un mismo sitio. De cada bosquete surgió un par de datos altura-DAP promedios de los

árboles dominantes. Tal situación, permitió esbozar curvas de crecimiento en altura, vinculando las alturas medias de los bosquetes en función de sus diámetros medios.

(ii) *Datos de Parcelas Permanentes (PMP)*: Se emplearon 60 PMP circulares de 500 m² instaladas entre los años 1988 y 1997. Las parcelas de menor altitud están al nivel de los lagos, a 640 m s.n.m., mientras que las de mayor altitud se sitúan en los 1.200 m s.n.m. Los datos empleados de las parcelas fueron número de árboles en la parcela, especie, DAP, altura total y estrato social, clasificado en dominante, codominante, intermedio y oprimido (Spurr y Barnes 1980). A los fines del trabajo solo se utilizaron los datos provenientes de árboles dominantes y codominantes. De cada parcela se promediaron las alturas de los árboles dominantes y sus diámetros para contar con una altura dominante promedio y un diámetro promedio. Para su incorporación al estudio se estableció que la parcela debería tener una generación de árboles dominantes en su estructura.

(iii) *Datos de análisis fustales*. Se seleccionaron individuos dominantes de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* para realizar los análisis fustales por muestreo destructivo. La dominancia se evaluó a través del tamaño relativo entre el árbol elegido y los circundantes teniendo en cuenta la altura total, el DAP y el tamaño, balance y relación de la copa respecto del resto de las dimensiones del árbol. La copa debía estar equilibrada en sus crecimientos laterales y ocupar entre el 25-40% de la altura total, porcentaje que dependía del tamaño del individuo y nivel de competencia. En esta etapa se evitaron los árboles de crecimiento libre, y se constató que el ejemplar haya crecido entre competidores por la presencia del fuste limpio de ramas en la porción media inferior del tronco. Se eligieron árboles originados por semilla, evitando la elección de árboles provenientes de rebrotes de cepas, p.e. se descartaron aquellos individuos con grandes contrafuertes en la base del fuste.

A los árboles previo al volteo se les realizaron dos mediciones cruzadas de DAP con forcípula, la altura total (HT) con hipsómetro láser (modelo VL5360, marca Haglöf, origen Suecia), y un croquis del mismo para tener una referencia posterior a la caída. Luego se procedió al apeo del árbol para su trozado y extracción de rodajas a diferentes alturas: 0,30 m, 1,30 m, 3,30 m y a partir de esta última las rodajas siguientes se extrajeron cada tres metros hasta el ápice siguiendo el eje principal del árbol. Previo al conteo y medición de los anillos de crecimiento se procedió a lijar las rodajas en la cara correspondiente a la altura de medición con el objetivo de mejorar su visualización y medición. Para la tarea se emplearon lijas de grano grueso (80) hasta llegar progresivamente a las de grano fino (360). En cada

rodaja se trazaron dos diámetros en cruz, sobre los cuales se marcaron de afuera hacia el centro, períodos de cinco años en cada radio con la ayuda de lupas de mano (5 x) y de mesa (10 x). Como la medición fue desde afuera hacia la médula, el primer período de crecimiento del árbol podía ser distinto a los cinco años. Posteriormente se midieron los radios de cada diámetro para cada período establecido con precisión de medio milímetro con un escalímetro. Con estos cuatro valores se obtuvo un valor promedio. Una vez realizadas las mediciones, con los datos se construyeron los perfiles de los árboles para períodos de cinco años. Para el último período de crecimiento, en la zona del ápice, los perfiles se completaron por el método gráfico o de mano alzada, siguiendo la tendencia del perfil.

Ajuste del modelo

De cada parcela se emplearon las alturas dominantes y los diámetros promedios respectivos, para volcarlos en un gráfico bidimensional. Esta base de datos es la que se utilizó para el ajuste de la familia de funciones de IDS. Para la construcción de la familia de curvas de altura dominante en función del DAP promedio, se procedió según la metodología de la curva guía (Clutter *et al.* 1983). Para ello se empleó la función no lineal usualmente conocida como de Chapman-Richards [1], que pertenece a las funciones llamadas biológicas, por su demostrada flexibilidad para estudios vinculados al fenómeno del crecimiento (Richards 1959, Osumi 1983, Zeide 1989, Vanclay 1994, Martínez Pastur *et al.* 1997, Chauchard *et al.* 2001, Chauchard 2001, Carrero *et al.* 2008, Ivancich *et al.* 2011, Ai-Guo *et al.* 2013, Attis Beltrán *et al.* 2015).

$$H = a (1 - \exp (b \cdot Dp))^c \quad [1]$$

Dónde: H: altura dominante; a: parámetro relacionado con la asíntota de la función; b: parámetro relacionado con la tasa de cambio; c: parámetro vinculado el punto de inflexión; Dp: DAP promedio.

En primer lugar se formaron dos bases de datos, provenientes de las parcelas permanentes, una para *N. alpina* y otra para *N. obliqua* y se ajustó el modelo [1] a los pares de datos de cada especie, constituyendo sendas curvas guías. Para evaluar la bondad del ajuste se utilizaron los siguientes estadísticos: coeficiente de determinación (R^2), error

estándar de la estimación (EEE), error absoluto medio (EAM) y la distribución de los residuales. Se tuvo en cuenta además la significancia biológica de los parámetros obtenidos en el ajuste.

Posteriormente se ajustó el modelo con la totalidad de los datos de ambas especies, utilizando para la evaluación los mismos estadísticos, criterios gráficos y biológicos. Cuando el diámetro es el de referencia la altura dominante se transforma en el IDS, por lo tanto la función estima:

$$IDS = a(1 - \exp(b \cdot Dr))^c \quad [2]$$

Dónde: *IDS*: índice diamétrico de sitio; *Dr*: DAP promedio de referencia; a, b y c: parámetros de la función.

Para construir la familia de curvas proporcionales a la central o anamórficas se opera matemáticamente entre las funciones (1) y (2), para obtener una función invariante entre la altura dominante y el *IDS* (Función 4).

$$\frac{H = a(1 - \exp(-b \cdot Dp))^c}{IDS = a(1 - \exp(-b \cdot Dr))^c} \quad [3]$$

Despejando *IDS*:

$$IDS = H / (1 - \exp(-a \cdot Dp)) / (1 - \exp(-b \cdot Dr))^c \quad [4]$$

Con la función (4) ya es posible definir clases de calidad de sitio, estableciendo para cada una de ellas rangos constantes de IDS. Para comparar los patrones de las funciones entre ambas especies se analizaron y compararon los parámetros obtenidos en los tres ajustes mencionados y los comportamientos gráficos de dichas funciones guías. Esto permitió analizar la posibilidad de desarrollar un modelo único de calidad de sitio para ambas especies. Se estableció el IDS y el IS según lo propuesto por Attis Beltrán *et al.* (2015) para

cada uno de los árboles con los que se realizó el análisis fustal, y se compararon para evaluar la correspondencia al clasificar la clase de sitio de cada árbol dominante. Se ajustaron funciones para explicar la variación del IDS en función del IS, los cuales se evaluaron con el coeficiente de determinación (R^2), el error estándar de la estimación (EEE) y el error absoluto medio (EAM). Finalmente con los datos de análisis fustal se estudió gráficamente el comportamiento de la variable IS en función de diámetros fijos (20, 25, 30 y 35 cm) y la edad.

3.3. RESULTADOS

Se ha establecido que la altura dominante promedio con el empleo del diámetro promedio de los dominantes no se ve afectada con el empleo de un mínimo del proporcional a 60 árboles por hectárea. Los promedios se han mantenido estables a partir de este número de muestras (Figura 3.1). Tal situación disminuye el costo de la estimación a la vez que es importante la selección de los árboles dominantes. A los fines de tener un promedio consistente, deben seleccionarse árboles dominantes de la misma generación y al igual que cuando se emplea la edad, cuando más se acerquen a las fases maduras, más confiable será la estimación de la clase de sitio.

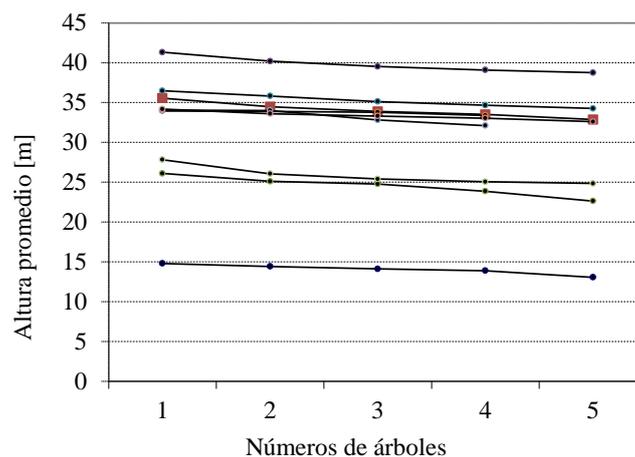


Figura 3.1: Evaluación del número de árboles dominantes que podrían ser promediados sin afectar el indicador altura dominante.

Cuadro 3.1: Datos obtenidos de las PMP.

Especie	n	DAP promedio (cm)	DAP mínimo (cm)	DAP máximo (cm)	Altura promedio (m)	Altura mínima (m)	Altura máxima (m)
<i>N. alpina</i>	90	48,2	9,5	129,0	24,1	8,3	41,0
<i>N. obliqua</i>	147	52,5	1,5	162,0	25,4	2,8	44,5

Cuadro 3.2: Datos obtenidos del análisis fustal.

Especie	n	Altura promedio (m)	Altura mínima (m)	Altura máxima (m)	Edad promedio (años)	Edad mínima (años)	Edad máxima (años)
<i>N. alpina</i>	50	17,6	13,0	23,7	58,5	39	87
<i>N. obliqua</i>	69	18,8	10,7	30,2	62,7	37	115

La base de las PMP quedó conformada por 230 puntos altura-DAP de ambas especies (Cuadro 3.1). Estos conforman datos temporales y presentan una similar distribución en el espacio bidimensional (Figura 3.2a). La base de datos de los análisis fustales quedó comprendida por 197 puntos altura-DAP (Cuadro 3.2), provenientes de 14 árboles de *N. alpina* y 18 de *N. obliqua* (Figura 3.2b). El apeo de los árboles permitió incorporar la edad a la base de datos. Los datos para cada árbol fueron estructurados en base a los DAP de 20, 25, 30 y 35 cm, de manera de obtener las edades y las alturas cuando los árboles tenían esos DAP.

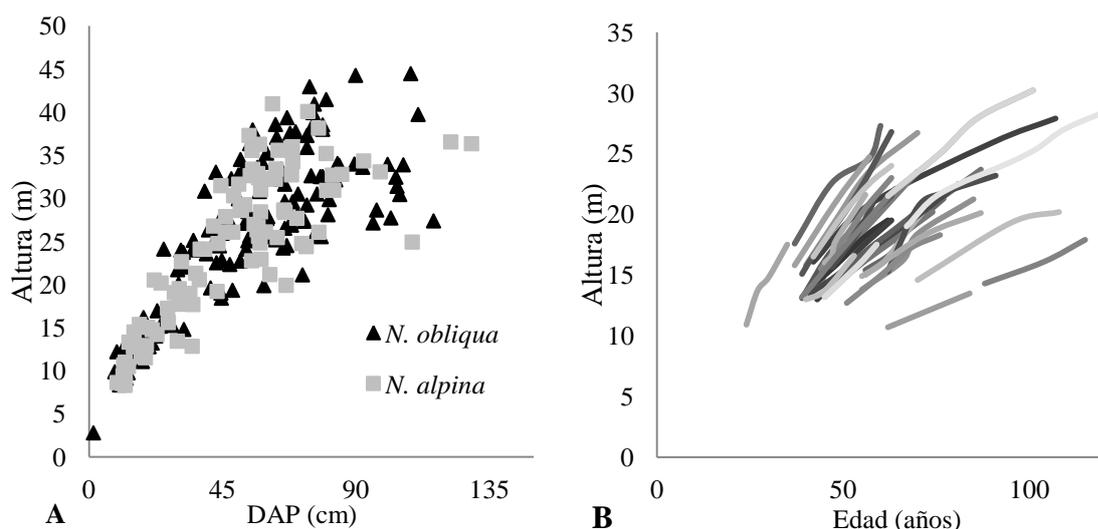


Figura 3.2. A: Representación gráfica de los datos altura-DAP obtenidos de las parcelas. B: Representación gráfica de los datos altura-edad obtenidos del análisis fustal de ambas especies: *Nothofagus obliqua* y *N. alpina*.

Evaluación de los modelos

Las 3 variantes del modelo de Chapman-Richards ajustado (*N. alpina*, *N. obliqua* y mixto) presentaron buenos estadísticos (Cuadro 3.3), no observándose diferencias entre los parámetros estimados. La representación gráfica de los modelos denota un comportamiento biológico aceptable de los mismos, siendo muy similares entre las especies y dicho comportamiento muy bien representados para ambas especies por el modelo común (Figura 3.3). En el análisis gráfico de los residuos se observan semejanzas entre los tres modelos y no se observan patrones diferenciales (Figura 3.4).

Cuadro 3.3: Parámetros estimados (a, b y c) obtenidos de los ajustes de los modelos de *Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y mixto (para los datos de ambas especies juntas) y estadísticos del ajuste: coeficiente de determinación (R^2); error estándar de la estimación (EEE); error absoluto medio (EAM).

Modelo	a	b	c	R^2	EEE	EAM
<i>N. alpina</i>	39,17	0,03	1,20	73,71	4,04	3,16
<i>N. obliqua</i>	38,03	0,03	1,28	68,88	4,50	3,79
mixto	39,28	0,03	1,19	70,99	4,21	3,49

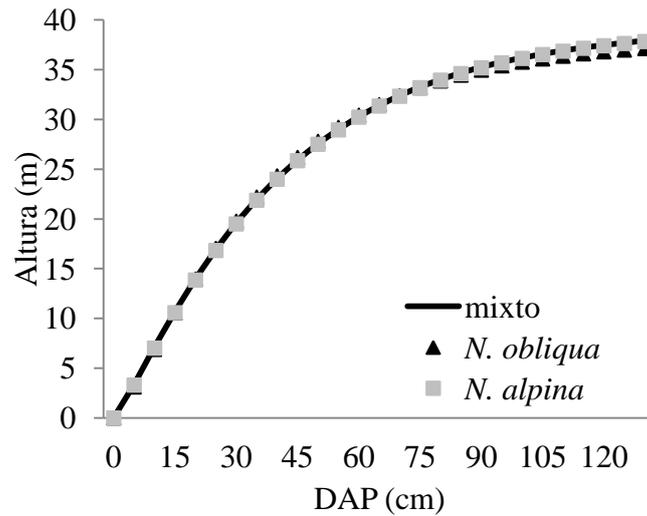


Figura 3.3: Representación gráfica del modelo de Chapman-Richards ajustado a los datos de *Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y ambas especies juntas (mixto).

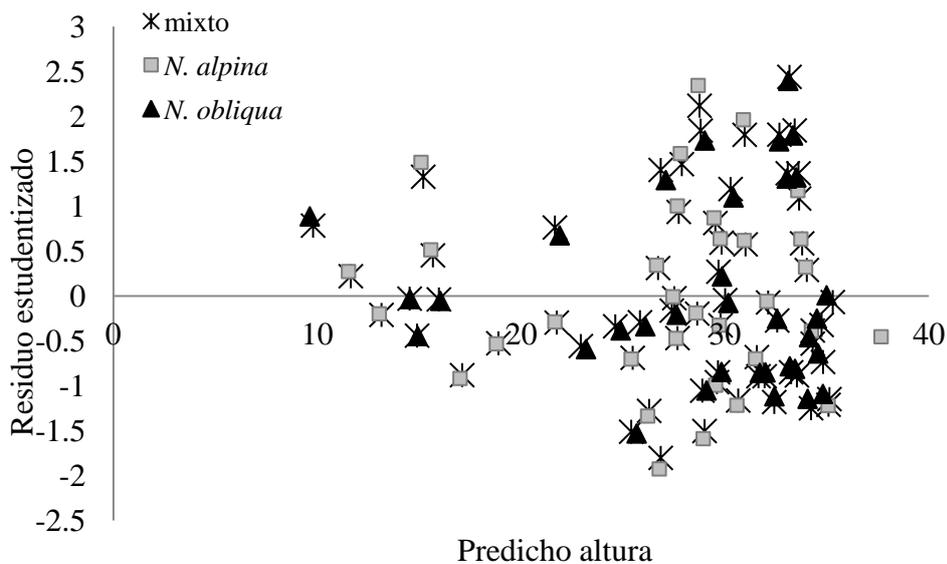


Figura 3.4: Gráfico de residuos de los modelos ajustados: *Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y ambas especies juntas (mixto).

En vista de los resultados se optó por utilizar un modelo único para ambas especies (modelo mixto), que facilite el manejo de los bosques mixtos de *N. obliqua* y *N. alpina* y la toma de decisiones. El modelo de Chapman-Richards ajustado a los datos de ambas especies juntas adoptó la siguiente expresión:

$$H = 39,28 (1 - \exp(-0,02711 \cdot Dp))^{1,187} \quad [5]$$

Donde H es la altura dominante promedio y Dp es el DAP promedio de los árboles dominantes.

Como diámetro de referencia se eligió el Dp de 45 cm, que compatibiliza la fase de desarrollo y el diámetro promedio esperado para la rotación del rodal manejado (Chauchard *et al.* 2012). Cuando el Dp es entonces de 45 cm, la altura dominante en la función [6], se transforma en el IDS.

$$IDS = 39,28 (1 - \exp(-0,02711 \cdot 45))^{1,187} \quad [6]$$

Dónde: IDS: Índice Diamétrico de Sitio.

Dividiendo las expresiones [5] y [6] queda:

$$\frac{H = 39,28 (1 - \exp(-0,02711 \cdot Dp))^{1,187}}{IDS = 39,28 (1 - \exp(-0,02711 \cdot 45))^{1,187}} \quad [7]$$

Y despejando se obtiene la siguiente expresión:

$$IDS = \frac{H}{(1 - \exp(-0,02711 \cdot Dp))^{1,187}} (1 - \exp(-0,02711 \cdot 45))^{1,187} \quad [8]$$

Basado en el principio de proporcionalidad constante (Prodan *et al.* 1997) y asignando el diámetro de referencia (45 cm), el IDS así concebido es de aproximadamente 26 metros. A posteriori se designó un rango de alturas de 4,5 m a las distintas calidades de sitio. De manera que las clases de sitio estarán representadas proporcionalmente entre las curvas de IDS de: 17,0, 21,5, 26,0, 30,5 y 35,0 m de altura dominante (Figura 3.5). La familia de curvas obtenida con el modelo de IDS [8] cubre la nube de puntos de los datos abarcando todo el

rango de clase de sitios.

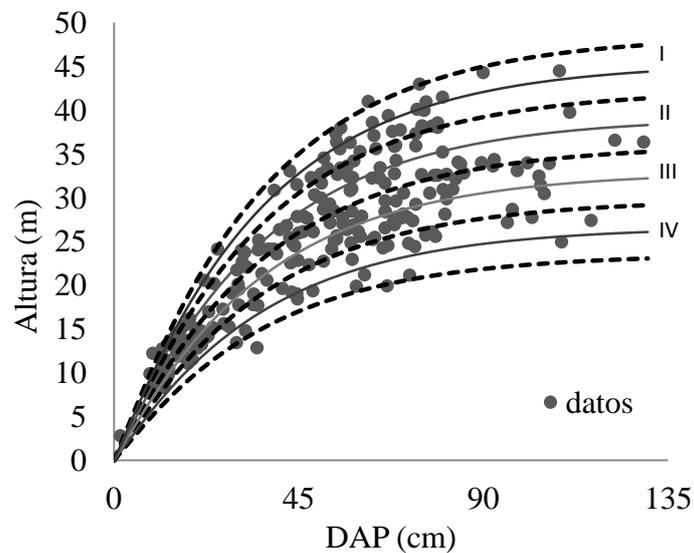


Figura 3.5: Familia de curvas de IDS para *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* superpuestas a los datos altura-DAP de ambas especies. Las curvas pertenecen a los IDS de: 17,0 m, 21,5 m, 26,0 m, 30,5 m y 35,0 m.

Concordancia y relación entre el IS y el IDS

Al clasificar los datos de análisis fustal con el IS y el IDS el 85 % de los casos fue coincidente (n= 119). En el 25 % restante las clases de sitio determinadas por ambos métodos fueron contiguas a excepción de dos casos de *N. obliqua*. El modelo ajustado [9] para relacionar el IDS y el IS indicó que hay una relación estadísticamente significativa entre los dos índices (Figura 3.6). La función tomó la siguiente expresión.

$$\text{IDS} = 0,90 * \text{IS} + 12,71 \quad [9]$$

$$R^2: 57,65 \%$$

$$r: 0,75$$

$$\text{EEE: } 1,90$$

$$\text{EAM: } 1,56$$

$$(p < 0,0001)$$

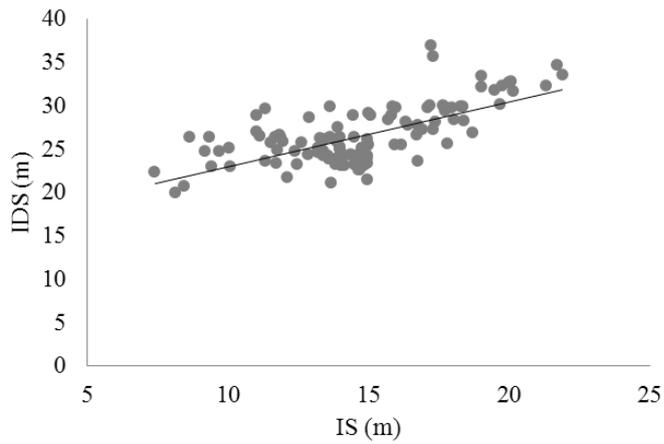


Figura 3.6: Relación entre el IDS y el IS mediante el ajuste de una función lineal.

En la Figura 3.7 se observa la relación entre el diámetro de los árboles dominantes y el índice de sitio y la edad. La relación entre el IS y la de edad se mantiene constante a través de los distintos diámetros previamente establecidos (20, 25, 30 y 35 m).

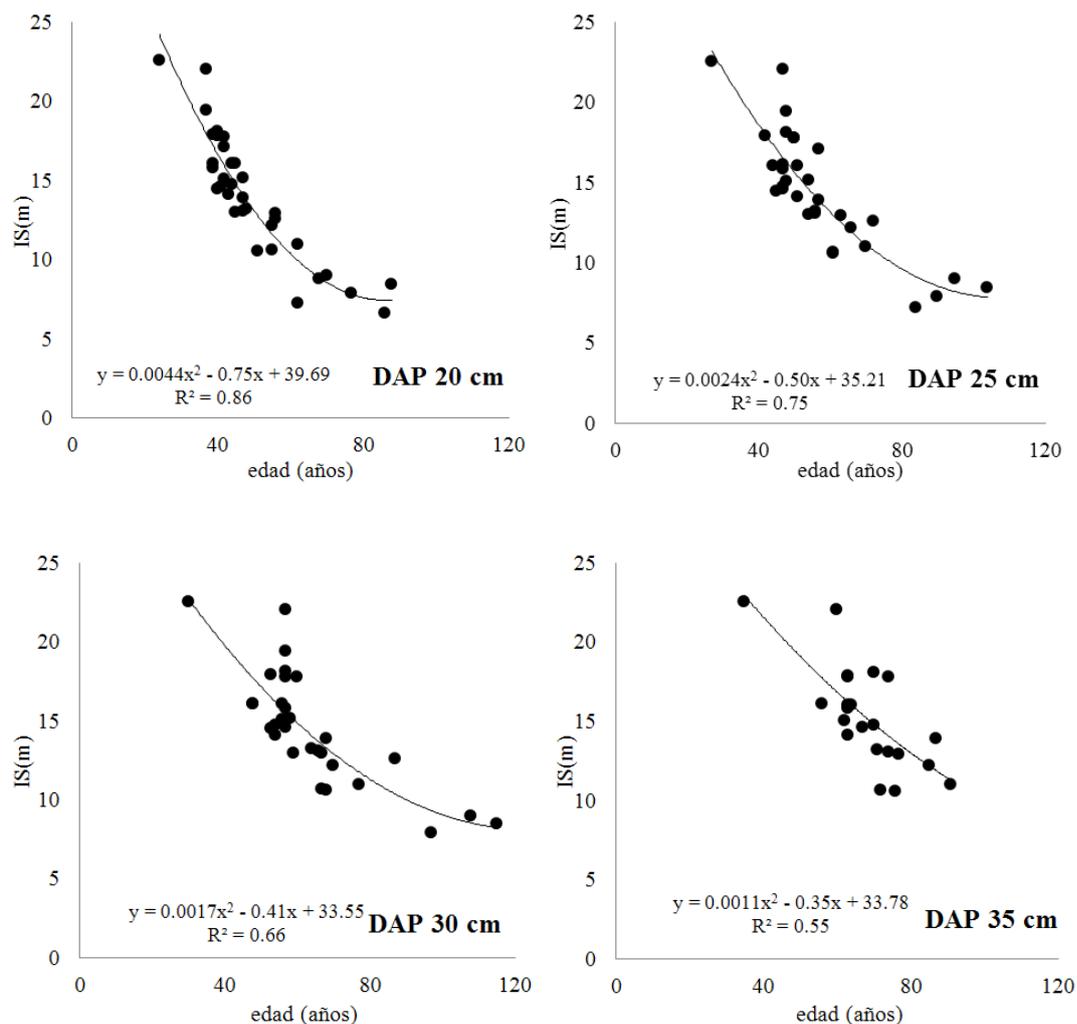


Figura 3.7: Relaciones entre el IS, el DAP y la edad.

3.4. DISCUSIÓN

Se puso a prueba en este capítulo la utilización de un diámetro de referencia en lugar de la utilización de una edad de referencia en la construcción de un índice de sitio. En primer lugar se determinaron la cantidad de árboles posibles a promediar sin afectar el valor de la altura dominante. Los costos de un inventario forestal están directamente relacionados a la cantidad de datos que deben tomarse y a la dificultad de obtener los mismos (Lencinas *et al.* 2002). Conocer la cantidad de árboles por debajo del proporcional de 100 árboles que pueden medirse sin modificar los valores de altura dominante es indispensable para no invertir recursos económicos en mediciones innecesarias.

Los árboles elegidos para este fin deben pertenecer a la generación dominante, que

suele ser la segunda fase de desarrollo presente en el rodal (Chauchard *et al.* 1999). En la primera fase (oquedal sobremaduro), algunos individuos estarían influyendo considerablemente sobre el promedio de diámetros, provocando una subestimación de la calidad de sitio, además los árboles sobremaduros generalmente ven modificada su altura por el quiebre del ápice o el decaimiento propio de la edad de los mismos.

La base de datos compuesta por las parcelas permanentes, las parcelas temporales y de los análisis fustales cubrieron satisfactoriamente el rango de clases de sitio presente en el área de estudio. La similitud en el resultado de los ajustes de los modelos de cada una de las especies y el modelo mixto se corresponde a los observado en las curvas preliminares de IS para *N. alpina* y *N. obliqua* propuestas por Attis Beltrán *et al.* (2015). En el gráfico de residuos se puede observar que los errores en la estimación de cada observación por medio del modelo mixto con respecto al de cada uno de las especies se distribuyen de manera aleatoria, indicando que no hay un patrón marcado de sobrestimación o subestimación en relación a cada una de las especies. Dado que el modelo mixto demostró muy buenas aptitudes tanto para *N. alpina* como para *N. obliqua*, y que lo que se está poniendo a prueba es la utilización de una metodología, se optó por seguir el trabajo con el modelo mixto sin desarrollar los modelos por especie.

Generalmente en los modelos biológicos, en este caso el modelo Chapman-Richards, es más importante el comportamiento biológico que el estadístico (Ivancich *et al.* 2011). El crecimiento en altura de *N. alpina* y *N. obliqua* por encima de 70-80 cm de DAP debe ser ínfimo, ya que al menos el 1% de la generación dominante logra superar el DAP de 80 cm, así que toda curva de crecimiento en altura debe tener una meseta a esta altura (Chauchard 1991, Chauchard y Sbrancia 2003). Si bien el ajuste estadístico y biológico es muy bueno, quizás la meseta de la función se produce relativamente un poco más tarde de lo deseado (DAP 90-100 cm). Pero una muestra del buen ajuste son los valores del parámetro “a”, que representa el valor asintótico al que la función se aproxima. Considerando que el rango de alturas de estos bosques es de 50 a 15 metros dicho valor medio de 36 metros marca la lógica del comportamiento de la función (Salas y García 2006, Attis Beltrán *et al.* 2015).

Los porcentajes de concordancia entre el IS y el IDS obtenidos, si bien son satisfactorios, podrían ser mayores, porque para evaluar la concordancia el IDS no se obtuvo de un promedio de diámetros, sino que para árbol que se le estimo el IS, en base a su DAP se le estimo el IDS. Esto podría haber afectado los puntos en los que no han coincidido las

clasificaciones de los sitios, especialmente en los casos en el que el error no fue entre clases de sitio contiguas.

El modelo ajustado [9] (Figura 3.6) pone de manifiesto la concordancia entre ambos índices, lo que significa que la clasificación con el IDS guarda una marcada relación con la clasificación mediante el IS, apoyando la hipótesis que dentro de un amplio rango de densidades el crecimiento en diámetro del árbol dominante no es fuertemente afectado (Bakuzis 1969, Huang y Titus 1993, Leary 1997). Como se mencionó en el párrafo anterior, si el IDS se hubiese calculado con un promedio de diámetros de los árboles dominantes probablemente la concordancia podría haber sido mayor. Pero la utilización de los árboles del análisis fustal permitió sumar la variable edad al estudio, con la que se determinó el IS, y poder estudiar la evolución del IS en función de un gradiente de edad y de tamaño de DAP para los mismos árboles.

Las relaciones entre el IS, el DAP y la edad expuestas en la Figura 3.7 avalan la utilización del diámetro promedio de referencia en lugar de una edad de referencia, teniendo en cuenta las indicaciones acerca de cuáles deben ser los arboles elegidos y en qué condiciones. En la Figura 3.7 se observa que a igual DAP los árboles con mayor IS serán aquellos que lograron ese dap determinado en una menor cantidad de tiempo. Este hecho se visualiza tanto para DAP pequeños (30 cm) como para Dap que se aproximan al elegido como diámetro promedio de referencia (45 cm).

La productividad de los suelos forestales se define en gran medida por la calidad de sitio, expresión de potencialidad de crecimiento (Daniel *et al.* 1982, Skovsgaard y Vanclay 2008). La existencia de distintas herramientas para evaluar la calidad de sitio, como lo son el IS y el IDS, permiten al gestor forestal utilizar uno u otro método de acuerdo a la disponibilidad de las variables biométricas y los recursos con las que cuente. El método del IDS es una herramienta alternativa al IS, que posibilita clasificar lo sitios sin la necesidad de recurrir a determinar la edad de los árboles.

3.5. CONCLUSIÓN DEL CAPÍTULO

Es posible utilizar un diámetro de referencia en lugar de la edad de referencia para construir índices de sitio, teniendo en cuenta las precauciones necesarias del método. En este sentido, se construyó un sistema de curvas de índice diamétrico de sitio mixto, el cual tiene

utilidad tanto para rodales puros y mixtos de *N. alpina* y *N. obliqua*. En el mismo se utiliza un diámetro promedio de referencia en lugar de la edad de referencia comúnmente utilizada en los índices de sitio tradicionales. Se establecieron cuatro clases de calidades de sitio, definidas entre las curvas de IDS de: 17,0, 21,5, 26,0, 30,5 y 35,0 m.

Utilizar el IDS (con un diámetro promedio de referencia) tiene destacables ventajas en relación a la utilización del IS tradicional (edad de referencia) dado que la edad es un dato muy costoso y de alta dificultad para conseguir en bosques naturales. La desventajas del IDS tradicional frente al IS es que el método requiere de una adecuada elección de los árboles a elegir, sujeto a la subjetividad que puede dar lugar la variabilidad estructural de los bosques naturales de *N. alpina* y *N. obliqua*. Más allá de las ventajas y desventajas del método, el IDS permite establecer la relación entre el diámetro promedio y la altura de árboles dominantes en gradientes de calidad de sitio.

CAPÍTULO 4

MODELO DE CRECIMIENTO DIAMÉTRICO PARA *Nothofagus alpina*

4.2. INTRODUCCIÓN

Los modelos de crecimiento asisten a los investigadores y silvicultores de muchas maneras. Permiten la predicción del rendimiento a través del análisis de distintas alternativas silvícolas, el control de la producción y el análisis económico vinculado al manejo forestal del bosque y la industria (Vanclay 1994). Además aportan información para el estudio del funcionamiento de los ecosistemas forestales y pueden ser utilizados para describir e interpretar fenómenos biológicos (Chauchard *et al.* 2001, Le Moguédec y Dhôte 2012). Los modelos de incremento en diámetro aportan información imprescindible para la gestión forestal sostenible, y pueden agruparse en dos grandes grupos, aquellos que predicen a nivel de rodal y los que lo hacen a nivel de árbol. Los modelos de crecimiento de árbol individual proporcionan información más detallada que los que predicen a nivel de rodal y generalmente son más utilizados para proyecciones de corto plazo (Burkhart 2003, García 2003). Además cuando hay información a nivel individual en un rodal, los modelos de árbol individual aportan información más detallada de la estructura de la misma y su dinámica que los modelos de rodal (Mabvurira y Miina 2002). Por otro lado, los modelos a nivel de rodal proporcionan directamente resultados por unidad de superficie (Crecente Campo 2008).

Conocer los patrones del crecimiento en diámetro de las especies forestales es el siguiente objetivo luego de la determinación los patrones de crecimiento en altura en diferentes calidades de sitio (ver capítulos 2 y 3), para desarrollar herramientas de gestión que permitan predecir el desarrollo de los árboles, ya sea bajo una dinámica natural o bajo manejo silvícola (Hari 1996, Stepka *et al.* 2012). El crecimiento en diámetro de los árboles sigue una trayectoria la cual se asemeja a una sigmoidea a lo largo del tiempo, aunque responde a fluctuaciones y tendencias ambientales (Zeide 1993, Hari 1996). La diferencia en el crecimiento entre individuos depende de la edad (Klepac 1983) y de la existencia de diferentes estratos sociales ó clases de copa entre los individuos del bosque, lo que determina distintos status de competición (Nicholas y Zedaker 1992, Peri y Martínez Pastur 1996, Stepka *et al.* 2012).

El estudio realizado hasta el presente se ha basado en un modelo que expresa el

crecimiento en diámetro individual, es decir, a nivel de árbol. Y es del tipo de los modelos teóricos o biológicos, que tienen como característica importante el hecho de que están asociados con una hipótesis sobre la causa o función del fenómeno descrito por la variable de respuesta (Vanclay 1994). En estos tipos de modelos, los resultados a nivel de masa se obtienen agrupando los resultados de los árboles individuales.

En este capítulo se ha optado por modelar el crecimiento diamétrico por las siguientes razones (Chauchard *et al.* 2001):

- (i) Está directamente relacionado con el tamaño del árbol: área basal, volumen y tamaño de la copa.
- (ii) Es una variable de fácil y precisa medición.
- (iii) Es la variable que está siendo empleada en el desarrollo de los diagramas de manejo de la densidad para bosques mixtos de *Nothofagus* de Argentina (Chauchard *et al.* 1996, Chauchard *et al.* 1999, Sbrancia *et al.* 1998).

En los bosques densos de latitudes templadas, el crecimiento radial está determinado por la interacción de diversos factores. Debido a las innumerables variables que afectan el crecimiento de los árboles, donde los modelos pueden alcanzar altos grados de complejidad. Sin embargo, el desarrollo deseable de los modelos implica la obtención de funciones simples y de variables sencillas de medir (Vanclay 1994), ya que estos factores condicionan su aplicabilidad (Zeide 1993).

En el Parque Nacional Lanín, Argentina, existe una larga tradición en el manejo forestal del bosque mixto compuesto por *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* (Mirb.). Por otro lado, estas especies son consideradas en la región andino-patagónica como potenciales especies alternativas tanto para plantaciones que usualmente emplean especies exóticas, como para la diversificación de monocultivos de exóticas y con ello promover la producción de madera de calidad, dado su alto valor maderero y de conservación.

En 1991 se iniciaron, a partir en su mayoría de datos existentes, una serie de estudios sobre el modelado del crecimiento de las especies que componen el bosque mixto de *Nothofagus* del norte de la Patagonia, en Argentina. Dichos datos estaban disponibles en diversos inventarios realizados en los bosques de la región. Uno de los primero fue el modelo de incremento en diámetro para *N. alpina* realizado por Chauchard (1991), en el que se

obtuvieron las funciones para el estrato superior (dominantes junto a codominantes) y para el estrato inferior (intermedios junto a oprimido). Luego se continuó con *N. dombeyi* (Chauchard *et al.* 2001) y con la dinámica del crecimiento diamétrico de *N. obliqua* (Chauchard *et al.* 2003). En la región sur de la Patagonia se realizaron modelos de crecimiento diamétrico para *N. pumilio* (Peri y Martínez Pastur 1996, Martínez Pastur *et al.* 2006) y para *N. antarctica* (Ivancich *et al.* 2014). En este sentido, el objetivo de este capítulo fue ajustar una familia de funciones compatibles de crecimiento y rendimiento diamétrico y a través de ella interpretar aspectos de la dinámica de la competencia de la especie *Nothofagus alpina*.

4.2. MÉTODOS

Área de estudio

El área de distribución de *Nothofagus obliqua* se localiza entre los 33,0° y 41,5° S, mientras que la de *N. alpina* abarca un rango latitudinal un poco más estrecho entre los 35,0° y 40,5° S (Donoso *et al.* 1993, Salas y García 2006). El muestro se realizó dentro de las cuenca de los lagos Lácar y Nonthué (en el rango desde los 40° 07' S - 71° 27' O hasta los 40°07' S - 71°39' O) cubriendo una superficie de 1.500 ha en las unidades de ordenación forestal de la Reserva Nacional del Parque Nacional Lanín en la provincia del Neuquén, Argentina. Los bosques de la cuenca están dominados por tipos forestales puros y mixtos de *Nothofagus*, localizados entre los 600 y 1.100 m s.n.m. (Chauchard y Sbrancia 2003).

El clima es templado húmedo con temperaturas medias anuales de 9°C y una precipitación media de 1.800 mm. Geológicamente, la región fue modelada por glaciares y posteriormente recubierta por cenizas volcánicas. De este proceso surgieron los suelos dominantes, desarrollados a partir de cenizas volcánicas holocénicas, pertenecientes al orden Andisoles. Poseen una secuencia de horizontes O-A-Bw-C o bisecuencias de esos horizontes debido a los sucesivos depósitos de cenizas que dieron lugar a suelos enterrados (Frugoni *et al.* 2005).

Toma de datos

La superficie de las parcelas de muestreo se determinó de acuerdo a la densidad de individuos, de modo de cumplir con los siguientes requisitos: (i) Ser rodales homogéneos y

coetáneos, (ii) ser sectores de densidad completa, sin presencia de aberturas en el canopeo, y (iii) no presentar árboles muertos en pie al menos en los últimos años que pudieran interferir en la estimación del crecimiento al analizar las clases de copa.

Se trabajó con tres fuentes de datos:

(i) *Datos de parcelas permanentes*: Las parcelas fueron instaladas entre 1988 y 1997. La mayoría son de forma circular (90 de 500 m² y seis de 1.000 m²) y cuatro son de forma cuadrada (900 m²). Las parcelas de 500 m² se localizan en un diseño sistemático, ya que corresponden a las instaladas para la realización del inventario del bosque, mientras que las restantes fueron instaladas selectivamente. Las parcelas tuvieron dos mediciones, fueron medidas al inicio y al final de un período que varió entre los 4 y 9 años. El seguimiento de las parcelas fue a nivel de individuo, es decir, que cada árbol dentro de ellas fue identificado con un número. A cada árbol se le determinó la especie, se le midió el diámetro a la altura del pecho (DAP), con cinta diamétrica a la altura de 1,30 metros desde el suelo, se pintó con un anillo la circunferencia y finalmente se le clasificó el estrato social empleando la clasificación tradicional para especies heliófilas (Spurr y Barnes 1980, Donoso 1993).

La clasificación de los árboles por estratos de competencia, originalmente basada con exclusividad en la proporción de copa que recibe luz solar directa, fue ampliada al incorporar las variables tamaño relativo y la densidad foliar de la copa. La clasificación finalmente utilizada fue la siguiente: (i) Árbol dominante, cuya copa recibe luz solar directa en sus partes superior y laterales y el tamaño relativo de la misma es grande. Copa compacta. (ii) Árbol codominante, donde el individuo tiene las mismas características que el anterior pero el tamaño relativo de su copa es menor, copa compacta. (iii) Árbol intermedio, donde el árbol cuya copa recibe luz directa en su parte superior y su copa es relativamente pequeña y comprimida lateralmente, copa compacta a medio compacta. (iv) Árbol suprimido, que es un individuo cuya copa no recibe luz directa, es pequeña y de baja densidad foliar, copa transparente.

(ii) *Datos de árboles apeados*: Se seleccionaron los árboles de acuerdo a su DAP y estrato social. Previamente a su volteo, a cada árbol se le midió el DAP y se le pintó la circunferencia correspondiente. Una vez apeados, se trozaron a la altura de 1,30 m y se les extrajo una rodela. Previo al conteo y medición de los anillos de crecimiento se procedió a lijar las rodajas en la cara correspondiente a la altura de medición de la misma con el objetivo de mejorar su visualización y medición. Para la tarea se emplearon lijas de grano grueso (80)

hasta llegar progresivamente a las de grano fino (360). En cada rodaja se trazaron dos diámetros en cruz, sobre los cuales se marcaron de afuera hacia el centro, períodos de cinco años en cada radio con la ayuda de lupas de mano (5 x) y de mesa (10 x). Los datos se volcaron en una planilla diseñada a tal efecto, que posteriormente se completaba calculando los incrementos periódicos y anuales en diámetro.

(iii) *Datos de tarugos de incremento*: En las parcelas localizadas en la red sistemática se barrenó un árbol de cada especie, intentando alcanzar la médula del mismo. La muestra se obtuvo a la altura del pecho empleando el barreno de Pressler. De cada individuo barrenado se tomaron la especie, el DAP medido con cinta diamétrica, y la clasificación del estrato social según los criterios antes mencionados. Los tarugos extraídos fueron acondicionados para proceder a la lectura de anillos. Posteriormente se calcularon los incrementos periódicos y anuales en diámetro.

Determinación de los crecimientos

La información básica empleada para el desarrollo de los modelos consiste en los siguientes pares de datos: incremento del DAP (Δd) en relación al DAP y a la edad (t), y el DAP en función de la edad. La edad considerada es la que posee el árbol a la altura del pecho, variable empleada para evitar las incidencias que poseen una serie de factores que actúan en edades tempranas del árbol; además los crecimientos en diámetro, como se ha expuesto, se miden por convención a la altura de 1,30 m, lo que significa que cuando el DAP = 0, el árbol ya tiene una edad determinada (Chauchard *et al.* 2001). Por otro lado, al desarrollarse un modelo de crecimiento independiente de la densidad, para esta etapa del estudio, no se ha considerado la influencia de la misma en cada punto de muestreo.

La base de datos de *N. alpina* se subdividió en clases diamétricas, por un lado, para amplitudes de 5 cm y por otro para amplitudes de 10 cm. Para el estudio del crecimiento se utilizaron los incrementos diametrales promedios de cada clase, datos con los cuales se realizaron los ajustes de los modelos. Los ajustes fueron ensayados tanto para los datos agrupados en clases de 5 cm como de 10 cm.

Los análisis se realizaron por estratos sociales, precedentemente descritos. Se analizó la posibilidad de juntar los datos de los estratos dominante y codominante, siguiendo lo propuesto por Chauchard *et al.* (2001). De acuerdo a estudios realizados por Chauchard *et al.* (1996), estos estratos dominantes representan aproximadamente el 90% de la cobertura y

crecimiento de los rodales naturales estudiados. Un aspecto para destacar es que los datos provienen de sitios sin intervención, relativamente homogéneos, de acuerdo a la clasificación propuesta por Attis Beltrán *et al.* (2015). En primer lugar, para cada grupo y estrato social se analizaron gráficamente los comportamientos de los pares de datos id-DAP. En particular, a las series de crecimiento se incorporaron en un mismo gráfico todas las series correspondiente a cada estrato social, asignándole a la serie proveniente de cada árbol el estrato que poseía al momento de tomar la muestra. Con estos gráficos se obtuvo la primera impresión respecto a la posibilidad de juntar en un único estrato superior a los estratos dominante y codominante.

Realizados los análisis gráficos se pasó al ajuste de la función para los distintos grupos de datos y estratos sociales. Empleando como base los incrementos diamétricos, en función de su diámetro, se ajustó un modelo de crecimiento entre ambas variables, utilizando técnicas de regresión no lineal. A partir de dicho modelo se obtuvieron matemáticamente otros modelos de rendimiento y crecimiento en diámetro en función del tiempo. De estas pruebas de ajustes se fueron definiendo los mejores modelos para cada caso en función de los evaluadores estadísticos y el comportamiento biológico.

Modelo de crecimiento y rendimiento empleado

Para expresar el crecimiento diamétrico de *N. alpina* se ha elegido la función no lineal usualmente conocida como de Bertalanffy-Richards. La elección de dicha función para el estudio del crecimiento de los bosques naturales de *Nothofagus* se basó en que ha demostrado ser muy flexible (Richards 1959, Osumi 1983, Zeide 1989, Vanclay 1994, Chauchard *et al.* 2001, Attis Beltrán *et al.* 2015) para adaptarse a diversos fenómenos, especialmente al crecimiento sigmoide de árboles y rodales. Esta función pertenece a las funciones del tipo biológicas, y su expresión diferencial general, también conocida como del tipo Bernoulli, se expresa como:

$$\frac{dy}{dt} = ay^m - by \quad [1]$$

Donde: dy/dt: crecimiento instantáneo. a,b: constantes de anabolismo y catabolismo, respectivamente. y: tamaño del organismo o población (en el presente estudio es el DAP). m: constante de alometría. Para $0 < m < 1 \Rightarrow a, b > 0$; para $m > 1 \Rightarrow a, b < 0$.

La solución matemática de la ecuación [1] permite transformarla en la función de rendimiento respectiva, la cual, derivada, permite obtener la correspondiente ecuación de crecimiento en función del tiempo. La función de rendimiento en DAP, obtenida entonces de una función del tipo [1], es de la forma siguiente:

$$DAP = D[1 - \exp(-kt)]^{\frac{1}{1-m}} \quad [2]$$

Donde: DAP: diámetro a la altura del pecho. D: parámetro que representa la asíntota de la función (DAP asíntótico). t: edad a la altura del pecho. k, m: parámetros de la ecuación. En este caso $0 < m < 1$.

La función de rendimiento definida por [2] es sigmoidea con una asíntota superior (D) y una inflexión dependiente del parámetro m. La forma derivada de la función [2] es la siguiente:

$$\frac{dd}{dt} = \frac{k}{1-m} D[1 - \exp(-kt)]^{\left(\frac{1}{1-m}\right)-1} \exp(-kt) \quad [3]$$

Donde: dd/dt: id, crecimiento instantáneo en DAP (crecimiento corriente anual en cm) a la edad t.

Emplear la función diferencial [1] es importante porque no se requiere de la variable edad para iniciar el estudio, pero permite finalmente obtener la evolución del crecimiento en función del tiempo. Cuando se trabaja con bosques naturales, en los cuales la determinación de la edad es una tarea dificultosa y costosa, estas funciones se transforman en una llave para comenzar la investigación de la dinámica del individuo o de la población (Tomé *et al.* 2006).

El procedimiento para el desarrollo de estas funciones se realizó de esta manera: Se ajustó la función [1] a los pares de datos id-DAP, luego se resolvió matemáticamente, para obtener la función de rendimiento [2] y asegurar la compatibilidad entre ellas. Ello implica

emplear ciertas relaciones matemáticas entre los parámetros de las funciones [1] y [2]. Una vez resuelta la ecuación [2] se derivó en la correspondiente función de crecimiento instantáneo [3].

Siguiendo a Vázquez (1988) y Chauchard *et al.* (2001), la función [1] se puede escribir como:

$$id = a(DAP^m - DAP D^{m-1}) \quad [4]$$

Donde la variable y de la ecuación [1] ha sido reemplazada por el diámetro a la altura del pecho (DAP). La función [4] es la que se utilizó para realizar los ajustes estadísticos dado que hace explícita la relación entre el crecimiento y la asíntota de la función (D) (Vázquez 1988, Chauchard 1991, Chauchard *et al.* 2001). Como se expresó anteriormente, en el caso de las series de crecimientos se probaron ajustes de la función de rendimiento [2], la que luego fue transformada para obtener las funciones de crecimientos [3] y [4].

Relación entre los parámetros

A través de las relaciones matemáticas entre los parámetros de la función [2] es posible describir las características del fenómeno de crecimiento. Las relaciones empleadas, denominadas parámetros de vida, son las siguientes (Richards 1959, Vázquez 1988):

$$\frac{Dk}{2m+2}$$

MCA: media del crecimiento absoluto (cm/año).

$$\frac{2m+2}{k}$$

TV: tiempo de vida, más exactamente es el tiempo requerido para aproximarse al diámetro asintótico (años).

$$Dm^{\frac{1}{1-m}}$$

DPI: es el valor que alcanza el diámetro en el punto de inflexión (cm). En este punto se alcanza el máximo crecimiento corriente anual.

$$\frac{k}{m}$$

CRPI: es la tasa de crecimiento relativo en el punto de inflexión (%).

$\frac{1}{k} \ln(1 - m)$ TPI: tiempo o momento en que ocurre el punto máximo (de inflexión) del crecimiento absoluto y por ende de los parámetros: DPI, MCA y CRPI.

Para evaluar la bondad del ajuste no lineal se utilizaron los siguientes estadísticos: Suma de Cuadrados del Residuo (SCR); Error Estándar de la Estimación (EEE); Error Absoluto Medio (EAM) y el Coeficiente de Determinación (R^2). Además, se analizó el grado de adecuación gráfica de la curva y los datos observados. Finalmente, el ajuste era aceptado si además de cumplir con los evaluadores estadísticos antes mencionados, la significancia biológica de los parámetros obtenidos era aceptable para describir la dinámica de la especie. El hecho de tener el mejor ajuste estadístico no fue una condición suficiente para la aceptación del mismo.

Para la asignación de los valores de partida a los parámetros para la regresión no lineal se indagaron estudios anteriores en otras especies de *Nothofagus* (Chauchard 1991, Peri y Martínez Pastur 1996), pero para el caso especial del diámetro máximo o asintótico (D) se estudiaron las distribuciones diamétricas de cada estrato, en las parcelas de inventarios de rodales sin intervención. En estas distribuciones se puede apreciar cuáles son los diámetros máximos que naturalmente un árbol en un determinado estrato de competencia puede alcanzar.

4.3. RESULTADOS

Para los ajustes finalmente se dispuso de 195 pares de datos id-DAP (Cuadro 4.1) para los estratos dominante, co-dominante e intermedio. Finalmente los arboles oprimidos no fueron tenidos en cuenta en el análisis ya que no mostraban un patrón definido de distribución que posibilite ajustar las funciones elegidas. Los datos provienen de bosques puros y mixtos de *Nothofagus*, cuyas alturas dominantes oscilan entre los 25 y 35 metros.

Analizando los gráficos de dispersión de los pares id-DAP se observó que las tendencias de los estratos dominante y co-dominante eran muy cercanas, y en algunos puntos se cruzaban, por lo que se decidió trabajarlos como un estrato único (a partir de ahora estrato superior) (Figura 4.1).

Cuadro 4.1: Datos empleados para ajustar los modelos de crecimiento diamétrico. Los mismos son: incrementos del DAP promedios por clase diamétrica y para cada estrato social. n: tamaño de la muestra; id: incremento del DAP.

Clase de DAP	Superior		Intermedio	
	n	id (cm.año ⁻¹)	n	id (cm.año ⁻¹)
12,5	3	0,83	3	0,38
17,5	5	0,71	10	0,39
22,5	7	0,75	7	0,36
27,5	18	0,72	8	0,36
32,5	19	0,61	20	0,30
37,5	28	0,60	12	0,24
42,5	13	0,55	15	0,25
47,5	17	0,50	3	0,18
52,5	4	0,53		
57,5	2	0,40		
75,5	1	0,17		
Total	117		78	

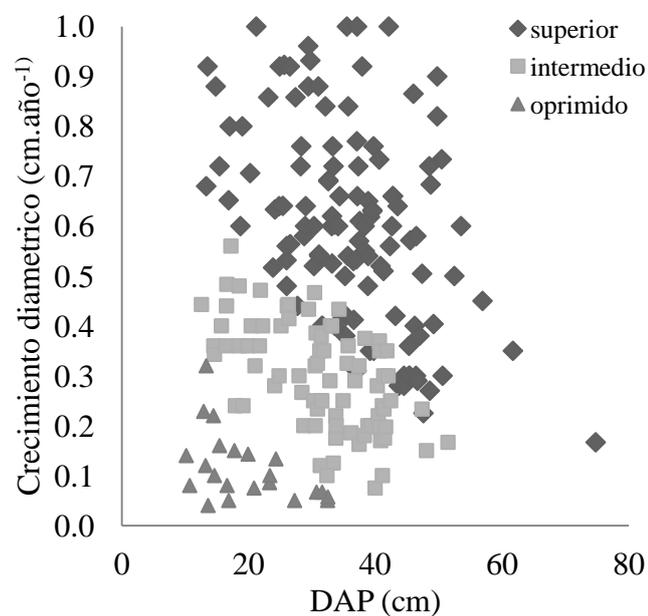


Figura 4.1: Datos de crecimiento dimétrico en función del DAP en función de su estrato social.

Los rangos de diámetros máximos que *N. alpina* puede alcanzar en la zona de estudio, inferidos a través de analizar las distribuciones diamétricas que se obtuvieron de los muestreos realizados en dicha zona, son los siguientes: estrato superior: 70-80 cm y estrato intermedio: 55-65. Ello permitió evaluar la significancia biológica del parámetro asintótico D para los modelos de los distintos estratos sociales.

Los resultados fueron satisfactorios, tanto en los estadísticos como en las bondades gráficas de los ajustes y las tendencias de las nubes de puntos de los estratos sociales resultaron claras y diferenciales entre ellas (Figura 4.1 y 4.2). Los errores estándares obtenidos se consideran aceptables, ya que los valores obtenidos para todos los estratos fueron menores a $0,1 \text{ cm.año}^{-1}$. Además, estos desvíos se obtienen de ajustes con coeficientes de determinación superiores al 95% (Cuadro 4.2).

Con respecto a la interpretación biológica de las funciones ajustadas, fue satisfactoria en cuanto a los valores de los parámetros asintóticos D se encontraron dentro de los valores esperados. Los valores del parámetro D corresponden a los valores máximos promedio que podría alcanzar un árbol de *N. alpina* en su estrato correspondiente. El máximo incremento en DAP promedio para el estrato superior fue de $0,76 \text{ cm}$ y de $0,46 \text{ cm}$ para el estrato intermedio. Ambos incrementos se producen entre los 10 y 15 cm de DAP (Figura 4.2).

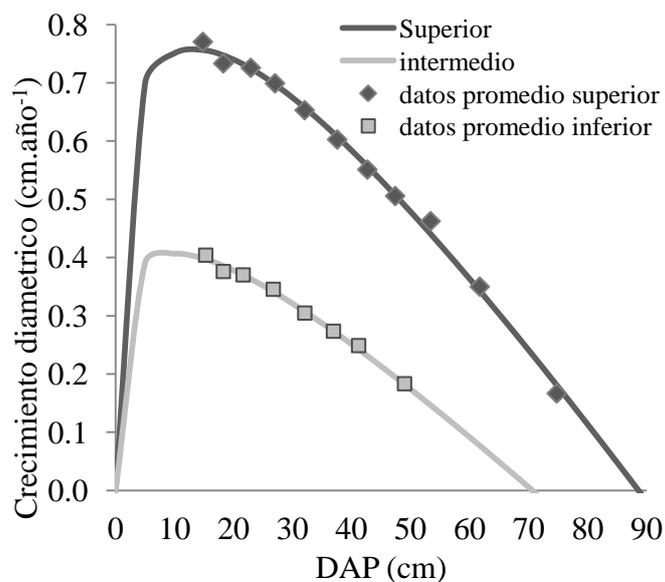


Figura 4.2: Función [4] ajustada a los valores de crecimientos diamétricos anuales en función del DAP para cada uno de los estratos.

Cuadro 4.2: Parámetros y estadísticos del ajuste del modelo de crecimiento en diámetro [4]. a, m y D: parámetros; R^2 : coeficiente de determinación; CME: cuadrado medio del error; EEE: error estándar de la estimación; EAM: error absoluto medio.

Estrato	a	m	D	R^2	CME	EEE	EAM
superior	0,54	0,23	89	99,63	0,00016	0,009	0,012
intermedio	0,32	0,21	71	99,39	0,00004	0,007	0,004

A partir de la función de crecimiento en función del DAP [4] se obtuvo la función de rendimiento en función del DAP [2] (Figura 4.3). Y derivándola se obtuvo la función de crecimiento en función de la edad [3] (Figura 4.4). Estos modelos se basan en la hipótesis de que el árbol no cambia su posición social de competencia a lo largo de su vida. Bajo esta incierta hipótesis, con el modelo de rendimiento diamétrico [2], obtenido a partir del modelo [4] se obtuvieron resultados que determinaron que los tiempos de culminación de los incrementos corrientes anuales en diámetro (ICA) se producen a los 20 años en el estrato superior y a los 27 años en el estrato intermedio (Cuadro 4.3). El tiempo de vida en alcanzar el valor asintótico en cada estrato se encuentra dentro de los valores biológicos esperados, como también el resto de los parámetros de vida (Cuadro 4.3). La función [2] demuestra un buen comportamiento biológico y avala los resultados de los parámetros de vida (Figura 4.3). La función [3] demuestra que a partir de los 155 años, edad en la que los incrementos se igualan entre ambos estratos y a partir de cuando el estrato intermedio tendría incrementos de 0,01 cm por encima del estrato superior.

Cuadro 4.3: Parámetros de la función [2]: k, m y D. Y parámetros de vida: MCA: media del crecimiento absoluto ($\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$); TV: tiempo de vida (años); DPI: valor del diámetro en el punto de inflexión (cm); CRPI: tasa de crecimiento relativo en el punto de inflexión; TPI: tiempo en el que ocurre el crecimiento máximo absoluto (años).

Estrato	k	m	D	MCA	TV	DPI	CRPI	TPI
superior	0,013	0,233	89	0,48	185	13,33	5,70	20
intermedio	0,009	0,213	71	0,25	277	20,97	4,10	27

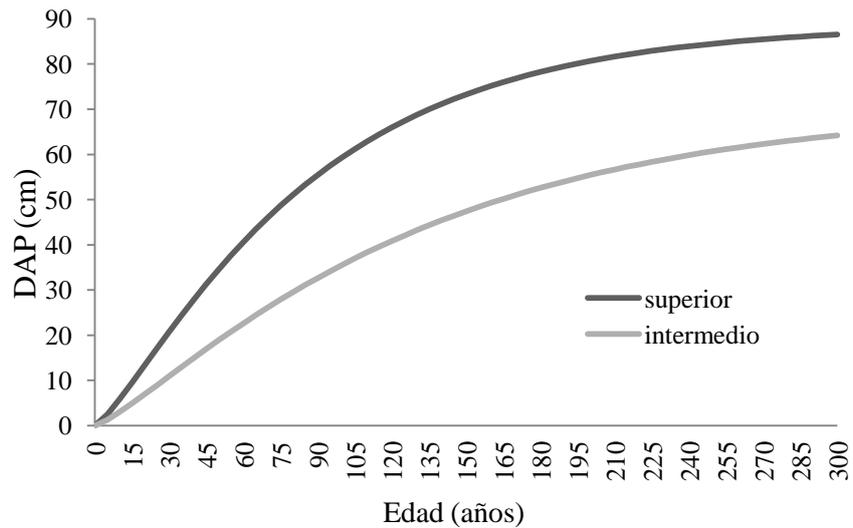


Figura 4.3: Función de rendimiento en diámetro [2], obtenida a partir de la [4] para cada uno de los estratos.

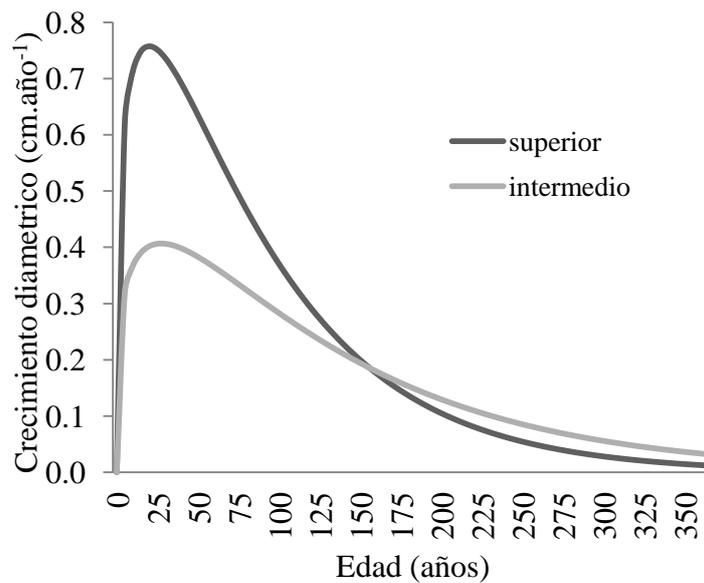


Figura 4.4: Función de crecimiento diamétrico en función de la edad [3] obtenida a partir de la función [2] para cada uno de los estratos.

4.4. DISCUSIÓN

Desde la experiencia práctica de esta investigación, se ha notado que la clasificación de los estratos de competencia de los árboles genera cierta incertidumbre, incorporando una fuente de variación a la cuantificación del incremento diamétrico de cada estrato.

Posiblemente los estratos intermedio y suprimido sean los más propensos a errores en la clasificación, principalmente en fases juveniles y adultas. En un claro es posible clasificar renovales como suprimidos por el simple hecho de que ocupan el estrato del sotobosque, sin analizar los tamaños y densidades de sus copas o su posición competitiva. Otra situación particular es la constituida por los árboles de gran porte (DAP >50 cm), que muchas veces son clasificados como intermedios o suprimidos; efectivamente ello es posible cuando su copa ha sido afectada por algún agente como viento o nieve, restándole volumen foliar y por ende capacidad de crecimiento. Pero se considera poco probable que en condiciones normales árboles de estas dimensiones no ocupen los estratos dominantes del rodal.

El hecho de unir los estratos dominantes y co-dominantes también se realizó en un estudio con *N. dombeyi* (Chauchard *et al.* 2001) y *N. obliqua* (Chauchard *et al.* 2003). Una de las razones para que las tendencias de los valores de incremento diamétrico de los estratos superiores no se diferencien podría deberse a los efectos de la subjetividad al momento de realizar la clasificación, dado el carácter cualitativo del sistema de clasificación. O de otra manera, que el carácter tolerante de la especie permita que individuos de estratos intermedios alcancen la magnitud de crecimiento de arboles dominantes que por alguna razón mermaron el potencial de su crecimiento. El hecho de que las alturas dominantes de los rodales donde se tomaron las muestras sean entre 25 y 35 metros permite inferir una relativa homogeneidad de los sitios, basados en el supuesto de que dichas alturas expresan la potencialidad productiva. Por otro lado, al desarrollarse un modelo de crecimiento independiente de la densidad, no se ha considerado la influencia de la misma en cada punto de muestreo.

El modelo de Bertalanffy-Richards describió satisfactoria el crecimiento de *N. alpina*, como lo han hecho otros modelos simples con ecuaciones tradicionales (Crecente-Campo *et al.* 2010, Vanclay 2010, Ivancich *et al.* 2014). La precisión de los modelos en el sector forestal se relaciona a la estructura de la variabilidad del bosque, siendo mayor en los bosques naturales sin manejo silvicultural (Zeide 1978). De esta manera se cumple el requerimiento de que los modelos estén conformados por funciones simples y de variables sencillas de medir sin ir en desmedro de la precisión, pero potenciando su utilidad (Vanclay 1994).

Emplear la función diferencial [1] permitió no requerir la variable edad para iniciar el estudio, la cual es una tarea dificultosa y costosa en los bosques naturales, pero permitió finalmente obtener la evolución del crecimiento en función del tiempo satisfactoriamente,

comportándose las curvas dentro de los parámetros biológicamente esperados (Figura 4.3 y 4.4).

Como se ha expresado, los modelos de crecimiento desarrollados expresan la evolución de un árbol que, creciendo en condiciones naturales, no cambia de estrato sociológico a lo largo de su vida. Hecho éste, que se espera poco probable de ocurrir en un bosque natural, a excepción de algunos árboles dominantes y, con menor probabilidad, intermedios. Pero la principal utilidad de los modelos de este tipo es su utilización para la predicción del incremento corriente anual de un árbol de determinado estrato social, cualquiera sea su tamaño, más que en intentar describir su historia o la dinámica del crecimiento en largos periodos de tiempo.

En otros estudio similares realizado para *N. dombeyi* (Chauchard *et al.* 2001) y para *N. obliqua* (Chauchard *et al.* 2003) se concluyó que para que el modelo pueda estimar los incrementos diametrales de árboles maduros, el valor de la asíntota de la función debería sobrepasar a los valores máximos de diámetros que son posibles de encontrar naturalmente. Esta conveniencia no se ha tenido en cuenta en el presente estudio para *N. alpina*, en el cual se han desarrollado los modelos de crecimiento cuyos parámetros poseen todos significancia biológica, incluyendo la asíntota, más allá que de este modo el modelo no debería aplicarse en árboles sobremaduros.

A la luz de los resultados se vuelve a poner en duda la hipótesis de rendimiento final común para un sitio dado (Piennar 1969, Vázquez 1988) cuando se estudian los crecimientos a nivel individual. Ratificando lo encontrado en *N. nervosa* (Chauchard 1991), en *N. dombeyi* (Chauchard *et al.* 2001) y *N. obliqua* (Chauchard *et al.* 2003), se ha demostrado que los individuos que crecen en un mismo sitio pero bajo diferentes presiones competitivas no alcanzarán las mismas dimensiones finales.

En la dinámica natural del bosque de *Nothofagus* puede ocurrir que un individuo pase por etapas sucesivas de opresión y liberación y por el fenómeno de competencia se va cumpliendo la selección natural, que principalmente actúa sobre los individuos que desarrollan en inferioridad de condiciones. Estos individuos, que poseen el potencial suficiente, pero desarrollan en condiciones desventajosas, nunca alcanzarán las dimensiones de aquellos individuos que aprovechan al máximo los elementos del sitio (Chauchard 1991).

El tiempo de vida, que representa al tiempo que tarda un árbol en aproximarse al diámetro asintótico, es mayor en el estrato intermedio que en el estrato superior. Demostrando el carácter semi-tolerante de *N. alpina*, en donde puede mantenerse viviendo y creciendo con una oferta de luz parcial, a expensas de una merma en la velocidad del crecimiento (Aguilera y Fehlandt 1981, Veblen *et al.* 1981, Read y Hill 1985, Grosse 1988, Veblen 1989, Ramírez *et al.* 1997, Weinberger y Ramírez 2001, Peyrou 2002, Dezzotti 2008, Puntieri *et al.* 2013, Sola *et al.* 2015). Los patrones de crecimiento de *N. alpina* son diferentes de acuerdo a la intensidad de luz que recibe, lo que está estrechamente relacionado a las diferencias observadas en las características arquitecturales de ramas completas y de las unidades de crecimiento en diferentes niveles de sombreo natural (Puntieri *et al.* 2013).

Las culminaciones tempranas estimadas para esta especie, pero superiores a las de *N. dombeyi* y *N. obliqua* (Chauchard *et al.* 2001 y Chauchard *et al.* 2003) señalan la mayor tolerancia de *N. alpina* con respecto a los otros *Nothofagus* mencionados. El orden de culminación del incremento en diámetro está en armonía con los requerimientos de las especies por la luz (Klepac 1983). De la misma forma que se presentó en *N. dombeyi* y *N. obliqua*, los estratos dominantes e intermedios de *N. alpina* presentaron culminaciones a edades similares (cuadros 4.3). En virtud de los resultados obtenidos por Chauchard (1991), Chauchard *et al.* (2001) y Chauchard *et al.* (2003) y en el presente estudio, se establece el temperamento más tolerante de *N. alpina* respecto de *N. dombeyi* y de *N. obliqua*. También Donoso (1993) cita la mayor tolerancia de *N. alpina* respecto de *N. obliqua* y *N. dombeyi*, este autor observó que en rodales regulares de 40- 50 años de edad *N. alpina* sigue regenerando, mientras que los renovales de *N. obliqua* mueren rápidamente. Pero como se dijo, los valores anteriormente discutidos de los parámetros son para un individuo que no cambia su estrato social, ya que si lo hiciera, cosa probable en bosques naturales, se podrían dar culminaciones múltiples, dados por el ocasional aumento o descenso de los incrementos originados por la repentina liberación o paulatina opresión.

También se puede apreciar que los incrementos de los árboles dominantes e intermedios tienden a igualarse a partir de cierta edad. Tal proceso sólo podría explicarse en el caso de que los árboles intermedios vayan paulatinamente ocupando posiciones dominantes, o porque los árboles del estrato superior alcanzaron el valor asintótico del DAP. Pero tal resultado se considera que se podría haber producido por extrapolar algunas de las funciones ajustadas. Tal inconsistencia sólo se puede remediar con series de crecimientos de edades mayores que las disponibles en la base de datos para esta investigación.

La utilidad de estos ajustes es la de proveer una predicción para el corto plazo y para un determinado momento de la vida del árbol. Ello significa que permitirá predecir para períodos de hasta 10 años el incremento diamétrico de un árbol que, con determinado diámetro, ocupa un determinado estrato social; el hecho que el árbol crezca para un siguiente período de 10 años tal como lo predice la función, dependerá de que se mantenga en su estrato social y ello ya es más difícil de pronosticar. Una función de este tipo [4] permite predecir cuál será el incremento corriente anual de un árbol de determinado estrato social, cualquiera sea su tamaño, y allí radica su utilidad principal, más que en intentar describir su historia. En definitiva, a través de estas funciones no se pretende emplear la variable edad como predictora, lo que realmente vale es que nos están indicando que un árbol de *N. alpina* dominante de 65-70 cm puede estar creciendo con la misma magnitud que uno intermedio de 20 cm.

4.5. CONCLUSIÓN DEL CAPÍTULO

Se ajustó satisfactoriamente el modelo de Bertalanffy-Richards, demostrando una gran flexibilidad, con el que se obtuvo funciones compatibles de crecimiento y rendimiento diamétrico de *N. alpina*. Las funciones fueron ajustadas para dos clases de copa: el estrato superior (dominantes y co-dominantes) y para árboles intermedios. A través de las funciones se pudo interpretar aspectos de la dinámica de la competencia de la especie *N. alpina*.

El conocimiento de los factores biológicos asociados al fenómeno de crecimiento estudiado y de las características del modelo ha permitido conseguir buenos ajustes de los modelos, balanceando entre los resultados aceptables estadística y biológicamente.

Se rechaza la hipótesis de asíntota común cuando se modela el crecimiento de árboles individuales de diferentes estratos sociales. El crecimiento de la especie estudiada está positivamente correlacionado con la posición sociológica que ocupen en el canopeo y por ende con el volumen de la copa. El tamaño final del árbol y el momento de culminación de su incremento corriente anual está correlacionado con el estrato de competencia que vaya ocupando a lo largo de su vida; a mejor estrato de competencia mayor tamaño final se alcanza. La especie estudiada define su posición social y su tendencia al desarrollo en la fase juvenil, y puede mantenerse creciendo en los estratos dominante e intermedio hasta la fase de madurez.

CAPÍTULO 5

FUNCIONES DE PERFIL DE FUSTE Y DE VOLUMEN PARA *Nothofagus alpina* Y *N. obliqua*

5.1. INTRODUCCIÓN

En el Parque Nacional Lanín, Argentina, existe una larga tradición en el manejo forestal del bosque mixto compuesto por *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*, y hace aproximadamente una década se han comenzado ensayos de plantaciones *in-situ* y *ex-situ*. Su madera se utiliza en construcción, pisos, carpintería y mueblería. Estas especies son consideradas en la región andino-patagónica como potenciales especies alternativas tanto para plantaciones que usualmente emplean especies exóticas, como para la diversificación de monocultivos de exóticas y con ello promover la producción de madera de calidad, dado su alto valor maderero y de conservación.

La tarea más compleja a realizar durante el inventario forestal es la estimación del volumen de los árboles individuales, a partir de los cuales se obtienen los volúmenes disponibles para una industria forestal determinada (Martínez Pastur *et al.* 2000). Conocer el volumen de madera que contienen los árboles en pie de un rodal es información fundamental al momento de tomar decisiones de manejo. Por lo tanto es imprescindible contar con herramientas biométricas, que den lugar a una adecuada planificación silvícola, y que permitan el aprovechamiento sostenido de los bosques de *Nothofagus*. La creciente necesidad de optimizar el potencial de la madera de las masas forestales asegurando su conservación requiere la cuantificación de los diferentes productos posibles para su uso (Andrade 2014).

La productividad forestal, usualmente se calcula a través del volumen que aportan los árboles productivos del bosque. Pero como el volumen es muy difícil de medir en forma directa (más aun cuando los árboles están en pie), generalmente el volumen se estima a partir de alguna o algunas de las variables que se correlacionan positivamente con el mismo como la altura y el diámetro a la altura del pecho (Gregoire *et al.* 1986, Wiant *et al.* 1992). De allí la importancia del estudio de las variables altura (ver capítulos 2 y 3) y diámetro (ver capítulo 4) en función de la calidad de los sitios y la edad. La determinación del volumen puede encararse desde la construcción de modelos de árbol individual, que luego sumando los volúmenes se puede obtener el volumen del rodal o sistema. O por otro lado, se pueden

construir modelos que brinden predicciones directamente a nivel de rodal (Hari 1996).

El volumen total de un árbol se estima a partir de ecuaciones de volumen (Chauchard *et al.* 2005), lo cual es útil y práctico; sin embargo, estas funciones sólo permiten conocer el volumen total del árbol o un porcentaje del volumen total, sin discriminar por los distintos productos (Prodan *et al.* 1997, Menéndez-Miguélez *et al.* 2014). Esto es considerado una desventaja para contabilizar los volúmenes específicos de los distintos productos maderables del bosque (Junior 2012). Con el fin de soslayar este inconveniente se han propuesto ecuaciones de perfil de fuste, que permiten conocer el diámetro en cualquier altura del árbol y viceversa (Clutter *et al.* 1983) y a partir de transformaciones matemáticas de estas ecuaciones puede estimarse el volumen.

Un modelo de perfil de fuste se define por la tasa de decrecimiento del diámetro en el sentido desde la base del fuste hacia el ápice, lo cual determina una forma particular del mismo (Gray 1956, Crechi *et al.* 2009). La metodología del perfil de fuste permite estimar volúmenes individuales de trozas considerando un tipo de producto en particular (determinados diámetros o largos de trozas), de acuerdo a las necesidades del gestor forestal, además el volumen de fuste, el diámetro a cualquier altura y la altura que alcanza a un diámetro determinado (Kozak 2004). Además son insumos necesarios para construir modelos de crecimiento y rendimiento y para los simuladores de trozado (Gezan *et al.* 2009).

Existe una gran variedad de este tipo de modelos en la bibliografía. Las variables independientes que más se utilizan son: diámetro a la altura del pecho, altura del tronco a la que se encuentra un determinado diámetro, alturas relativas en sus distintas expresiones, altura total, razón de copa (Hann *et al.* 1987) y diámetros medidos en la parte superior del tronco (Rustagi y Loveless 1991). Dichas variables deberían ser de fácil y usual medición durante los inventarios forestales (Muhairwe 1999). Para construir modelos de perfil de fuste se requiere una estructura de datos longitudinales, o lo que es lo mismo, múltiples medidas sobre cada individuo (Lindstrom y Bates 1990).

Al presente, se desarrollaron modelos de perfil de fuste para el género *Nothofagus* tanto en Argentina como en Chile. Entre ellos se destacan en Argentina el modelo de perfil de fuste para *N. pumilio*, en los que se agrega como variable independiente el índice de sitio (Cellini *et al.* 2002, Martínez Pastur *et al.* 1997, Cellini *et al.* 2012). En Chile se desarrollaron funciones “spline” para *N. pumilio* (Trincado y Vidal 1999) y modelos fustales para renovales de *N. obliqua*, *N. alpina* y *N. dombeyi* (Gezan *et al.* 2009), pero recomiendan utilizar los

mismos con diámetros al pecho no mayores a 0,50 m para *N. alpina* y 0,60 m para *N. obliqua*. Además encontraron diferencias en las funciones de perfil de fuste para *N. obliqua* según las zonas de crecimiento.

Las diferencias en los patrones de crecimiento encontrados en distintas áreas de estudio (Gezan 2009, Attis Beltrán *et al.* 2015) indican la necesidad de ajustar funciones de perfil de fuste específicas para el Parque Nacional Lanín. Una estimación mas precisa de los volúmenes de árboles en pie a través del conocimiento del ahusamiento del fuste, y poder determinar los volúmenes de los distintos productos comerciales permitirá hacer un mejor planeamiento y manejo forestal de acuerdo a las existencias, en pos de la conservación de los bosques puros y mixtos de *Nothofagus* (Menéndez-Miguélez *et al.* 2014).

Para este capítulo, los objetivos fueron ajustar ecuaciones de predicción del perfil del fuste que permitan determinar los volúmenes de los distintos productos maderables de bosques de *N. alpina* y *N. obliqua*.

5.2. MÉTODOS

Área de estudio

El área de distribución de *Nothofagus obliqua* se localiza entre los 33,0° y 41,5° S, mientras que la de *N. alpina* abarca un rango latitudinal un poco más estrecho entre los 35,0° y 40,5° S (Donoso *et al.* 1993, Salas y García 2006). El muestro se realizó dentro de la cuenca de los lagos Lácar y Nonthué (en el rango desde los 40° 07' S - 71° 27' O hasta los 40°07' S - 71°39' O) cubriendo una superficie de 1.500 ha en las unidades de ordenación forestal de la Reserva Nacional del Parque Nacional Lanín en la provincia del Neuquén, Argentina. Los bosques de la cuenca están dominados por tipos forestales puros y mixtos de *Nothofagus*, localizados entre los 600 y 1.100 m s.n.m. (Chauchard y Sbrancia 2003).

El clima es templado húmedo con temperaturas medias anuales de 9°C y una precipitación media de 1.800 mm. Geológicamente, la región fue modelada por glaciares y posteriormente recubierta por cenizas volcánicas. De este proceso surgieron los suelos dominantes, desarrollados a partir de cenizas volcánicas holocénicas, pertenecientes al orden Andisoles. Poseen una secuencia de horizontes O-A-Bw-C o bisecuencias de esos horizontes debido a los sucesivos depósitos de cenizas que dieron lugar a suelos enterrados (Frugoni *et*

al. 2005).

Fuente de datos

Se seleccionaron de manera aleatoria árboles de *N. alpina* y *N. obliqua* en las áreas de aprovechamiento y por fuera de las mismas, para incluir todas las calidades de sitio del área de estudio. Se tuvo en cuenta la distribución de los árboles en términos de clases de diámetro y altura, y que los árboles no tengan daños visibles ni enfermedades generalizadas. Los árboles fueron apeados y trozados en largos comercializables que oscilaron entre los 2,2 y 5,0 m, y se midieron las siguientes variables en cada individuo: diámetro a la altura del pecho en cm (DAP), altura total en m (H), diámetro con corteza en cm (d), y para cada sección, la altura con respecto al suelo en m (h). Para detectar posibles anomalías en los datos se examinó el gráfico de dispersión entre el diámetro relativo (diámetro medido a la altura h respecto al diámetro normal) y la altura relativa (altura h respecto a la altura total H).

Modelos ajustados

De la literatura se eligieron por su amplia utilización cinco modelos para describir el fuste de ambas especies (Bennett y Swindel 1972, Demaerschalk 1972, Clutter 1980, Renteria 1995, Bi 2000, Rojo *et al.* 2005, Sánchez González *et al.* 2007, Pompa García y Solís Moreno 2008, Andrade 2014). Las expresiones que se probaron cumplen con la condición de que $d = 0$ cuando $h = H$, y pueden ser usadas para estimar diámetros (d) a cualquier altura del fuste (h), y el volumen entre dos diámetros o alturas del fuste.

La mayoría de estos modelos están propuestos para coníferas, que tienen fustes excurrentes, por lo tanto, por tratarse de fustes decurrentes se consideraron para los ajustes los datos hasta el inicio de copa (Prodan *et al.* 1997). La aplicabilidad de los modelos debiera ser hasta dicho punto.

Sus expresiones corresponden a ecuaciones lineales y no lineales que pueden agruparse en tres tipos distintos de acuerdo a su construcción matemática:

Polinómicas:

$$d = b_1 Dap \frac{H-h}{H-1,3} + b_2 (H-h)(h-1,3) + b_3 H(H-h)(h-1,3) + b_4 (H-h)(h-1,3)(H+h+1,3)$$

Bennett y Swindel (1972) [1]

$$d = Dap \sqrt{b_1 \left(\frac{H-h}{H}\right) + b_2 \left(\frac{H-h}{H}\right)^2 + b_3 \left(\frac{H-h}{H}\right)^3} \quad \text{Rentería (1995) [2]}$$

Potenciales:

$$d = 10^{b_1} Dap^{b_2} H^{b_3} (H-h)^{b_4} \quad \text{Demaerschalk (1972) [3]}$$

$$d = b_1 Dap^{b_2} H^{b_3} (H-h)^{b_4} \quad \text{Clutter (1980) [4]}$$

Trigonométricas:

$$d = \left[\frac{\ln \operatorname{sen} \frac{\pi h}{2H}}{\ln \operatorname{sen} \frac{\pi 1,3}{2H}} \right]^{b_1 + b_2 \cdot \operatorname{sen} \left(\frac{\pi h}{2H}\right) + b_3 \cdot \cos \left(\frac{3\pi h}{2H}\right) + b_4 \cdot \operatorname{sen} \left(\frac{\pi h}{2H}\right) + b_5 \cdot Dap + b_6 \cdot \left(\frac{h}{H}\right) \cdot \sqrt{Dap} + b_7 \cdot \left(\frac{h}{H}\right) \cdot \sqrt{H}}$$

Bi (2000) [5]

Ajuste y evaluación de los modelos

Para los ajustes se realizaron procesos de regresión no lineal y los parámetros de los modelos fueron obtenidos por el método de Marquardt (1963), el cual es un método iterativo para resolver problemas no lineales en la estimación de parámetros por mínimos cuadrados. Para evaluar la predicción de los modelos seleccionados se tuvo en cuenta tanto la fase de ajuste como el análisis de los residuos. La evaluación estadística de los modelos se realizó mediante el coeficiente de determinación (R^2), el coeficiente de determinación ajustado por el número de parámetros (R^2_{aj}), el error estándar de la estimación (EEE), el sesgo y el error absoluto medio (EAM). Para analizar los residuales se utilizaron los estadísticos raíz del error cuadrático medio (RECM) y el sesgo. Los valores porcentuales de cada uno de los estadísticos se obtuvieron dividiéndolos por la media de los valores observados y multiplicando por 100 (REMC% y sesgo %). Los errores se calcularon como la diferencia de los datos observados respecto de los predichos por cada modelo. Además se graficaron los estadísticos que expresan los errores a través de la variable dependiente predicha (Kozak y Kozak, 2003).

$$\text{REMC: } \sqrt{\frac{\sum (y_o - y_e)^2}{n}} \quad [6]$$

$$\text{Sesgo: } \sum \left(\frac{y_o - y_e}{n} \right) \quad [7]$$

Estimación del volumen a partir de la función de perfil de fuste

A través de la integración de la función de perfil de fuste elegida y la rotación en el espacio de la misma puede obtenerse el volumen a través de un sólido de revolución [8]. A través de dicha función puede estimarse el volumen entre dos alturas determinadas (h_i y h_j).

$$V_{ij} = \frac{\pi}{4} \int_i^j f(h)^2 \cdot dh \quad [8]$$

Para evaluar la capacidad del modelo para predecir el volumen, primero se calculó el volumen de cada una de las trozas de los árboles volteados hasta la altura del comienzo de copa utilizando la fórmula de Smalian (Avery y Burkhart 1994). En donde finalmente el volumen entre la base y el inicio de copa fue calculado por la suma de los volúmenes individuales de cada sección (volumen observado). En segundo lugar se estimó el volumen con la función [8].

Luego se calcularon los errores, como la diferencia entre los datos observados respecto de los predichos por la función [8], los cuales fueron utilizados para realizar un análisis de los residuos (ANARE). Se obtuvieron los siguientes estadísticos: error absoluto medio (EAM), raíz del cuadrado medio del error (REMC y REMC%) y el sesgo. Además se realizaron gráficos de los errores de las estimaciones del volumen del fuste en función de clases de DAP y gráficos de los errores de las estimaciones del volumen de troza en función de los diámetros medios.

5.3. RESULTADOS

En el Cuadro 5.1 se presentan los estadísticos descriptivos de los 84 árboles muestra de *Nothofagus alpina* y de los 98 árboles muestra de *N. obliqua* empleados en el estudio. En el Cuadro 5.2 se presenta la distribución de los mismos por clases de diámetro y altura. Al examinar los gráficos de dispersión de los datos en función de la altura relativa y el diámetro relativo no se encontraron anomalías (Figura 5.1).

Cuadro 5.1: Estadísticos descriptivos de los árboles que constituyeron la muestra para el estudio.

Especie	Tamaño muestra	Altura media (m) - (desvío estándar)	Altura máxima (m)	Altura mínima (m)	DAP medio (años) - (desvío estándar)	DAP máxima (cm)	DAP mínima (cm)
<i>N. alpina</i>	84	26,9 (5,95)	39,6	8,8	47,65 (22,34)	122,0	13,8
<i>N. obliqua</i>	98	26,7 (6,91)	45,1	13,5	48,09 (17,78)	86,0	21,2

Cuadro 5.2: Distribución de los arboles muestra por clases de DAP y clases de altura.

Clase de DAP (cm)	<i>N. obliqua</i>					<i>N. alpina</i>				
	Clase de altura total (m)				Total	Clase de altura total (m)				Total
	10-10,9	20-20,9	30-30,9	≥ 40		10-10,9	20-20,9	30-30,9	≥ 40	
20-29,9	9	6	1	-	16	6	9	-	-	15
30-39,9	6	14	1	-	21	2	18	5	-	25
40-49,9	1	10	9	-	20	2	12	2	-	16
50-59,9	1	12	4	1	18	-	2	4	-	6
60-69,9	1	4	5	-	10	-	2	6	-	8
70-79,9	-	-	4	-	4	-	2	5	-	7
80-89,9	-	2	5	2	9	-	-	7	-	7
Total	18	48	29	3	98	10	45	29	0	84

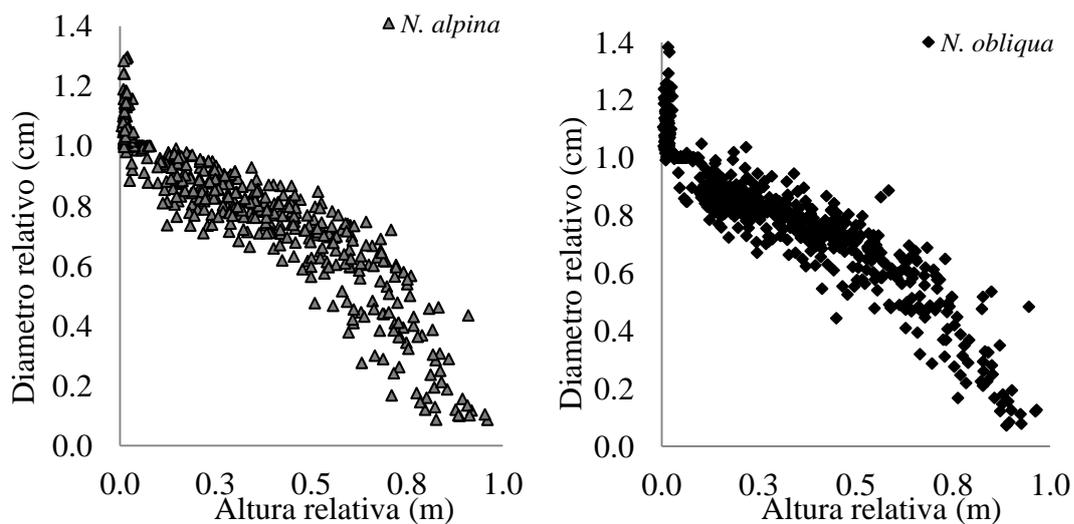


Figura 5.1: Dispersión de alturas relativas respecto a diámetros relativos de los árboles incorporados al ajuste de los modelos de perfil de fuste.

Cuadro 5.3: Estadísticos de ajuste de los modelos de perfil de fuste. R^2 : coeficiente de determinación; R^2_{aj} : coeficiente de determinación ajustado; EEE: error estándar de la estimación; EAM: error absoluto medio.

Modelo	Especie	R^2	R^2_{aj}	EEE	EAM	Sesgo
[1]	<i>N. alpina</i>	96,38	96,36	4,14	2,88	-0,04
	<i>N. obliqua</i>	95,63	95,60	3,67	2,71	0,08
[2]	<i>N. alpina</i>	95,46	95,44	4,63	3,38	0,50
	<i>N. obliqua</i>	95,22	95,21	3,83	2,89	0,17
[3]	<i>N. alpina</i>	95,66	95,63	4,53	3,31	0,04
	<i>N. obliqua</i>	94,78	94,75	4,01	2,99	-0,01
[4]	<i>N. alpina</i>	95,66	95,63	4,53	3,31	0,03
	<i>N. obliqua</i>	94,78	94,75	4,01	2,99	-0,01
[5]	<i>N. alpina</i>	96,82	96,78	3,89	2,75	-0,60
	<i>N. obliqua</i>	96,91	96,87	3,84	2,72	-0,17

En el Cuadro 5.3 se presentan los estadísticos obtenidos en los ajustes de los modelos propuestos a las muestras de datos de ambas especies. De los cinco modelos probados, el [1],

[3] y [4] son los que obtuvieron los mejores estadísticos, además de ser los que presentaron significancia en todos sus parámetros (Cuadro 5.4) (los intervalo de confianza al 95% no incluían el valor cero en ninguno de los parámetros estimados).

Cuadro 5.4: Parámetros estimados de los modelos de perfil de fuste.

Modelo	Especie	b ₁	b ₂	b ₃	b ₄	b ₅	b ₆	b ₇
[1]	<i>N. alpina</i>	1,0250	0,0009159	-0,00005822	0,00002470			
	<i>N. obliqua</i>	1,0210	0,0003967	-0,00005462	0,00003389			
[2]	<i>N. alpina</i>	3,6760	2,737	-5,340				
	<i>N. obliqua</i>	4,6580	3,957	-7,543				
[3]	<i>N. alpina</i>	-0,01438	0,9131	-0,7254	0,7387			
	<i>N. obliqua</i>	0,0539	0,9419	-0,7068	0,6699			
[4]	<i>N. alpina</i>	0,9674	0,9131	-0,7254	0,7387			
	<i>N. obliqua</i>	1,132	0,9419	-0,7068	0,6700			
[5]	<i>N. alpina</i>	43,61	169,2	-43,43	-14,33	0,7852	-1,024	-0,4346
	<i>N. obliqua</i>	31,54	162,0	-31,96	20,36	0,4895	-2,036	-0,3278

En la Figura 5.2 se observa, para cada especie, la evolución de la raíz del error cuadrático medio porcentual (RECM %) y el sesgo porcentual a lo largo de la altura relativa del fuste de los 3 mejores modelos ([1], [3] y [4]). Para *N. obliqua* el RECM% nunca supera el 13,6% para ninguno de los tres modelos y el sesgo se mantiene entre -8,8 y 5,5%. Particularmente el modelo [1] presenta los valores más bajos de RECM% a alturas relativas entre el inicio y la mitad del fuste. Y el sesgo se mantiene entre -3,8% y 5,0% a lo largo del fuste. Para *N. alpina* la RECM% nunca supera el 14,0% para ninguno de los tres modelos y el sesgo se mantiene entre -8,9% y 7,4%. El modelo [1] presenta, al igual que para *N. obliqua*, los valores más bajos de RECM% a alturas relativas entre el inicio y la mitad del fuste, y el sesgo se mantiene entre -8,4% y 5,0%.

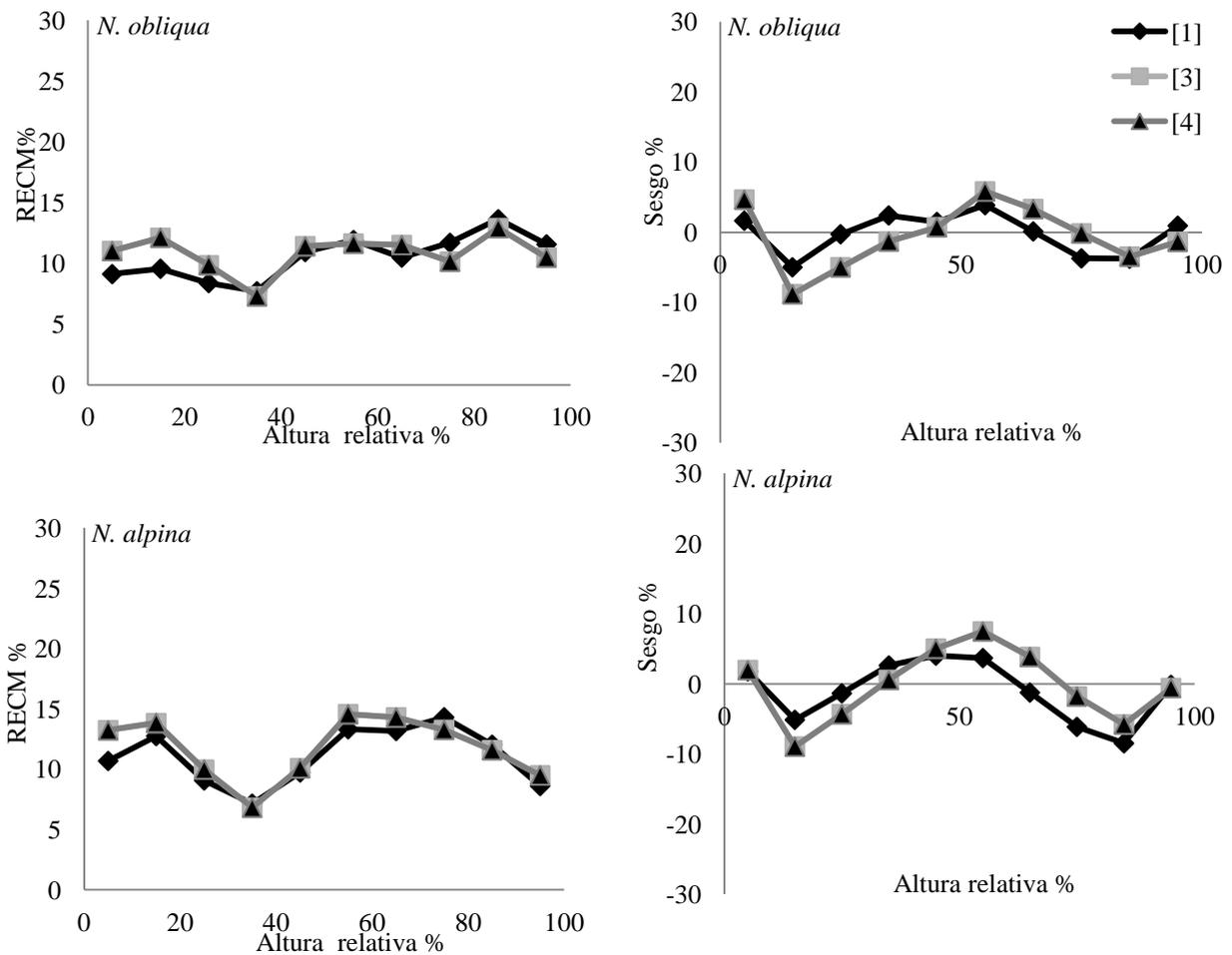


Figura 5.2: Estadísticos de ajuste de la estimación del diámetro con corteza para las alturas relativas. RECM%: raíz del error cuadrático medio porcentual. [1]: Bennett y Swindel (1972); [3]: Demaerschalk (1972); [4]: Clutter (1980).

En base a los estadísticos de error y precisión se eligió el modelo [1] para estimar el perfil de fuste de *N. alpina* y de *N. obliqua*. En la Figura 5.3 se muestra el perfil del fuste de dos árboles de *N. alpina* y dos de *N. obliqua*, para una altura de 35 m y un DAP de 45 cm, y para una altura de 30 m y un DAP de 20 cm.

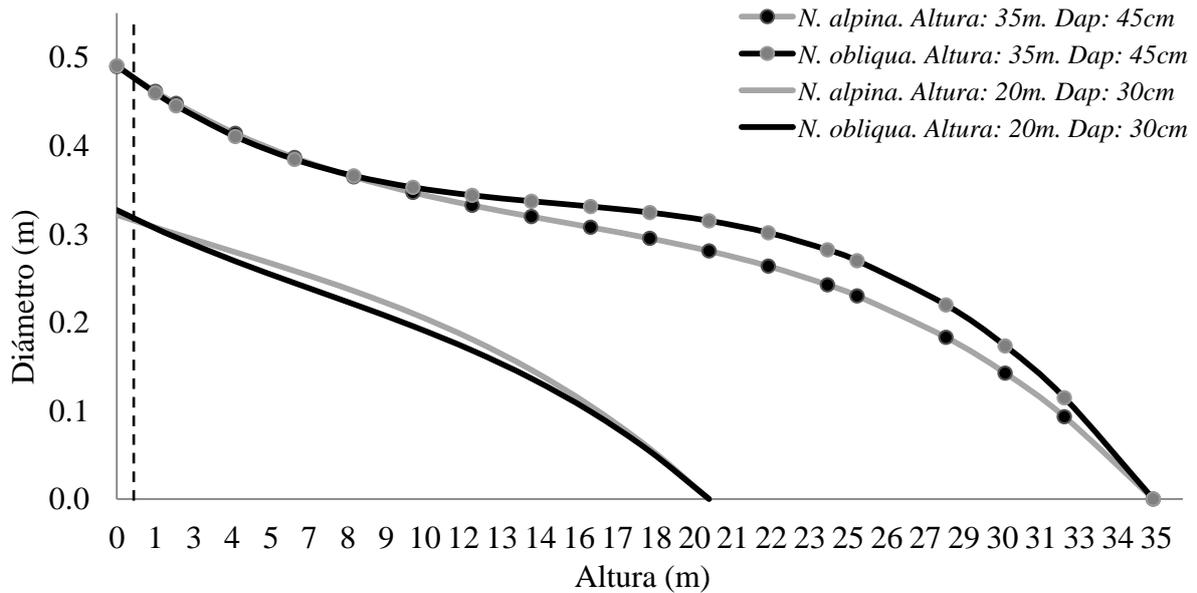


Figura 5.3: Perfiles de fuste de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*, obtenidos con el modelo de Bennett y Swindel (1972) [1], en función de dos alturas y dos DAP previamente establecidos.

Integrando la función elegida para determinar el perfil de fuste [1], y produciendo con la misma un sólido de revolución, es posible obtener la función de volumen:

$$V_{ij} = \frac{\pi}{4} \int_{h_1}^{h_2} f \left(\frac{b_1 Dap(H-h)}{-1,3+H} + b_2(H-h)(-1,3+h) + b_3 H(H-h)(-1,3+h) + b_4(H-h)(-1,3+h)(1,3+H+h) \right)^2 dh \quad [9]$$

Resolviendo la derivada, se obtiene la función de volumen:

$$V_{h_1 h_2} = \frac{\pi}{4} \left[\frac{h^7 T^2}{7} + \frac{h^6 T Y}{3} + \frac{h^5 (2 T Z + Y^2)}{5} + \frac{h^4 (T U + Y Z)}{2} + \frac{h^3 (2 U Y + Z^2)}{5} + h^2 U Z + U^2 h \right]_{h_1}^{h_2} \quad [10]$$

En donde:

$$Z = \left(-\frac{b_1 DAP}{(-1,3+H)} - b_2 H + 1,3 b_2 + b_3 H^2 + 1,3 b_3 H + b_4 H^2 + 1,3 b_4 H + 1,69 b_4 \right) \quad [11]$$

$$U = \left(\frac{b_1 DapH}{(-1,3+H)} - 1,3b_2H - 1,3b_3H^2 - 1,3b_4H^2 - 1,69b_4H \right) \quad [12]$$

$$Y = (-b_2 - b_3H) \quad [13]$$

$$T = (-b_4) \quad [14]$$

Los valores de los parámetros b_1 , b_2 , b_3 , b_4 , aparecen para cada especie en el cuadro 5.4.

Con las funciones para estimar el volumen hasta el inicio de copa de *N. alpina* y de *N. obliqua* [10] se obtuvieron estadísticos de precisión y sesgo bajos, no superando para ninguno de los modelos el valor de la RCME el 10%, y el EAM fue inferior a 0,15 m³ (Cuadro 5.5). Al observar el valor de la RCME % en función de distintas clases de Dap, los valores no superaron el 16%, y el sesgo % se mantuvo dentro del rango 2% y -7% (Figura 5.4).

En la práctica es interesante conocer el volumen hasta un cierto diámetro de acuerdo a un determinado fin comercial, para poder calcularlo se determina la inversa de la función de perfil de fuste, es decir, se despeja de la función [1] la altura (h) a la que un árbol alcanza un diámetro determinado (d) [15]. De esta manera puede estimarse con la función [10] el volumen de distintas trozas de acuerdo a los largos y diámetros comerciales o de interés.

$$h = \frac{-1}{81\sqrt[3]{2T^3}} (-531441dT^8 + ((-531441dT^8 + 531441T^8U - 177147T^7YZ + 39366T^6Y^3)^2 + 4(2187T^5Z - 729T^4Y^2)^3)^{\frac{1}{2}} + 531441T^8U - 177147T^7YZ + 39366T^6Y^3)^{\frac{1}{3}} + \sqrt[3]{3}(2187T^5 - 729T^4Y^2)/81T^3(-531441dT^8 + ((-531441dT^8 + 531441T^8U - 177147T^7YZ + 39366T^6Y^3)^2 + 4(2187T^5Z - 729T^4Y^2)^3)^{\frac{1}{2}} + 531441T^8U - 177147T^7YZ + 39366T^6Y^3)^{\frac{1}{3}} - \frac{Y}{3T} \quad [15]$$

En donde Z es [11], U es [12], Y es [13] y T es [14].

Con respecto a la estimación de los volúmenes de trozas se observaron valores de la RCME% en trozas de 0,20 cm de diámetro cercanos a 45%, pero a partir de de diámetros

superiores, los valores de la RCME % se mantuvieron por debajo del 20%, llegando a 10% en la porción basal del fuste en ambas especies. El sesgo % de la estimación del volumen de trozas tiene un comportamiento similar, siendo de mayor magnitud en diámetros pequeños, pero en diámetros mayores se mantuvo para *N. alpina* entre -1,7% y 5,0% y para *N. obliqua* entre 0,3% y 3,0% (Figura 5.5).

Cuadro 5.5: Estadísticos de error y dispersión de la función de volumen [9]. RCME: raíz del error medio cuadrático; RCME%: raíz del error medio cuadrático porcentual; EAM: error absoluto medio.

Espece	RCME	RCME%	Sesgo	EAM
<i>N. obliqua</i>	0.19	9.19	-0.04	0.13
<i>N. alpina</i>	0.21	9.73	-0.06	0.14

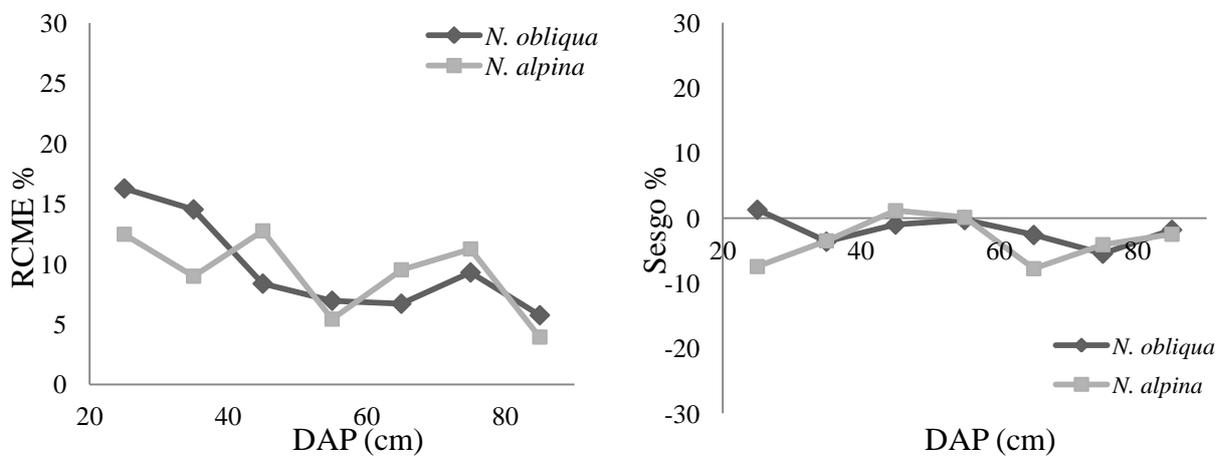


Figura 5.4: Estadísticos de ajuste de la estimación del volumen de fuste a partir de la estimación del modelo de Bennett y Swindel (1972). RECM%: raíz del error cuadrático medio porcentual.

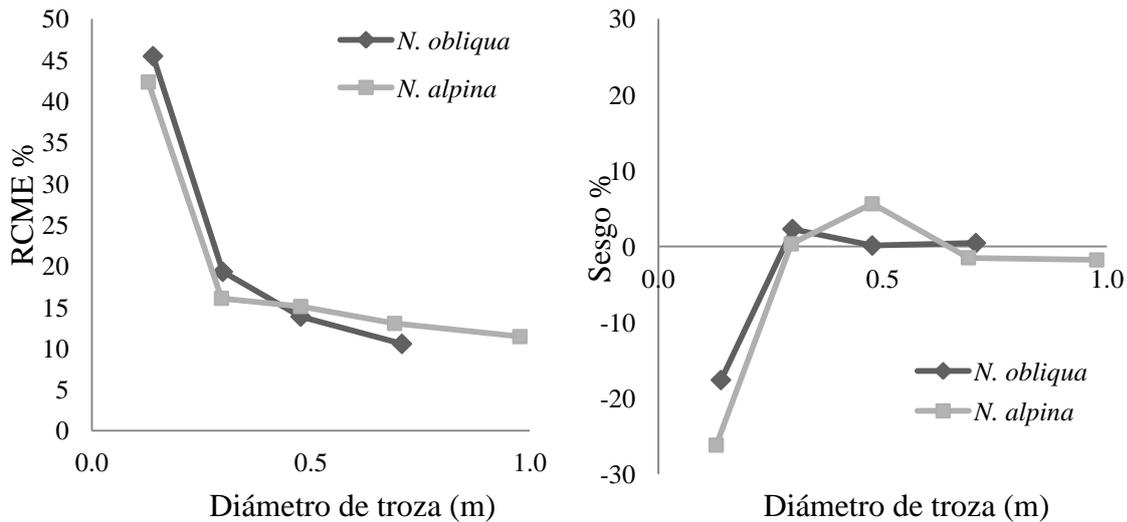


Figura 5.5: Estadísticos de ajuste de la estimación del volumen de troza a partir de la estimación del modelo de Bennett y Swindel (1972). RECM%: raíz del error cuadrático medio porcentual.

5.4. DISCUSIÓN

Los datos obtenidos de ambas especies cubrieron satisfactoriamente los rangos de las variables estudiadas (Cuadro 5.1). Se obtuvo una adecuada distribución de los datos tanto por clase de altura como por clase de DAP, equivalente a la utilizada en otros trabajos para el género *Nothofagus* (Cellini *et al.* 2002; Gezán *et al.* 2009). Se encontró una similitud en los datos de ambas especies, tanto en los rangos de las variables altura total y DAP, como en la distribución de los mismos por clase de altura y DAP (Cuadro 5.2). También se observó una similitud entre los gráficos de dispersión de alturas relativas respecto a diámetros relativos de las especies estudiadas (Figura 5.1).

La elección del mejor modelo para cada especie se basó en el conjunto de todos los resultados. Todos los modelos obtuvieron un alto coeficiente de determinación (Cuadro 5.3), pero en el ajuste no lineal, no deben tomarse decisiones de selección en base al R^2 , aunque es un estadístico que da una idea bastante intuitiva de la variabilidad que explica un determinado modelo. Por lo tanto, se le ha dado mayor preponderancia a los estadísticos del error, la significancia de los parámetros ajustados y a los gráficos de ajuste. Es por eso, que de los cinco modelos ajustados se eligieron 3 de ellos, el [1], [3] y [4], por sus valores más bajos de error, su mayor precisión y por presentar significancia en todos sus parámetros, tanto para *N.*

alpina como para *N. obliqua*.

La correcta predicción de la forma en la sección basal del fuste es muy importante, ya que es en donde se concentra la mayor cantidad de madera de calidad. El comportamiento de la RECM% y del sesgo % en función de la altura relativa permitió evaluar esta premisa y se observó que el comportamiento fue similar entre ambas especies. En este sentido, dentro de los 3 modelos seleccionados se destacó tanto para *N. alpina* como para *N. obliqua* el modelo [1]. Este modelo cumple con la condición que a la altura del DAP el diámetro estimado es igual al DAP y que a la altura total el diámetro estimado es igual a cero. Pero si bien para el modelo [1] de cada una de las especies se observaron los valores más bajo de la RECM% por debajo del 50% de la altura relativa, en el caso de *N. alpina*, dicho valor aumenta en el primer cuarto de la altura relativa sin llegar a valores inaceptables. Es probable que la pérdida de precisión en la porción basal del fuste se deba a que la base de datos de *N. alpina* presentaba 2 individuos con DAP superiores a 1,20 m, comportándose los mismos como datos por fuera de los rangos normales dentro de la muestra y magnificando los valores del error. Es común que los arboles viejos, de grandes diámetros, tiendan a tener una forma marcadamente neiloide en la porción basal del fuste (Rojo *et al.* 2005), pero estos árboles son los de menor frecuencia en los bosques secundarios bajo estudio. De todas formas, a los fines de la utilización del modelo para los arboles de más de 1 m de DAP y si lo que se desea es posteriormente determinar el volumen, una alternativa es considerar la forma de un cilindro de diámetro igual al DAP entre comienzo del fuste y el DAP, evitando así la sobrestimación basal en los arboles viejos de gran tamaño.

La poca diferencia entre los coeficientes ajustados del modelo [1] para *N. alpina* y para *N. obliqua* se expresa en la similitud de los perfiles de fuste de los arboles de altura y DAP menores (Figura 5.3). Y es en los perfiles de fuste de los arboles de mayor magnitud en donde se observa y se pone de manifiesto la escasa, pero evidente existencia de diferencias entre los coeficientes, puesto que el perfil de fuste de *N. alpina* tiende a tener un decrecimiento del diámetro del fuste progresivo y continuo, mientras que el de *N. obliqua* tiene un decrecimiento moderado, pero que finaliza con un decrecimiento más abrupto (Figura 5.3). Debe destacarse, que según la altura de inicio de copa de los árboles a analizar, esta diferencia puede quedar comprendida por sobre el inicio de copa en donde el modelo es inválido. Por ejemplo, si la altura de inicio de copa fuese de 12 m, las diferencias en el perfil de fuste serían más notables en árboles de menor magnitud (Figura 5.3). Sería conveniente en futuros trabajos considerar la variable altura de inicio de copa en el ajuste y selección de los

modelos.

Hay distintas causas que alejan la respuesta esperada por los modelos de la observada. La sección transversal del fuste de los árboles tienen irregularidades porque se trata de organismos biológicos, y la naturaleza rara vez proporciona la perfección teórica. En los bosques naturales, si bien se observa cierta regularidad, no dejan de ser más heterogéneos que los bosques implantados. Las irregularidades generalmente se observan en la sección del fuste, donde la planta presentaba ramas que ha perdido por desrame natural, o donde aun las conservan. Otras causas de irregularidades en la forma del fuste pueden ser el fuego, enfermedades, o el ataque de insectos. La mayoría de los árboles en el bosque natural presentan excentricidad en su forma, de modo que son más anchos en una dirección que en otra (West 2009). Esto puede deberse a una respuesta al viento, o ser producto de la disposición espacial heterogénea de los árboles (Robertson 1991).

La función de volumen [10] presentó un buen comportamiento para la estimación del volumen de fuste y de trozas de diferentes diámetros. En la estimación del volumen del fuste los valores de la RCME% tienden a disminuir en estimaciones del volumen de árboles de mayores Dap, lo que es deseable desde el punto de vista práctico y de gestión, para no incurrir en errores en la estimación de los árboles de gran tamaño, que son los de mayor valor (Cellini *et al.* 2002, Pompa García y Solís Moreno 2008), mientras que el sesgo % tiende a ser similar y con valores bajo a través de los distintos DAP (Figura 5.4).

En la estimación de los volúmenes de diferentes trozas el RCME% y el sesgo % se comporta de manera similar al caso de la estimación de los volúmenes fustales, disminuyendo hacia diámetros mayores (Figura 5.5). En la estimación de los volúmenes de trozas de diámetros entre 0,15 m y 0,20 m los valores porcentuales de ambos estadísticos son elevados, pero cuando el valor se traduce en volumen real no es de gran consideración. De todas maneras, se recomienda la utilización del modelo [10] para *N. alpina* y del modelo [10] para *N. obliqua* para árboles con DAP entre 0,25 m y 1,00 m y para diámetros de troza medio entre las mismas magnitudes.

Si bien los estadísticos de las funciones de volumen para cada especie [10] son satisfactorios, la utilización de dicha función puede tornarse un proceso matemático complejo, que puede restringir la aplicación operativa de la misma. Para evitar este problema, es posible calcular el volumen mediante integración numérica de la función. Para tal fin se determina el diámetro de la sección del fuste cada 0,5 metros de altura a lo largo del fuste

utilizando el modelo desarrollado. El volumen de la troza comprendida entre dos secciones se calcula mediante la fórmula de cubicación de Smalian (1837). No obstante queda planteada la función de volumen con la que se tendría mayor precisión para estimar el volumen de fuste hasta la altura de inicio de copa, como el volumen entre dos alturas determinadas.

Cualquier proceso natural o intervención silvícola que afecte de alguna manera la forma de la copa del árbol, tiene un efecto sobre el crecimiento del árbol, modificando la forma y el perfil del tronco, sin embargo, los modelos demostraron tener flexibilidad en la estimación de los perfiles de fuste de todos los arboles de la muestra, los cuales no eran ajenos a ser influenciados por fenómenos de origen natural o antrópico. Un punto importante a tener en cuenta tanto en la estimación de los diámetros a distintas alturas del fuste, como en la estimación de los volúmenes, radica en que los modelos por encima de la altura del inicio de copa carecen de total validez. Es decir, que si bien podríamos obtener el valor de un diámetro o un volumen estimado por encima del inicio de copa, el mismo carece de sentido real, dado que solo se ajustaron los modelos con los datos entre la base del fuste y el inicio de copa. De esta manera se logro simplificar el inconveniente de ajustar funciones de perfil de fuste para latifoliadas cuando generalmente fueron creadas para coníferas. Esto resulta en una desventaja en cuanto no se pueden hacer estimaciones dentro de la altura de copa, pero de todos modos el objetivo del trabajo fue obtener la función de perfil de fuste y con la misma poder estimar el volumen de los distintos productos maderables dentro del fuste, que es la porción del árbol de mayor valor maderero y económico. Hay trabajos que con el fin de utilizar para latifoliadas funciones que son usualmente utilizadas para coníferas, proponen una transformación que consiste en sustraer a cada diámetro medido el diámetro medido en el inicio de copa, de tal forma se obtiene un diámetro igual a cero a la altura de inicio de copa (Trincado 1996, Trincado y Sandoval 2002).

Las funciones ajustadas además de ser herramientas de manejo, permiten conocer el desarrollo de los fustes de ambas especies, de acuerdo a sus magnitudes dendrométricas. El conocimiento biométrico de las especies en estudio, da lugar a una adecuada planificación silvícola que permite el aprovechamiento sostenido de los bosques de *Nothofagus*.

5.5. CONCLUSION DEL CAPÍTULO

Se desarrollaron funciones de perfil de fuste para *N. alpina* y *N. obliqua*, de

aplicación en la cuenca de los lagos Lacar y Nonthué. El modelo elegido para cada especie fue el de Bennett y Swindel (1972), en el que se observaron parámetros similares entre ambas especies, pero no se recomienda la utilización de un modelo común dado las diferencias producidas en la parte superior del fuste de árboles mayores a 25 m. A través de las funciones de perfil de fuste ajustadas se obtuvieron funciones de volumen, con las cuales puede estimarse el volumen comprendido entre distintas alturas y entre distintos diámetros comerciales. Finalmente se obtuvo un modelo para predecir la altura a la que un árbol de *N. alpina* o *N. obliqua* alcanza un diámetro determinado. Con estas funciones es posible determinar las existencias volumétricas de *N. alpina* y *N. obliqua* en el Parque Nacional Lanín en forma más precisas, que permitirán mejorar el manejo forestal de sus bosques.

CAPÍTULO 6

RELACIONES ENTRE LAS DIMENSIONES DE LA COPA, DIÁMETRO Y ALTURA DE ÁRBOLES DEL ESTRATO SUPERIOR DE *Nothofagus alpina* Y *N. obliqua*

6.1. INTRODUCCIÓN

Tal como se expresó en capítulos anteriores, una de las actividades fundamentales para alcanzar un adecuado manejo forestal es la predicción de las condiciones futuras del rodal. La necesidad de aplicar planes de ordenación que preserven el recurso hace imprescindibles investigaciones sobre el crecimiento y las dimensiones de los árboles. El crecimiento se manifiesta de diferentes maneras y considera la evolución de las distintas magnitudes dendrométricas (Larson 1994), y dentro de estas magnitudes, las dimensiones de la copa de los árboles son variables usadas en muchos modelos de crecimiento y producción (Soares y Tomé 2001). La información que describe la forma de las copas es cada vez más importante para quienes manejan los recursos del bosque (Dong *et al.* 2015).

La copa de los árboles ha sido menos estudiada que el fuste, por ser de menor valor comercial y porque es en el fuste donde se concentra la madera de mayor calidad (ver capítulo 5). Pero el tamaño de la copa de los árboles refleja y determina muchas de las características, funciones y servicios de los bosques (Pretzsch 2014). El tamaño de la copa del árbol está directamente relacionado con la capacidad fotosintética del árbol, lo cual es un parámetro importante en los estudios de crecimiento individual (Hemery *et al.* 2005), y uno de los de mayor importancia en estudios ecológicos y de dinámica forestal (Vanclay 1994). Además el tamaño de las copas de los árboles influye directamente en la estabilidad física y el microclima que proporcionan, y en otros aspectos como la susceptibilidad al fuego (Aaron 2003) y la biodiversidad que puedan sostener (Ojeda *et al.* 2007, Lencinas *et al.* 2009, Martínez Pastur *et al.* 2015). La forma y el tamaño de la copa informan además acerca del requerimiento de espacio que necesita el árbol, y determinan la forma en la que una especie ocupa el sitio. El tamaño de la copa puede aportar información valiosa para estimar la competencia que un árbol ha sufrido en el pasado (Crecente Campo 2008). En este sentido, el tamaño y la posición de las copas de los árboles reflejan y determinan las características de los ecosistemas, como las funciones y los servicios que prestan (Franklin y Spies 1991, Ishii

et al. 2004). Generalmente el diámetro de copa no se mide en los inventarios forestales, pero es necesario para calcular determinadas medidas de competencia (Avery y Burkhart 1983, Biging y Dobbertin 1995) y para determinar la cobertura del dosel, y cuando es necesario se estima a partir de otras mediciones del árbol (Popescu *et al.* 2003).

Los árboles usualmente exhiben relaciones significativas entre el diámetro de la copa y el diámetro a la altura del pecho (DAP) (Avsar 2004, Avsar y Ayyildiz 2005). El DAP es la variable más correlacionada con el diámetro de la copa, porque ambas variables son afectadas de la misma manera por la densidad (Warbintong y Levitan 1992). Por lo tanto, pueden describir la forma en que los árboles se distribuyen en un rodal de acuerdo a la densidad y al espacio que ocupan, además de dar una idea acerca de cómo estos compiten entre sí. El diámetro de la copa y el área de proyección de la misma son importantes magnitudes que describen la eficiencia del crecimiento (Assmann 1970). La relación del diámetro de la copa con la altura del árbol es considerada como una de las más importantes, ya que influye fuertemente en la intercepción de luz y el crecimiento (Tanka 2006).

Los modelos de diámetro de copa se pueden construir para árboles que crecen libres o para árboles que son parte de un rodal. Las ecuaciones para predecir las dimensiones de las copas en lugares abiertos consideran el potencial biológico máximo, mientras que los árboles creciendo en un rodal generalmente tienen una copa más pequeña debido a la competencia (Hann 1997). Modelos que predicen el tamaño de la copa de los árboles en el bosque en pie, tienen muchas aplicaciones, incluyendo estimaciones del volumen con el fin de evaluar la salud del bosque (Zarnoch *et al.* 2004).

Por otra parte, otro atributo necesario para la obtención de madera de calidad, es determinar el largo de la copa, entendido como el largo entre la primera rama viva y el ápice. El largo de la copa, como también la altura hasta el inicio de la copa (que es la diferencia entre la altura total y el largo de la copa), son utilizados para determinar clases de calidad de rollizos y determinar el valor de la madera (Uusitalo 1995, Verkasalo *et al.* 2004). Con el área de proyección de la copa y la altura de la copa es posible determinar el volumen máximo de copa, que puede utilizarse como una variable para aproximarse al área foliar y a la biomasa de hojas (Binkley *et al.* 2013, Forrester 2013, Pretzsch *et al.* 2015).

En el Parque Nacional Lanín, Argentina, existe una larga tradición en el manejo forestal del bosque mixto compuesto por *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*, y hace aproximadamente una década se han comenzado además con ensayos de plantaciones *in-situ*

y *ex-situ*. Estas especies son consideradas en la región Andino-patagónica como potenciales especies alternativas tanto para plantaciones, donde usualmente emplean especies exóticas, como para la diversificación de monocultivos de exóticas, y de esta forma promover la producción de madera de calidad aumentando el valor maderero y la conservación. Hay indicios de que *N. alpina* y *N. obliqua* poseen similitudes en características fisiológicas que resultan en tasas de crecimiento, longevidad, hábitos, tamaños (ver capítulos anteriores) y relaciones filogenéticas muy cercanas, y que conforman en forma pura y asociada rodales sensiblemente regulares (Ramírez y Figueroa 1987, Donoso *et al.* 1993, Manos 1997, Chauchard *et al.* 1999, Attis Beltrán *et al.* 2015) y con similares ciclos de vida (Chauchard 1991, Chauchard y Sbrancia 2003). Pero se desconoce si existen semejanzas en las relaciones entre las variables dimensionales de la copa y las dimensionales del árbol como la altura y el DAP. La relación existente entre las variables dimensionales de la copa ha sido investigada para otras especies, pero no existen antecedentes relacionados al tema para *N. alpina* y *N. obliqua*. El objetivo del trabajo es establecer relaciones entre las variables dimensional de la copa y el DAP y la altura de los arboles del estrato superior de *N. alpina* y *N. obliqua*.

6.2. MÉTODOS

Área de estudio

El área de distribución de *Nothofagus obliqua* se localiza entre los 33,0° y 41,5° S, mientras que la de *N. alpina* abarca un rango latitudinal un poco más estrecho entre los 35,0° y 40,5° S (Donoso *et al.* 1993, Salas y García 2006). El muestreo se realizó dentro de la cuenca de los lagos Lácar y Nonthué (en el rango desde los 40°07' S - 71°27' O hasta los 40°07' S - 71°39' O), cubriendo una superficie de 1.500 ha, en la cual se encuentran las unidades de ordenación forestal de la Reserva Nacional del Parque Nacional Lanín en la provincia del Neuquén, Argentina. Los bosques de la cuenca están dominados por tipos forestales puros y mixtos de *Nothofagus*, localizados entre los 600 y 1.100 m s.n.m. (Chauchard y Sbrancia 2003).

El clima en la zona de estudio es templado húmedo con temperaturas medias anuales de 9°C y una precipitación media de 1.800 mm (Frugoni *et al.* 2005). Geológicamente, la región fue modelada por glaciares y posteriormente recubierta por cenizas volcánicas. De este proceso surgieron los suelos dominantes, desarrollados a partir de cenizas volcánicas

holocénicas, pertenecientes al orden Andisoles y al tipo Udivitrandes húmico. Poseen una secuencia de horizontes O-A-Bw-C o biseuencias de esos horizontes debido a los sucesivos depósitos de cenizas que dieron lugar a suelos enterrados (Frugoni *et al.* 2005).

Toma de datos

Los bosques muestreados fueron puros y/o mixtos de *N. alpina* y *N. obliqua*, regulares (un estrato de copa superior y uniforme, con una distribución normal y estrecha de diámetros) y de cobertura completa (con una cobertura del dosel mayor al 90%, sin intervención humana reciente y con presencia de árboles intermedios), pertenecientes a distintas clases de sitio de acuerdo a lo expuesto en el capítulo 2 (Chauchard *et al.* 1999, Attis Beltrán *et al.* 2015). En ellos se seleccionaron individuos dominantes y co-dominantes de *N. alpina* y *N. obliqua* sin daños ni en el fuste ni en la copa y sin evidencia de poda, cortes de corteza, daños de tormenta o ataques de plagas. La dominancia se evaluó a través del tamaño relativo entre el árbol elegido y los circundantes teniendo en cuenta la altura total, el diámetro a la altura del pecho (DAP) y el tamaño, balance y relación de la copa respecto del resto de las dimensiones del árbol. Se consideraron dominantes a aquellos individuos que ocupan el estrato superior y que no poseen competencia por parte de sus vecinos en la parte alta ni en los bordes superiores de la copa, y se consideraron co-dominantes a aquellos individuos del dosel superior que presentaban competencia lateral en la copa, pero que recibían luz directa en la parte superior de la misma. El estrato superior quedó conformado por los árboles dominantes y los co-dominantes, al igual que se mencionó en el capítulo 4 de la presente tesis. La copa debía estar equilibrada en sus crecimientos laterales y ocupar entre el 25-40% de la altura total, porcentaje que dependía del tamaño del individuo y del nivel de competencia. En esta etapa se evitaron los árboles de crecimiento libre, y se constató que el ejemplar haya crecido entre competidores por la presencia del fuste limpio de ramas en la porción media inferior del tronco. Se eligieron árboles originados por semilla, evitando la elección de árboles provenientes de rebrotes de cepas, p.e. se descartaron aquellos individuos con grandes contrafuertes en la base del fuste.

A los árboles elegidos se les realizaron dos mediciones cruzadas del DAP con forcípula, la estimación de su altura total (H) con hipsómetro láser (modelo VL5360, Haglöf, Suecia) y la de la altura de inicio de copa (Hic). En base a estas mediciones se obtuvo por diferencia entre las mismas el largo de la copa (LC). Además se midieron cuatro proyecciones de la copa, conformadas por un diámetro mayor y el otro en forma

perpendicular, y se realizó un croquis del árbol para tener una referencia. Con los diámetros medidos se determinó el diámetro promedio de la proyección de la copa (DC).

Relaciones entre las variables estudiadas

Se analizó a través de los coeficientes de correlación de Pearson la relación entre las siguientes variables de árboles de *N. alpina* y *N. obliqua* del estrato superior: el DC, la H, el DAP y el LC. Además se realizaron gráficos de dispersión de las variables para observar tendencias. En base a los resultados, con el promedio de los datos por clase diamétrica y por clase de altura se ajustaron distintas funciones para describir la variación del DC y LC en función del DAP y la H respectivamente. Algunos autores sugieren la utilización de funciones lineales (Paulo *et al.* 2002, Benítez *et al.* 2003). Otros estudios sugieren que estos modelos lineales se pueden mejorar con expresiones cuadráticas del DAP y la H (Bechtold 2003). También se han utilizado modelos no lineales, tales como la función de potencia y la función monomolecular (Bragg 2001, Tomé *et al.* 2001). Dentro de las funciones que no describen una recta, otra alternativa es la función curva-S, utilizada en estudios de copa más recientes (Pérez Ferrara *et al.* 2012). Las funciones fueron evaluadas por el coeficiente de determinación (R^2), el error estándar de la estimación (EEE) y la significancia de los parámetros y el modelo. Luego, con las funciones de DC determinó el área de la copa (AC) (Chauchard *et al.* 2001). Y aunque en la realidad las formas de la copa no son cilíndricas, multiplicando el AC por el LC se obtuvo una estimación aproximada del volumen máximo de la copa (Vmc), como una medida de la ocupación potencial del sitio de cada una de las especies.

$$AC = \frac{\pi}{4} DC^2 \quad [1]$$

$$Vmc = AC \times LC \quad [2]$$

En donde:

AC: área de la copa; DC: diámetro promedio de la proyección de la copa; Vmc: volumen máximo de copa.

Finalmente, para observar las tendencias del crecimiento en volumen máximo de copa en función del tiempo, se realizó una simulación en donde se tuvo en cuenta el crecimiento en diámetro, obtenido a partir del modelo de crecimiento en diámetro de *N. alpina* (ver capítulo 4) y del de *N. obliqua* (Chauchard y Sbrancia 2003), y donde también se tuvo en cuenta el crecimiento en altura dominante de cada una de las especies en distintas clases de sitio (ver capítulo 2). Con los modelos de crecimiento en diámetro se obtuvieron los diámetros para distintas edades y con estos los distintos diámetros de copa de acuerdo al DAP y por consiguiente a la edad. Y con los modelos de crecimiento en altura dominante se obtuvieron las alturas a distintas edades con las que se calcularon los largos de copa en distintas clases de sitio, con los que finalmente se calculó el Vmc [2] para *N. alpina* y para *N. obliqua* en función del tiempo.

6.3. RESULTADOS

Se dispusieron finalmente de 112 árboles muestras para el análisis de las variables de copa que cubrieron las distintas clases de sitio de las especies, de ellos 46 correspondieron a *Nothofagus alpina* y 66 a *N. obliqua* (Cuadro 6.1).

Cuadro 6.1. Estadísticos de las muestras de árboles del estudio.

	<i>N. alpina</i> (n= 46)				<i>N. obliqua</i> (n= 66)			
	Altura (m)	Diámetro de copa (m)	DAP (cm)	Largo de copa (m)	Altura (m)	Diámetro de copa (m)	DAP (cm)	Largo de copa (m)
Promedio	24,7	6,8	40,4	13,3	25,8	6,8	54,3	13,5
Desvío Estándar	5,7	2,0	12,6	3,6	7,5	2,0	24,1	5,5
Mínimo	13,3	1,8	13,5	6,8	9,8	2,4	13,2	2,5
Máximo	36,0	9,9	71,3	22,1	44,3	10,7	104,8	26,8
Sesgo Estándar	0,1	-1,1	0,8	1,5	0,0	-0,7	1,3	0,3
Curtosis Estándar	-0,4	-0,7	0,0	-0,4	-0,2	-0,9	-1,2	-0,7

En base al análisis de correlación entre las variables (Cuadro 6.2 y Figura 6.1), tanto para el caso de *N. alpina* como para el de *N. obliqua* se optó por describir la relación entre el diámetro de copa y el DAP, y entre el largo de la copa y la altura. La relación entre estas

variables son las que presentaron los mayores valores del coeficiente de correlación de Pearson (Cuadro 6.2) y en las que se observaron tendencias más claras en los gráficos de dispersión (Figura 6.1). En base a estas relaciones se ajustaron diferentes funciones.

Cuadro 6.2. Matriz de relaciones entre las variables. r: coeficiente de correlación de Pearson.

		<i>N. alpina</i> (n= 46)			<i>N. obliqua</i> (n= 66)				
		Altura	Diámetro de copa	DAP	Largo de copa	Altura	Diámetro de copa	DAP	Largo de copa
Altura	r		0,55	0,76	0,76		0,45	0,79	0,85
	p valor		<0,001	<0,001	<0,001		<0,001	<0,001	<0,001
Diámetro de copa	r	0,55		0,70	0,48	0,45		0,62	0,17
	p valor	<0,001		<0,001	0,001	<0,001		<0,001	0,181
DAP	r	0,76	0,70		0,64	0,79	0,62		0,52
	p valor	<0,001	<0,001		<0,001	<0,001	<0,001		<0,001
Largo de copa	r	0,76	0,48	0,64		0,85	0,17	0,52	
	p valor	<0,001	0,001	<0,001		<0,001	0,181	<0,001	

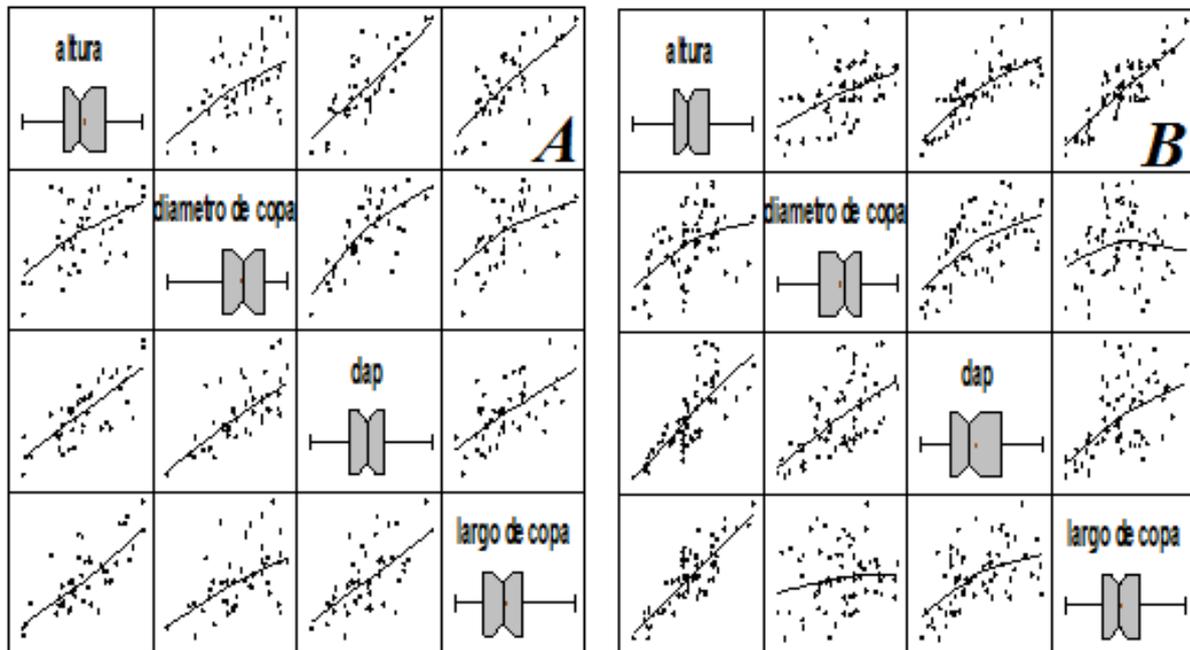


Figura 6.1. Análisis de dispersión de los datos. A: *Nothofagus alpina*. B: *N. obliqua*.

Las mejores funciones ajustadas para estudiar las relaciones entre las variables propuestas para ambas especies fue la curva-s, la cual corresponde a la función [3] para

explicar la variación del DC en función del DAP, y la función [4] para explicar la variación del LC en función de la altura. Los coeficientes de determinación (R^2) son superiores al 95% y los parámetros son significativos para los dos modelos y para ambas especies (Cuadro 6.3).

$$DC = \exp \left(a + \frac{b}{Dap} \right) \quad [3]$$

$$LC = \exp \left(c + \frac{d}{H} \right) \quad [4]$$

Cuadro 6.3. Parámetros y estadísticos de las funciones lineales ajustadas. R^2 : coeficiente de determinación. EEE: error estándar de la estimación. Parámetros: a, b, c y d. Valor p: probabilidad en tabla Anova para un $\alpha= 95\%$.

Modelo	<i>N. alpina</i>					<i>N. obliqua</i>				
	a	b	R^2 (%)	EEE	P Valor	a	b	R^2 (%)	EEE	P Valor
[3]	2,58	-26,66	97,54	0,07	<0,001	2,28	-17,26	96,12	0,07	<0,001
	c	d	R^2 (%)	EEE	P Valor	c	d	R^2 (%)	EEE	P Valor
[4]	3,28	-16,40	92,54	0,08	0,008	3,78	-29,16	97,56	0,09	0,002

La representación grafica de las funciones se puede versus los datos observados se pueden ver en la Figura 6.2.

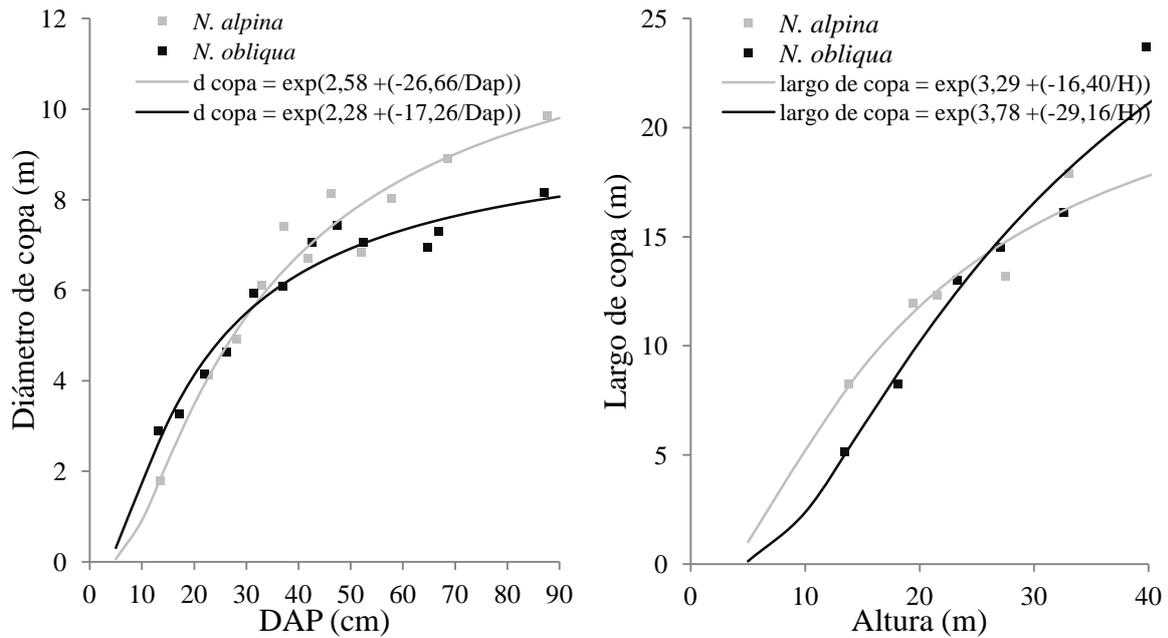


Figura 6.2. Funciones ajustadas versus los datos promedio observados. Izquierda: función [3]. Derecha: función [4].

Una vez obtenidas las funciones de DC en función del DAP, se determinó la función para estimar el AC reemplazando [3] en [1].

$$AC = \frac{\pi}{4} \left(\exp \left(a + \frac{b}{Dap} \right) \right)^2 \quad [5]$$

Luego reemplazando [5] y [4] en [2], se obtuvo la función de volumen máximo de copa, que queda conformada de la siguiente manera:

$$Vmc = \frac{\pi}{4} \left(\exp \left(a + \frac{b}{Dap} \right) \right)^2 \exp \left(c + \frac{d}{H} \right) \quad [6]$$

Con la función [6] se obtuvieron los volúmenes máximos de copa los cuales fueron graficados en función de la edad y distintas clases de sitio (Figura 6.3).

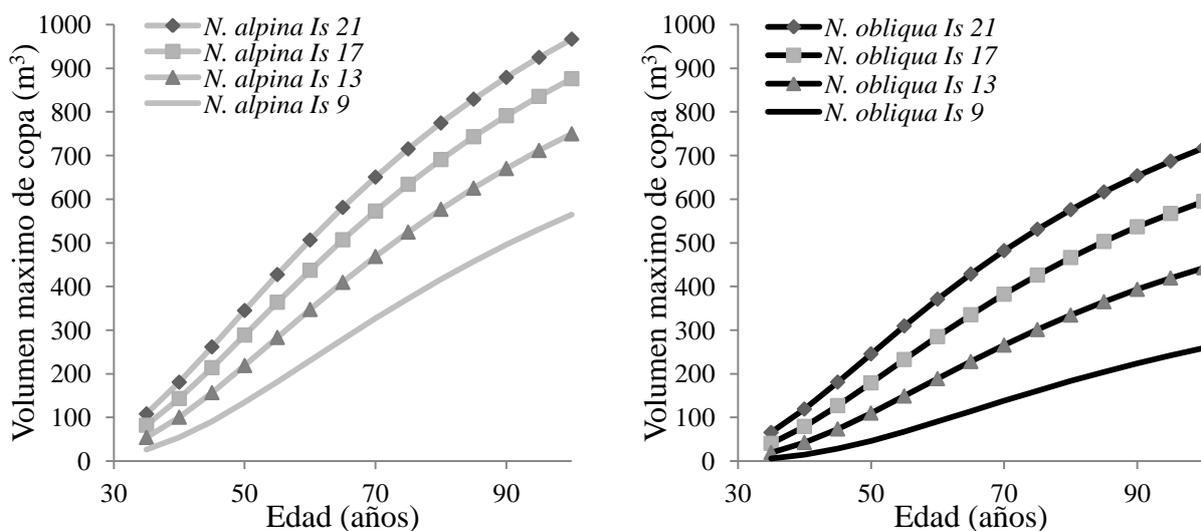


Figura 6.3. Volumen máximo de copa en función de la edad y para distintas clases de sitio de individuos del estrato superior. Izquierda: *N. alpina*. Derecha: *N. obliqua*.

6.4. DISCUSIÓN

Los datos obtenidos de ambas especies cubrieron satisfactoriamente los rangos de las variables estudiadas (Cuadro 6.1). Se encontró una similitud en los datos de ambas especies, en donde las mayores diferencias se observaron en el desvío estándar del DAP de *N. obliqua*, con respecto al de *N. alpina*, producto de un mayor rango de los datos. Además se observaron mayores altura y mayores diámetros en *N. obliqua*. Dentro de las relaciones de interés entre las variables estudiadas las relaciones más fuertes fueron la del DC con el DAP y la del LC con la H, tanto para *N. alpina* como para *N. obliqua*, aunque de distinta manera. La correlación del Dc con el DAP es mayor en *N. alpina* que en *N. obliqua* (Cuadro 6.2) y en la relación del LC con la H la correlación es mayor en el caso de *N. obliqua*, a la inversa de lo sucedido en la relación DC-DAP. En los gráficos de dispersión (Figura 6.1) se observa que en *N. obliqua* la pendiente de la dispersión de los datos entre en LC y el DAP, y entre el LC y el DC tienden a la horizontalidad, caso contrario al de *N. alpina* que se presenta con una pendiente más vertical. La forma de copa de *N. alpina* está más explicada por el DAP, mientras que en la forma de la copa de *N. obliqua* está más influenciada por la altura del árbol. Otra correlación destacable, y citada en la bibliografía para numerables especies (Herrera-Fernández *et al.* 2004, Sumida *et al.* 2013), es la de la altura con el DAP (Cuadro

6.2), siendo superior el coeficiente de Pearson a 0,75 en las dos especies.

El modelo curva-s teniendo en cuenta los estadísticos, la significancia de los parámetros y la significancia biológica, fue apto para obtener las funciones [3] y [4] de ambas especies. Estos modelos pretenden ser utilizados para observar tendencias entre las relaciones de las variables estudiadas y de existir, diferencias entre las especies. A través de la función [3] es posible determinar el diámetro de copa más probable que alcanzan *N. alpina* y *N. obliqua* de acuerdo a una determinada clase de DAP, y esa información podría ser utilizada junto a los diagramas de manejos de densidad (Chauchard *et al.* 1999, Chauchard *et al.* 2001, Schuler *et al.* 2015) o para establecer densidades de plantación en sitios de restauración. Acoplados entre sí, la altura (ver capítulo 2) y el tamaño de la copa (funciones [3] y [4]) juegan un papel fisiológico en la determinación de área foliar total de los rodales, y teniendo en cuenta la producción de madera, el tamaño de la copa y la dinámica largo de la copa asociados tienen un impacto directo en la calidad y cantidad de madera (Garber *et al.* 2008, Russell *et al.* 2014)

Se encontraron diferencias entre las especies. En la representación gráfica del modelo [3] se observó que para un DAP menor a 35 cm *N. alpina* tiende a tener un menor DC que *N. obliqua*, pero a partir de un DAP mayor a 35 cm *N. alpina* tiene un DC mayor que *N. obliqua*, concentrándose las mayores diferencias cuando el DAP es de 90 cm. Por lo tanto, *N. alpina* hace una ocupación mayor del sitio a medida que va incrementando el DAP en comparación con *N. obliqua*. Este resultado puede relacionarse con lo observado por Chauchard *et al.* (1999), avalando que *N. alpina* tiene una línea de inicio de autoraleo inferior a la de *N. obliqua*.

En la representación gráfica del modelo [4] se observaron entre las especies tendencias inversas a las mencionadas en la relación DAP-DC, es decir, que por debajo de 25 m de H el LC es menor en *N. obliqua*, y por encima de dicha altura el LC es mayor al de *N. alpina*, observándose las mayores diferencias en alturas cercanas a 40 m. Esta tendencia es contraria a lo que se esperaría teniendo en cuenta que ambas especies producen un desrame natural, pero que *N. alpina* es más tolerante que *N. obliqua*. Este hecho podría relacionarse con lo mencionado en el párrafo anterior, mientras la estrategia de *N. alpina* es una mayor ocupación horizontal del sitio, la estrategia de *N. obliqua* es una mayor utilización del espacio vertical del sitio. Estas estrategias de ocupación del sitio podrían explicar la existencia de rodales regulares mixtos de *N. alpina* y *N. obliqua* (Pretzsch 2009).

La simulación de los volúmenes máximos de copa indican que la hipótesis de las estrategias que permiten la formación de rodales regulares y mixtos de las especies estudiadas podría darse siempre y cuando los ejemplares de *N. alpina* tiendan a ser más jóvenes que los de *N. obliqua*. De ese modo los volúmenes de copa se equiparan formando rodales regulares mixtos. Por ejemplo, en la mejor calidad de sitio un árbol de 75 años de *N. alpina* tiene el mismo volumen que uno de 95 años de *N. obliqua*. Lo que coincide con lo que mencionan otros autores, con respecto a que luego de un disturbio *N. alpina* se instala más tarde que *N. obliqua* (Sola *et al.* 2015). Salvo cuando *N. alpina* crece bajo dosel en sitios con disturbios menores o sin disturbios comportándose como regeneración avanzada. Esto se debe a que es más tolerante que *N. obliqua*, y explica la presencia de escasos ejemplares más viejos de *N. alpina*.

6.5. CONCLUSIÓN DEL CAPÍTULO

A través del análisis de las variables altura, DAP, diámetro de copa y largo de copa de *N. alpina* y *N. obliqua*, se pudo observar la relación entre las dimensiones de la copa y las variables que habitualmente se toman en los inventarios forestales (DAP y altura), siendo la relación entre DAP y diámetro de copa y la relación entre altura y largo de copa las más correlacionadas. Se utilizó el modelo de curva-s para explicar la variación del diámetro de copa en función del DAP y la variación del largo de copa en función de altura y con los gráficos de los modelos ajustados se observaron las tendencias de las mismas, siendo distintas para cada una de las especies.

CAPÍTULO 7

DISCUSIÓN DE LA TESIS

La política forestal se caracteriza actualmente por un compromiso hacia una gestión sostenible de los ecosistemas forestales, de la preservación de la biodiversidad y de los procesos ecológicos esenciales, encaminado todo ello hacia la conservación y mejora del patrimonio natural (Castillo *et al.* 2003). En ese sentido, el objetivo de la gestión forestal es asegurar la persistencia de los bosques, garantizando de forma continua y sostenible los servicios ecosistémicos que proveen biodiversidad, fijación de carbono, regulación del ciclo hidrológico, hábitat, etc. (Molowny Horas y Espelta 2013). Para llevar adelante dicho objetivo es necesario generar la suficiente información ecológica, biométrica y silvícola, que permita desarrollar/establecer sistemas de predicción y manejo que ayuden a pronosticar el crecimiento y la producción bajo diferentes escenarios silvícolas. Los paisajes forestales son complejos sistemas abiertos con múltiples funciones y el conocimiento de su estructura y dinámica contribuye al manejo sustentable de sus recursos y a la conservación del bosque. Actualmente existe un acuerdo generalizado de que el manejo forestal debe basarse en resultados de investigación validados (Von Gadow *et al.* 2004) y se considera que los resultados de esta tesis responden a las necesidades planteadas por la gestión forestal y favorecen potencialmente a cumplir los objetivos actuales de la misma.

La estructura del estrato arbóreo es un buen indicador de la biodiversidad del sistema y es fácilmente modificable a través de la silvicultura (Corral *et al.* 2005). Por lo tanto, para conservar la biodiversidad, parte de la estrategia es el estudio de la estructura del bosque y los procesos que en ella ocurren, que posibilite entender el rol y el funcionamiento de los ecosistemas, y así comprender la conexión que existe entre los sistemas naturales y aquellos modificados por la silvicultura. De manera, el conocimiento generado en relación a la estructura forestal de los bosques de *N. alpina* y *N. obliqua* haría posible establecer esquemas de manejo equilibrados que contribuyan al desarrollo forestal sustentable de la región (Wilson 1992, Farrera *et al.* 2012).

La clasificación de los sitios de *N. alpina* y *N. obliqua* en el área de estudio podrá realizarse a través de los índices de sitio propuestos en el capítulo 2 y en el capítulo 3, en donde se establecieron relaciones que vinculan el crecimiento y la productividad del bosque

con la calidad del sitio. De acuerdo a las distintas calidades propuestas para clasificar los sitios de las especies en estudio, no se observó a *N. alpina* en la clase de calidad de sitio más pobre, lo cual puede deberse a que su nicho teórico no concuerda totalmente con el de *N. obliqua*, o que son semejantes, pero la competencia entre las especies reduce los sitios en donde puede vivir, es decir, su nicho real. (Pretzsch 2009). Este tema, junto a la determinación de la estabilidad de los bosques mixtos en largos periodos de tiempo debería ser estudiado con mayor profundidad. El carácter de “preliminar” de los modelos altura dominante-edad desarrollados indica la necesidad de ampliar la base de datos para poder confirmar y validar los supuestos planteados.

El segundo índice propuesto (capítulo 3) es una alternativa más práctica al índice de sitio tradicional, el denominado índice diamétrico de sitio (IDS), en el que en lugar de elegir una edad como referencia para clasificar el sitio se utiliza un diámetro promedio de árboles dominantes. Este método está orientado a facilitar al gestor la clasificación rápida a campo de la clase de calidad de sitio de un rodal, sin embargo debe haber concordancia entre ambos métodos. En esta línea de razonamiento, si bien la evaluación del método ha sido satisfactoria cuando se lo comparó con el modelo mixto de índice de sitio, sería conveniente partir de la ampliación de la base de datos de ambas especies, la validación del método del IDS con los modelos de IS de *N. alpina* y el de *N. obliqua*.

Tanto el IS como el IDS son herramientas de gestión indispensables para la futura planificación forestal en el Parque Nacional Lanín, que continua manteniendo una importante actividad forestal. Por otro lado, los modelos de índice de sitio contribuyen a la comprensión de la dinámica de la productividad forestal (McKenney y Pedlar 2003, Pinto *et al.* 2008, Aersten *et al.* 2011, Coops *et al.* 2011).

Otro tema clave en la planificación forestal es determinar la rotación del rodal de acuerdo a las condiciones del sitio y los objetivos económicos, para lo cual también es útil la información que expresa la productividad del bosque bajo diferentes clases de sitio (Angelini *et al.* 2013). Es esperable la condición de que los turnos de corta se alarguen cuando más pobre es la calidad de sitio del rodal, de manera que al estar en condiciones de evaluarla se abre un importante campo de investigación sobre las causas que determinan la calidad de sitio. Ello es el paso necesario para la determinación de la productividad esperada en amplias zonas de esta región por fuera del área de distribución de estas especies, con el fin de promover su plantación, ya sea con fines productivos y/o de conservación.

Además un modelo que permita inferir el crecimiento y la productividad por variables dimensionales podría ser utilizado espacialmente, y ello permitiría su uso en diferentes escalas (Watt *et al.* 2008). Con esta herramienta asociada a fotos aéreas o imágenes satelitales e inventarios forestales, de distintas escalas de acuerdo al interés, se podrán realizar cartografía de la calidad de sitio y por ende de la productividad, de *N. alpina* y *N. obliqua* para con ello planificar el uso del territorio y desarrollar planes de manejo y de conservación. Con este sentido, Esse (2015) propone la integración de las herramientas de teledetección para la estimación de la productividad forestal para áreas remotas, y demostró que este enfoque propuesto para *N. dombeyi* puede ser utilizado en la estimación de la productividad de bosques secundarios en diferentes ecosistemas forestales.

El disponer de una cartografía de calidad de sitio, permitiría relacionar la productividad con variables edafo-climáticas y profundizar acerca de los factores que inciden en el crecimiento de las especies en estudio. Ello sin lugar a dudas generará un conocimiento que, además de promover la conservación en sus áreas naturales, potenciará promover el uso de las especies nativas en plantaciones fuera de su área de distribución.

Los árboles son organismos plásticos (Sultan 2000) que pueden adaptar su morfología y/o dimensiones al sitio en el que crecen para maximizar la adquisición de recursos (Agren *et al.* 2012, Poorter *et al.* 2012). Este fenómeno se ve reflejado en las diferencias entre las curvas de crecimiento en altura dominantes de *N. alpina* y *N. obliqua* para diferentes calidades de sitio (capítulos 2 y 3). En relación a la plasticidad de los árboles, también se puede mencionar las diferencias producto de la competencia en el incremento en diámetro (capítulo 4) entre los estratos superior e inferior, en donde se observa el mayor incremento del estrato superior como resultado de un mayor y mejor uso de los recursos disponibles.

La relación entre el tamaño y el crecimiento observado en *N. alpina* es consistente con la base teórica del modelo empleado de Bertalanffy-Richards para estudiar el incremento en diámetro en distintos estratos arbóreos (Richards 1959). El mismo expresa que el aumento de tamaño proporciona mayor capacidad de captar recursos (por lo tanto un crecimiento más rápido), pero una vez alcanzado un determinado tamaño la captación de recursos se vuelve cada vez más ineficiente, por lo que el ritmo de crecimiento disminuye (Gasparri y Goya 2006). Resultados similares fueron observados por Chauchard y Sbrancia (2003) para *N. obliqua*. Las diferencias en el incremento en diámetro entre el estrato superior e inferior, indica la diferencia de tamaños entre arboles de la misma edad y distinto estrato. Ello

invalidaría la utilización de las clases de tamaños exclusivamente para inferir las clases de edad. La función de Bertalanffy-Richards en su forma derivada no utiliza la edad y es de gran utilidad en los bosques nativos, donde la edad es una variable costosa y difícil de medir. La función de Bertalanffy-Richards tiene la virtud de poseer una base teórica y, por lo tanto, un significado biológico (Richards 1959, Vanclay 1994, Gasparri y Goya 2006). En los ajustes de los modelos fueron representados el estrato superior (dominante y co-dominante) y el estrato intermedio, y no se tuvo en cuenta el estrato inferior o suprimido para ajustar los modelos por considerar que no representa una forma de vida viable en el tiempo, sino un estado transitorio el cual desencadena la muerte del árbol, salvo los casos en los que sea liberado y pierda la condición de suprimido. Por otro lado, el automanejo de estos bosques logra que sean muy poco frecuentes los individuos en condición de suprimidos.

El crecimiento de ambas especies está condicionado por la posición sociológica. Es conocido que los árboles pueden cambiar su condición de copa de un estrato a otro en función de los disturbios y de la dinámica del bosque. Las especies estudiadas definen su posición social y su tendencia al desarrollo en la fase juvenil y pueden mantenerse creciendo en los estratos superiores e intermedios hasta la fase de madurez, pero sería de gran relevancia conocer hasta cuando un individuo de determinada condición social o de competencia responde a la liberación.

Estudiar el crecimiento diamétrico permite conocer la manera y el tiempo en el que los árboles demoran en pasar de una clase de DAP a la siguiente. Esa estimación puede obtenerse con los modelos de crecimiento en diámetro (capítulo 4), y pueden ser utilizadas para establecer el tiempo de rotación junto a los modelos desarrollados para la clasificación de sitios (capítulo 2 y 3), basándose en una decisión biológica que asegure la producción sostenida y permita la organización del bosque en el tiempo y en el espacio (Araujo 1993).

Actualmente se promueve la optimización del manejo forestal a través de un mejor aprovechamiento de los volúmenes de cosecha, pudiendo discriminar y aprovechar los distintos productos maderables que el bosque ofrece. La gestión de los recursos naturales está basada en predicciones, por ejemplo, cuánta madera producirá un bosque o cuánta madera de un determinado producto producirá una especie. Este tipo de interrogantes es el que debe responder el gestor forestal (Blanco 2013). Generalmente la experiencia no puede proporcionar una respuesta, y sin herramientas de predicción confiables el gestor no puede asegurar que esté manejando los recursos de forma sostenible. El crecimiento en DAP y en

altura dominante es información fundamental para conocer la dinámica y estructura de los bosques, pero además es necesario desarrollar herramientas que lo integren y permitan estimar en forma segura el volumen del árbol o del rodal usando variables de fácil medición. El crecimiento en volumen se explica principalmente por dos componentes: la altura y el diámetro (West 2009). La clasificación del sitio y la definición de los patrones de crecimiento de la altura dominante (capítulos 2 y 3) junto a los patrones de crecimiento en diámetro (capítulo 4 para *N. alpina*, y en Chauchard y Sbrancia (2003) para *N. obliqua*) y los modelos de perfil de fuste desarrollados (capítulo 5) permiten predecir parte del volumen de los bosques de *N. alpina* y *N. obliqua*, completando junto a los modelos desarrollados por Chauchard *et al.* (2005) las herramientas para estimar las existencias volumétricas. De esta manera puede determinarse como afecta la estructura forestal la productividad en cada clase de calidad de sitio.

El manejo forestal requiere de herramientas para la planificación, como pueden ser los sistemas de procesamiento de inventarios y de proyección del rendimiento (López *et al.* 2015). La estimación del volumen del fuste debe realizarse en la forma más precisa que sea posible, dado que es la parte del árbol de mayor valor económico (Menéndez-Miguélez *et al.* 2014). Si se desconoce esa información es posible realizar una sobreexplotación, en vías de hacer rentable la actividad, que conduzca a un deterioro del bosque, con un impacto directo en su biodiversidad y en los bienes y servicios ecosistémico que brinda. A veces no es suficiente conocer el volumen total del árbol, sino que es necesario conocer también la manera que el mismo se distribuye en el árbol, determinando distintos subproductos (Heidarsson y Pukkala 2011, López *et al.* 2015). Es por eso que se desarrollaron los modelos de perfil de fuste de *N. alpina* y *N. obliqua*, y a partir de estos los modelos que permiten estimar el volumen del fuste usando variables de fácil medición en el campo como el DAP y la altura total. Los estudios del perfil de fuste realizados permiten realizar un manejo más eficiente a partir de variables dasométricas, y son herramientas de gestión, pero que desde el punto de vista biológico, permiten entender el modo en que estas especies crecen y asignan su biomasa de acuerdo a su altura y su diámetro a la altura del pecho. Los modelos desarrollados en esta tesis asisten a mantener la riqueza estructural del bosque, dado que permiten estimar la producción del bosque y en base a ello determinar cuánto es posible sacar del mismo, para que la extracción no supere el crecimiento. Los modelos de crecimiento junto a los inventarios forestales permiten estimar la capacidad de producción del bosque (Gasparri y Goya 2006) y representan la experiencia promedio de cómo los árboles crecen y compiten, y

por ende, de cómo las estructuras de los bosques se van modificando (Chauchard *et al.* 2013). Como recomendación se sugiere en futuros modelos incorporar en los estudios de perfil de fuste la altura de inicio de copa como variable, y agregar en la base de datos el volumen total de ramas para vincularlos a través de funciones de razón al volumen de fuste.

La estructura forestal está directamente relacionada a las dimensiones de la copa que los árboles desarrollan en función de sus capacidades de crecimiento y a las condiciones del sitio en donde pueden llevarlo a cabo. El desarrollo del árbol está acompañado por cambios en sus características externas y por el incremento de sus magnitudes. La forma en que ocupan el espacio las copas es relevante para muchas aplicaciones, y la forma más sencilla de describir la copa de un árbol es a través del diámetro de copa y el largo de copa (Freeman *et al.* 2015). El tamaño que alcanza el diámetro de la copa del árbol refleja los períodos de crecimiento, las condiciones ambientales, la salud del árbol y etapas de crecimiento y sobre todo la competencia con otros árboles (Filipiak 2005, Yen *et al.* 2006, Weiskittel *et al.* 2007). Por otro lado, el largo de la copa está directamente relacionado con la altura del árbol, la competencia por los recursos principalmente luz. En condiciones de competencia estas especies tienen la virtud de poseer desrame natural que permite ofrecer fustes limpios a la madurez. Por lo tanto, el tamaño de las copas es ampliamente utilizado para analizar cómo la competencia y el estrés ambiental influyen su desarrollo (Yen *et al.* 2013, Yen *et al.* 2006). El diámetro de la copa, el largo de la copa y sus relaciones con las dimensiones del fuste fue estudiado en el capítulo 6, vinculando el tamaño de la copa con las dimensiones de los árboles en distintas calidades de sitio, logrando determinar la forma en que se desarrollan espacialmente las copas de árboles dominantes y codominantes de *N. alpina* y *N. obliqua* en gradientes de edad y calidad de sitio.

Con el aumento de tamaño del árbol, especialmente con el aumento del tamaño de la copa, se incrementa el área que ocupa, y su capacidad de crecimiento aumenta progresivamente limitando los recursos disponibles. La competencia entre los árboles es un proceso ecológico fundamental que juega un papel importante en la dinámica de la población, la supervivencia, el crecimiento y reemplazo de especies (Peet *et al.* 1987). A partir del modelo de diámetro de copa en función del DAP de los árboles dominantes, es posible estimar el grado de competencia que ha sufrido un árbol intermedio u oprimido, dado que estos reducirán el tamaño de sus copas modificando la relación entre las variables estudiadas. Este tema debería ser profundizado en futuras investigaciones, con el fin de determinar la forma en que actúa el componente modificador que reduce las tasas de crecimiento de los

árboles que se encuentran en posiciones desfavorables en el bosque, con respecto a los árboles dominantes y co-dominantes (Hann y Ritchie 1988). La cobertura de las copas de los árboles en un área determinada es una característica fundamental de su estructura, tanto en los paisajes forestales como en los no forestales (Freeman *et al.* 2015), la cual puede ser estimada a partir de las funciones construidas en el capítulo 6 junto a los datos que comúnmente se toman en los inventarios forestales. Otra utilidad posible de la función que relaciona el DAP con el diámetro de la copa es, para junto a la utilización de imágenes aéreas, poder determinar la distribución de diámetros de un determinado rodal (Husch *et al.* 1982, Avery y Burkhart 1983).

N. alpina y *N. obliqua* son consideradas en la región andino-patagónica como potenciales especies alternativas tanto para plantaciones que usualmente emplean especies exóticas, como para la diversificación de monocultivos de exóticas y con ello promover la producción de madera de calidad, dado su alto valor maderero y de conservación (Gallo 2013). Las principales razones de la implantación de especies exóticas se basan en el rápido crecimiento y su silvicultura simple, existiendo un preconceito generalizado de que las especies nativas poseen muy bajo crecimiento y que son muy difíciles de manejar bajo un esquema silvícola convencional (Martínez Pastur *et al.* 2001). Los preconceitos solo pueden contrarrestarse a través de conocimiento científico relacionado a la forma en que crecen las especies nativas, a los patrones de crecimiento. Los modelos desarrollados aportan conocimiento fundamental acerca de sus patrones de crecimiento que permiten evaluar su potencialidad de uso. Estos modelos construidos, junto con otros ensayos de plantación (p. e. Davel *et al.* 2002, Gallo *et al.* 2006, Mondino y Tejera 2006, Gallo 2013) permiten comparar los crecimientos de *N. alpina* y *N. obliqua* con otras especies nativas y exóticas para evaluar la posibilidad de su implantación y posibilitar su conservación ex-situ.

Actualmente, y desde ya hace algunas décadas, se estudia la relación genética entre *N. alpina* y *N. obliqua*. En dichos estudios, entre los resultados obtenidos, se destaca el hecho de la existencia de híbridos entre ambas especies (Donoso *et al.* 1990, Gallo *et al.* 1997, Gallo *et al.* 2000). De acuerdo al grado de hibridación de los individuos, en futuros trabajos sería recomendable segmentar la base de datos en árboles puros de cada una de las especies y en híbridos, para poder contrastar los resultados de similitud entre ambas especies teniendo en cuenta la existencia de árboles que genéticamente responden tanto a *N. alpina* como a *N. obliqua*. Además sería interesante desarrollar nuevas líneas de investigación que permitan responder acerca de las diferencias o similitudes en el crecimiento y producción de los

árboles originados por semilla o por rebrote. En la presente tesis se ha pretendido dejar fuera de la base de datos aquellos árboles presumiblemente originados por rebrote, pero la metodología para diferenciar certeramente si el origen de un determinado árbol es por semilla o rebrote no existe. Por lo tanto, teniendo en cuenta la existencia de híbridos y de dos orígenes distintos de regeneración (semilla y rebrote), queda el interrogante de cuál es el impacto de estos factores en los modelos desarrollados y en las conclusiones finales.

El fin del desarrollo de los modelos en esta tesis fue establecer en base a un sistema de ecuaciones, la evolución a lo largo del tiempo y diferentes calidades de sitio de una o más variables de los árboles (dendrométricas) (Diéguez-Aranda *et al.* 2009) con el fin de definir la estructura forestal vinculándola con el crecimiento y el rendimiento. Las variables fueron elegidas con el fin de proporcionar herramientas de manejo a los técnicos del Parque Nacional Lanín de acuerdo a los datos que comúnmente toman en los inventarios. Los modelos de crecimiento y producción pueden consistir en una única ecuación o en una serie de submodelos interrelacionados, que unidos forman un sistema de simulación (Peng 2000). Los modelos construidos pueden vincularse a través de sus variables para definir la estructura forestal y aportar conocimientos para desarrollar una silvicultura y una ordenación adecuada a los bosques nativos. Los modelos son estáticos, menos exactos que los dinámicos, pero representan el primer paso para estudiar el crecimiento y el desarrollo de una especie cuando no hay información disponible, lo que les da más valor.

A través de la presente tesis se ha logrado contribuir científicamente en el conocimiento biológico de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*, especies de alto valor ecológico y económico, pero de las cuales se carecía de la información básica completa para su mejor manejo y aprovechamiento. Se han determinado los patrones de crecimiento de ambas especies y se ha logrado modelizarlos. La ventaja de las funciones presentadas es que son simples, prácticas y fáciles de usar a partir de pocos datos, cumpliendo con el principio de parsimonia (Vanclay 1994). La información obtenida con los modelos se traduce en nuevos conocimientos sobre los bosques puros y mixtos de *Nothofagus* que pueden ser aplicados en los planes de manejo, conservación y restauración. Además es conocimiento base necesario en vías de poder conservar las especies fuera de las áreas de distribución en la Patagonia Argentina.

CAPÍTULO 8

CONCLUSIONES DE LA TESIS

A partir de los resultados de la presente tesis se pudo determinar que existen diferencias en la estructura forestal de los bosques puros y mixtos de *Nothofagus obliqua* y *N. alpina* a lo largo de gradientes de edad y calidad de sitio, pero con sensibles semejanzas entre las variables dimensionales inter-específicas.

La calidad del sitio influye sobre el crecimiento en altura dominante, el diámetro promedio y la producción del bosque.

El crecimiento en altura dominante de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* dentro de las edades de estudio y a través de las distintas calidades de sitio se corresponde con un patrón anamórfico. Se descarta la hipótesis de asíntota común en distintas calidades de sitio, explicando la variación entre las distintas asíntotas las diferencias entre los sitios.

Las diferencias entre los patrones de crecimiento en altura de ambas especies en gradientes de edad y calidad de sitio son lo suficientemente escasas como para poder recomendar la utilización del modelo de crecimiento en altura dominante común a ambas especies según los objetivos de su aplicación.

Se recomienda la utilización del diámetro promedio de referencia para la construcción del sistema de curvas de índice de sitio en lugar de la edad, el cual mostró buenas aptitudes en los bosques de *Nothofagus obliqua* y *N. alpina* al seguir la metodología propuesta en la presente tesis. El modelo de índice diamétrico propuesto es otra herramienta fundamental para entender el crecimiento de las especies en estudio en gradientes de calidad de sitio.

Dado que ya se contaba en la bibliografía con modelos para *Nothofagus obliqua*, en la presente tesis se abordó la construcción de modelos de crecimiento y rendimiento compatibles para *N. alpina*. Se rechaza la hipótesis de asíntota común en el crecimiento en diámetro de árboles de *N. alpina* de distintos estratos sociales, al igual que había sido determinado para *N. obliqua*. Los patrones de crecimiento en diámetro de las especies en estudio son diferentes.

Los perfiles del fuste de ambas especies, si bien presentan pequeñas diferencias, son

nuevos indicadores de la similitud en el crecimiento y desarrollo de las especies. A partir de las funciones de perfil de fuste se obtuvieron las primeras funciones de volumen para el área de estudio, con las cuales puede estimarse el volumen comprendido entre distintas alturas y entre distintos diámetros comerciales. Además se obtuvo un modelo para predecir la altura a la que un árbol de *Nothofagus alpina* o *N. obliqua* alcanza un diámetro determinado.

Se establecieron relaciones entre las variables altura, DAP, diámetro de copa y largo de copa de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*. Las más correlacionadas son las relaciones entre las que entre el DAP y diámetro de copa y la relación entre la altura y el largo de copa. Las relaciones estudiadas son distintas para cada una de las especies, y podrían explicar la forma en la que las mismas hacen la ocupación del sitio y dan lugar a la formación de rodales regulares mixtos de *N. alpina* y *N. obliqua*.

La dinámica y la estructura forestal de los bosques de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* es afectada por las distintas clases de copa. Las dimensiones de las copas influyen sobre la productividad y el crecimiento de los individuos que componen el rodal.

Se interpretaron a lo largo de la tesis los patrones de crecimiento de ambas especies y fueron modelados.

CAPÍTULO 9

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Aaron RW. 2003. Alterations in Douglas-fir crown structure, morphology, and Dynamics imposed by the Swiss needle cast disease in the Oregon Coast Range. A Thesis submitted to Oregon State University in partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science. 405 p.
- Aertsen W, V Kint, B Muys, JV Orshoven. 2011. Effects of scale and scaling in predictive modelling of forest site productivity. *Environ Model Softw* 31:19-27.
- Agren GI, JAM Wetterstedt, MFK Billberger. 2012. Nutrient limitation on terrestrial plant growth—modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytol* 194:953–960.
- Aguilera L, A Fehlandt. 1981. Desarrollo inicial de *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Bl. bajo tres grados de sombra. Tesis de grado. Universidad Austral de Chile.
- Alder D. 1980. Estimación del volumen forestal y predicción del rendimiento. Con referencia especial a los trópicos. Vol 2. Predicción del rendimiento. Roma. Estudio FAO: Montes 22/2.
- Andrade VCL. 2014. Modelos de taper do tipo expoente-forma para descrever o perfil do fuste de árvores. *Pesquisa Florestal Brasileira, Pesq. flor. bras.*, Colombo, v. 34, n. 80, p. 271-283.
- Angelini A, W Mattioli, P Merlini, P Corona, L Portoghesi. 2013. Empirical modelling of chestnut coppice yield for Cimini and Vicani mountains (Central Italy). *Annals of Silvicultural Research*, 37(1), 7-12.
- Araujo PA. 1993. Idade relativa como subsídio á determinação de ciclo de corte no manejo sustentável de povoamentos florestais nativos. Tesis de M. Sc. Universidad Federal de Viçosa, Viçosa. Brasil. 119 p.
- Assman E. 1970. The principles of forest yield study. Translated by Sabine H. Gardiner. The

Pergamon Press. New York. 506.

Attis Beltrán H, LM Chauchard, G Martínez Pastur. 2015. Curvas preliminares de índice de sitio para bosques puros y mixtos de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua* en la Patagonia Argentina. BOSQUE 36(2): 275-285. DOI: 10.4067/S0717-92002015000200013

Avery T, H Burkhardt. 1983. Forest measurements. McGraw-Hill, New York.

Avsar MD, V Ayyildiz. 2005. The relationships between diameter at breast height, tree height and crown diameter in Lebanon cedars (*Cedrus libani* A. Rich.) of the Yavsan Mountain, Kahramanmaras, Turkey. Pak. J. Biol. Sci., 8(9), 1228–1232.

Avsar MD. 2004. The relationships between diameter at breast height, tree height and crown diameter in Calabrian pines (*Pinus brutia* Ten.) of Baskonus Mountain, Kahramanmaras, Turkey. J. Biol. Sci., 4, 437–440.

Azpilicueta M M, P Marchelli, LA Gallo. 2009. The effects of Quaternary glaciations in Patagonia as evidenced by chloroplast DNA phylogeography of Southern beech *Nothofagus obliqua*. Tree Genet. Genomes 5: 561–571.

Bakuzis EV. 1969. Forestry viewed in an ecosystem perspective. In: Van Dyne, G.M. (Ed.), The ecosystem concept in natural resource management. Academic Press, New York, pp. 189-258.

Bechtold WA. 2003. Crown-diameter predictions models for 87 species of stand-grown trees in the Eastern United States. South J Appl For 27(4), 269-278.

Benítez JY, M Rivero, A Vidal, J Rodríguez, RC Álvarez. 2003. Estimación del diámetro de copa a partir del diámetro normal (d1,3) en plantaciones de *Casuarina equisetifolia* Forst. Invest Agrar: Sist Recur For 12(2), 37-41.

Bennett FA, BF Swindel. 1972. Taper curves for planted slash pine. USDA Forest Service Res. Note 179, p 4

Berg E, F Kuhlmann. 1993. Systemanalyse und Simulation für Agrarwissenschaftler und Biologen: Methoden und PASCAL-Programme zur Modellierung dynamischer Systeme; 13 Tabellen. Ulmer.

- Bi H. 2000. Trigonometric variable-form taper equations for Australian Eucalypts. *For Sci* 46(3):397–409.
- Biging GS, Dobbertin M. 1995. Evaluation of competition indices in individual tree growth models. *Forest Science*, Vol. 41, No. 2, pp. 360–377.
- Binkley D, O Campoe, M Gspaltl, D Forrester. 2013. Light absorption and use efficiency in forests: Why patterns differ for trees and stands. *Forest Ecology and Management* 288, 5-13.
- Blanco JA. 2013. Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales. *Omnia Sciense*, monographs. 215 p. DOI: <http://dx.doi.org/10.3926/oms.60>
- Bragg DC. 2001. A local basal area adjustment for crown width prediction. *North J Appl For* 18, 22-28.
- Burkhardt H, T Gregoire. 1994. Forest Biometrics. *Handbook of Statistics*, Vol. 12, Fourth Edition Mac Graw Hill. 619 p.
- Burkhardt H. 2003. Suggestions for Choosing an Appropriate Level for Modelling Forest Stands. En: Amaro, A., Reed, D., Soares, P. (Eds.), *Modelling Forest Systems*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 3–10.
- Carrero O, M Jerez , R Macchiavelli , G Orlandoni , J Stock . 2008. Ajuste de curvas de índice de sitio mediante modelos mixtos para plantaciones de *Eucalyptus urophylla* en Venezuela. *Interciencia* 33(4): 265-272.
- Castillo FJ, JB Imbert, JA Blanco, C Traver, F Puertas. 2003. Gestión forestal sostenible de masas de pino silvestre en el Pirineo Navarro. *Ecosistemas* 2003/3 (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/033/investigacion3.htm>)
- Cellini JM, G Martínez Pastur, E Wabö, MV Lencinas. 2002 Modelos de perfil de tronco en *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser y su utilización en el cálculo del volumen total. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* Vol. 11 (2).
- Cellini JM, M Galarza, SL Burns, G Martínez Pastur, MV Lencinas. 2012. Equations of bark thickness and volume profiles at different heights with easy-measurement variables. *Forest Systems* 21(1): 23-30.

- Chauchard L, E Andenmatten, F Letourneau. 2013. Modelización del crecimiento y la producción de los rodales a través de Índices de Densidad. En J.A Blanco (Ed.) Aplicaciones e modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales. Barcelona: OmniaSciense. pp. 109-124.
- Chauchard L, J Bava, S Castañeda, P Laclau, G Loguercio, P Pantaenius, V Rusch. 2012. Manual para las buenas prácticas forestales en bosques nativos de norpatagonia. Buenos Aires: Unidad para el Cambio Rural, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. 122 p.
- Chauchard L, L Maresca, M González Peñalba. 2001. Método para evaluar el estado regenerativo de un rodal y su aplicación al manejo del bosque mixto de *Nothofagus*. Quebracho 9: 29-42.
- Chauchard L, M González Peñalba, A Lara. 2005. Familias de volumen individual para *Nothofagus nervosa*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*. 3º Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Corrientes.
- Chauchard L, M Gonzalez Peñalba, L Maresca, A Rabino, R Sbrancia. 1996. Informe Final Proyecto Dinámica y manejo de bosque de *Nothofagus*. San Martín de los Andes. UNC-INTA-APN. Inédito. 93 p.
- Chauchard L, R Sbrancia, A Rabino, M González Peñalba, L Maresca. 2001. Modelos de crecimiento diamétrico para *Nothofagus dombeyi*. Bosque 22(2): 53-68.
- Chauchard L, R Sbrancia, M González Peñalba, L Maresca, A Rabino, M Mazzuchelli. 2001. Aplicación de las leyes fundamentales de la densidad de bosques de *Nothofagus*: Línea de inicio de competencia y diagramas de manejo de la densidad. *Bosque* 22(1): 3-10.
- Chauchard L, R Sbrancia, M González Peñalba, L Maresca, A Rabino. 1999. Aplicación de leyes fundamentales de la densidad a bosques de *Nothofagus*: I. Regla de los $-3/2$ o ley del autorraleo. *Bosque* 20(2): 79-94.
- Chauchard L, R Sbrancia. 2003. Modelos de crecimiento diamétrico para *Nothofagus obliqua*. *Bosque* 24(3): 3-16.
- Chauchard L. 1991. Modelos de crecimiento individual del raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst). *Actas VI Jornadas Técnicas: Inventario, modelos de producción y*

- crecimiento forestales. Eldorado, Misiones: 246-276.
- Chauchard L. 2001. Crecimiento y producción de repoblaciones de *Pinus radiata* D. Don en el territorio histórico de Gipuzkoa (País Vasco). Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco. 173 p. Departamento de Agricultura y Pesca N° 40.
- Chen Dong, C Wang, B Wu, Y Guo, Y Han. 2015. Study on crown profile models for Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) in Fujian Province and its visualization simulation, Scandinavian Journal of Forest Research, DOI: 10.1080/02827581.2015.1081982
- Cieszewski CJ, M Harrison, SW Martin. 2000. Practical methods for estimating non-biased parameters in self-referencing growth and yield models. University of Georgia, PMRC-TR 2000-7.
- Clutter JL, J Forston, L Pienaar, G Brister, R Bailey. 1983. Timber Management: A quantitative approach. New York. John Wiley & Sons. 333 p.
- Clutter JL. 1980. Development of taper functions from variable-top merchantable volume equations. For. Sci. 26, 117-120.
- Coops NC, R Gaulton, RH Waring. 2011. Mapping site indices for five Pacific Northwest conifers using a physiologically based model. Appl Veg Sci 14:268–276.
- Cornelius J. 1994. The effectiveness of plus-tree selection for yield. Forest Ecology and Management (67):23- 34.
- Corral-Rivas J, O Aguirre, J Jiménez, S Corral. 2005. Un análisis del efecto del aprovechamiento forestal sobre la diversidad estructural en el Bosque Mesófilo de Montaña “El Cielo”, Tamaulipas, México. Investigaciones Agrarias. Sistemas de Recursos Forestales 14(2):217-228
- Crecente Campo, F. 2008. Modelo de crecimiento de árbol individual para *Pinus radiata* D. Don en Galicia. Univ. Santiago de Compostela. 133 p.
- Crecente-Campo F, P Soares, M Tomé, U Diéguez-Aranda. 2010. Modelling annual individual-tree growth and mortality of Scots pine with data obtained at irregular measurement intervals and containing missing observations. Forest, Ecology and Management, 260: 1695–1974.

- Crechi E, A Keller, H Fassola. 2009. Desarrollo de una ecuación de forma para la estimación de diámetros - volúmenes a diferentes alturas en *Grevillea robusta* A. cultivado en Misiones, Argentina. XIII World Forestry Congress Buenos Aires, Argentina, 18 – 23 octubre.
- Daniel PW, UE Helms, FS Baker. 1982. Principios de Silvicultura. Ed. McGraw-Hill. pp.: 492.
- Davel M, F Urretavizcaya, L Contardi, G De María, L Lugano, V Mondino. 2002. Establecimiento de plantaciones de raulí y roble pellín en Chubut y Río Negro. *Patagonia Forestal* IX (2), 9-12.
- Davel M, F Urretavizcaya, L Lugano. 2001. Forestación con especies nativas. Establecimiento y evaluación de plantaciones de especies nativas de madera de calidad en el Noroeste de la provincia del Chubut. *Patagonia Forestal*. 7 (1), 11.
- Del Moral R. 1978. Biogeographic patterns in the southern beeches (*Nothofagus*). *UW Arboretum Bulletin* 41 (1): 2–6.
- Demaerschalk J .1972. Converting volume equations to compatible taper equations. *For Sci* 18(3):241–245.
- Dezzotti A, R Sbrancia. 2006. Patrón espacial de la regeneración de un rodal mixto de *Nothofagus* en claros artificiales del dosel. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 106 (1).
- Dezzotti A. 2008. Acumulación y asignación de biomasa en renovales de tres especies de *Nothofagus* en los extremos de un gradiente de luz en claros de un bosque subantártico. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 2008 17(1), 18-30 ISSN: 1131-7965.
- Diéguez A, M Barrio, F Castedo, A Ruíz, M Alvaréz, J alvaréz, A Rojo. 2003. *Dendrometría*. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid. 327 p.
- Donoso C, A Lara. 1995. Utilización de los bosques nativos en Chile: pasado, presente y futuro. En Armesto J, C Villagrán, M Arroyo eds. *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. p. 363-387.
- Donoso C, J Morales, M Romero. 1990. Hibridación natural entre roble (*Nothofagus obliqua*)

- (Mirb) Oerst. y raulí (*N. alpina*) (Poepp. & Endl.) Oerst, en bosques del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 49-60.
- Donoso C. 1981. Tipos Forestales de los Bosques Nativos de Chile. Investigación y Desarrollo Forestal, Documento de Trabajo N° 38. 69 p.
- Donoso C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina: variación, estructura y dinámica. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 455 pp.
- Donoso P, C Donoso, P Marchelli, L Gallo, B Escobar. 2006. *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et Mil. En: Donoso C. 2006. (Editor). Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Ediciones Marisa Cuneo. 678 pp.
- Donoso P, C Donoso, V Sandoval. 1993. Proposición de zonas de crecimiento de renovales de roble (*Nothofagus obliqua*) y raulí (*Nothofagus alpina*) en su rango de distribución natural. *Bosque* 14(2): 37-55.
- Donoso P, D Soto. 2010. Plantaciones con especies nativas en el centro-sur de Chile: experiencias, desafíos y oportunidades. *Revista Bosque Nativo* 47:10-17.
- Draper N, H Smith. 1981. Applied regression analysis. New York. John Wiley & Sons. 673 p.
- Erviti JJ. 1991. Desarrollo de modelos de crecimiento y producción de las masas forestales de *Pinus halepensis* Mill. En España. Tesis Doctoral. ETSIM-UPM Madrid, 319 pp.
- Esse C, PJ Donoso, V Gerding, C Navarro, F Encina-Montoya. 2014. Modelling dominant height and site index in different edaphoclimatic zones of *Nothofagus dombeyi* secondary forest in the Andes of south-central Chile. *Southern Forests* (3): 1-8.
- Esse C. 2015. Estimación del índice de sitio en rodales de *Nothofagus dombeyi* a través de herramientas de teledetección espacial. *Sustainability, Agri, Food and Environmental Research* 2(1): 53-63
- Esse CR, CO Navarro, JC Pinares. 2007. Curvas de índice de sitio para *Nothofagus dombeyi* en la zona preandina, provincia de Cautín, IX Región, Chile. *Bosque* 28(2): 142-151.
- Farrera MAP, LH Sandoval, AL Cruz, JAE Jiménez, SL Mendoza, GZ Cruz, HG Domínguez. 2012. Estructura, densidad poblacional y relaciones alométricas de

- Beaucarnea goldmanii* Rose y *Beaucarnea sanctomariana* L. Hern. (Asparagaceae) en Chiapas y Oaxaca, México. *Lacandonia*, 6(2): 7-17.
- Filipiak M. 2005. Changes of *Abies alba* crown state and stand quality class in the Sudety Mountains. *Dendrobiology* 54: 11–17.
- Forrester DI. 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest Ecology and management*. 312 (2014) 282–292.
- Franklin JF, TA Spies. 1991. Composition, function, and structure of old-growth Douglas-fir forests. *Wildlife and Vegetation of Unmanaged Douglas-fir Forests*. USDA Forest Service General Technical Report PNW-GTR-285, 71–80.
- Freeman EA, G Moisen, JW Coulston, B Wilson. 2015. Random Forests and Stochastic Gradient Boosting for Predicting Tree Canopy Cover: Comparing Tuning Processes and Model Performance. *Canadian Journal of Forest Research*, (ja). doi: 10.1139/cjfr-2014-0562.
- Frugoni MC, A Rabino, L Chauchard. 2005. La distribución de los bosques de *Nothofagus* y su relación con los factores de sitio en una sub-cuenca de la Patagonia Andina. *Acta del tercer Congreso Forestal Argentino y latinoamericano (ID 145)*: 89-90. Corrientes. Argentina. ISSN 0329-1103.
- Fucaraccio F, G Staffieri, E Wäbo. 1999. Desarrollo y uso de ecuaciones de volumen y tablas de volumen en la República Argentina. *Informe Técnico UNLP*. 26 p.
- Gallo L, A Verga A, L Fornés. 2006. Proyecto Integrado: Domesticación de especies forestales nativas. Programa Nacional – FORESTALES. INTA. 17 pp.
- Gallo L, P Marchelli, A Breitembücher. 1997. Morphological and allozymic evidence of natural hybridization between two southern beeches (*Nothofagus* spp.) and its relation to heterozygosity and height growth. *Forest Genetics* 4 (1): 13-21
- Gallo L, P Marchelli, P Crego. 2000. Dinámica de hibridación interespecífica entre Raulí y Roble Pellín. *Domesticación y Mejora Genética de raulí y roble*, 181-196.
- Gallo L. 2013. Domesticación y mejora de especies forestales nativas para la incertidumbre climática. *Revista de Producción Forestal* 7 (ISSN 1853-8096), 39-42.

- Garber SM, RA Monserud, DA Maguire. 2008. Crown recession patterns in three conifer species of the Northern Rocky Mountains. *For Sci* 54:633–646
- García Cruzatty LC. 2014. Biología de la reproducción de *Nothofagus alpina* (p. et e.) oerst. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Universidad Austral de Chile. 104 p.
- García O. 1983. A stochastic differential equation model for the height growth of forest stands. *Biometrics* 39:1059-1072.
- García O. 1988. Growth modelling - A (re)view. *New Zealand Forestry* 33 (3): 14-17.
- García O. 2003. Dimensionality reduction in growth models: an example. *Forest biometry, Modelling and Information Sciences* 1, 1–15.
- Gasparri N, JF Goya. 2006. Ecología y producción de cedro (género *Cedrela*) en las Yungas australes. Pacheco S. y A. Brown (Eds.). *LIEY-Pro Yungas*. Argentina. pp. 105-116.
- Gezan SA, A Ortega, E Andenmatten. 2007. Diagramas de manejo de densidad para renovales de roble, raulí y coigüe en Chile. *Bosque (Valdivia)*, 28(2), 97-105.
- Gezan SA, PC Moreno, A Ortega. 2009. Modelos fustales para renovales de roble, raulí y coigüe en Chile. *Bosque* 30(2): 61-69.
- Grant ML, EJ Clement. 2004. Clarification of the name *Nothofagus alpina* and a new epithet for *Nothofagus* hybrid. *Bot. J. Linn. Soc.* 146: 447-451.
- Gregoire T. 1993. Estimation of forest growth from successive surveys. *Forest Ecology and Management* 56: 267-278.
- Gregoire TG 2004. Statistical methodology in forestry. *Modern Biometry - Encyclopedia of Life Support Systems*, UNESCO Publishing-EOLSS Publishers, Paris. 230 p.
- Gregoire TG, HT Valentine, GM Furnival. 1986. Estimation of bole volume by importance sampling. *Canadian Journal of Forest Research*, 16(3), 554-557.
- Grosee H. 1988. Crecimiento de plantaciones de raulí y roble bajo dosel en dependencia del grado de luminosidad y fertilización. *Ciencia e Investigación Forestal* 2, 13-30.
- Grosse H. 1988b. Desarrollo de plantas de los géneros *Fagus* y *Nothofagus* en función de la

- luminosidad: Revisión bibliográfica. *Ciencia e Investigación Forestal* 3(2), 114-120.
- Hann DW, MW Ritchie. 1988. Height growth-rate of Douglas-fir: a comparison of model forms. *For Sci* 34:165–175
- Hann DW. 1997. Equations for predicting the largest crown width of stand-grown trees in western Oregon. Forest Research Laboratory. Oregon State University. Corvallis, Oreg. Res. Contribution 17.
- Hari P. 1996. Idealization and concretization in construction of models applied to forest growth. *The Science of the Total Environment*, 183: 179–185.
- Hasenauer H, R Monserud, TG Gregoire. 2000. The simultaneous nature of tree growth models. En: *Quantifying Spatial Uncertainty in Natural Resource*. (H.T. Mowrer y R.G. Congalton, eds.) Ann Arbor Press. p: 171-181.
- Heenan PB, RD Smitsen. 2013. Revised circumscription of Nothofagus and recognition of the segregate genera *Fuscospora*, *Lophozonia*, and *Trisyngyne* (Nothofagaceae). *Phytotaxa*, 146(1), 1-31.
- Heidarsson, L. y T. Pukkala. 2011. Taper functions for lodgepole pine (*Pinus contorta*) and siberian larch (*Larix sibirica*) in Iceland. *Icelandic Agricultural Sciences* 24:3-11
- Hemery GE, PS Savill, SN Pryor. 2005. Applications of the crown diameter–stem diameter relationship for different species of broadleaved trees. *Forest Ecology and Management* 215 (2005) 285–294.
- Herrera-Fernández B, JJ Campos, C Kleinn. 2004. Site productivity using height-diameter relationships in Costa Rican secondary forests. *Invest Agrar: Sist Recur For* (2004) 13 (2), 295-303.
- Huang S, SJ Titus. 1993. An index of site productivity for uneven-aged or mixed-species stands. *Canadian Journal of Forest Research*. 23, 558-562.
- Husch B, C Miller, T Beers. 1982. *Forest Mensuration*. 3rd Ed, Wiley, New York, 402 p.
- Huth A, T Ditzer. 2000. Simulation of the growth of a lowland Dipterocarp rain forest with FORMIX3. *Ecological Modelling* 134: 1-25.
- Imaña J, O Encinas. 2008. *Epidometria Forestal*. Universidad de Brasilia, Departamento de

- Engenharia Florestal. Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias Forestales. Brasilia, Mérida. 66 p.
- Ishii HT, SI Tanabe, T Hiura. 2004. Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *For. Sci.* 50 (3), 342–355.
- Ivancich H, G Martínez Pastur, PL Peri. 2011. Modelos forzados y no forzados para el cálculo del índice de sitio en bosques de *Nothofagus antarctica* en Patagonia Sur. *Bosque* vol.32, no.2, p: 135-145.
- Ivancich H, Martínez Pastur G, Lencinas MV, Cellini JM, Peri P. 2014 Proposals for *Nothofagus antarctica* diameter growth estimation: simple vs. global models. *Journal of Forest Science*, 60, 2014 (8): 307–317.
- Junior MY, N Nakajima, JE Arce, SA Machado, JP Druszcz, RT Hosokawa, AA de Mello. 2012. Funções de afilamento para plantios desbastados de *Pinus taeda*. *Floresta*, 42(1), 169-176.
- Klepac D. 1983. Crecimiento e incremento de árboles y masas forestales. Chapingo, Universidad Autónoma de Chapingo. 365 p.
- Kozak A. 2004. My last words on taper equations. *For Chron* 80: 507-515.
- Kull O, I Tulva. 2000. Modelling canopy growth and steady-state leaf area index in an aspen stand. *Ann. For. Sci.* 57: 611-621.
- Laclau P. 1997. Los ecosistemas forestales y el hombre en el sur de Chile y Argentina. Fundación Vida Silvestre Argentina. Boletín Técnico N°34. 120 p.
- Larson P. 1994. The Vascular Cambium. Development and Structure. Springer Series in Wood Science, 720 p.
- Le Moguédec G, JF Dhôte. 2012. Fagacées: a tree-centered growth and yield model for sessile oak (*Quercus petraea* L.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of forest science*, 69(2), 257-269.
- Leary RA. 1997. Testing models of Unthinned red pine plantation dynamics using a modified Bakuzis matrix of stand properties. *Ecological Modelling* 98: 35-46.

- Lencinas MV, G Martínez Pastur, E Gallo, JM Cellini. 2009. Alternative silvicultural practices with variable retention improve bird conservation in managed South Patagonian forests. *Forest Ecology and Management* 258: 472-480.
- Lencinas MV, G Martínez Pastur, JM Cellini, C Vukasovik, P Peri, C Fernández. 2002. Incorporación de la altura dominante y la calidad de sitio a ecuaciones estándar de volumen para *Nothofagus antarctica* (Forster) Oersted. *Bosque*, 23(2): 5-17
- Lindstrom MJ, DM Bates. 1990. Nonlinear mixed effects for repeated measures data. *Biometrics* 46, 673–678.
- Loetsch F, F Zöher, KE Haller. 1973. Forest inventory. BLV Verlagsgesellschaft mbH, München, 469 p.
- López AM, ABarrios, G Trincado. 2015. Modelos de perfiles fustales. *Madera y Bosques*, 21(2), 73-88.
- López-Sánchez CA, JG Álvarez-González, U Diéguez-Aranda, R Rodríguez-Soalleiro. 2015. Modelling dominant height growth in plantations of *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco in Spain, *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, DOI: 10.2989/20702620.2015.1077417.
- Lusk CH, A Ortega. 2003. Vertical structure and basal area development in second-growth *Nothofagus* stands in Chile. *Journal of Applied Ecology* 2003 40, 639–645.
- Mabvurira D, J Miina. 2002. Individual-tree growth and mortality models for *Eucalyptus grandis* (Hill) Maiden plantations in Zimbabwe. *For. Ecol. Manage.* 161, 231–245.
- Manos PS. 1997. Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequences (ITS): taxonomic congruence with morphology and plastid sequences. *American Journal of Botany* 84: 1137-1155.
- Marchelli P, LA Gallo. 2004. The combined role of glaciation and hybridization in shaping the distribution of genetic variation in a Patagonian southern beech. *J. Biogeogr.* 31:451–460.
- Marchelli P, LA Gallo. 2006. Multiple ice-age refugia in a southern beech of South America as evidenced by chloroplast DNA markers. *Conserv. Genet.* 7:591–603.

- Martínez Pastur G, JM Cellini, MV Lencinas, PL Peri. 2008a. Stand growth model using volume increment/basal area ratios. *Journal of Forest Science* 54: 102-108.
- Martínez Pastur G, JM Cellini, MV Lencinas, R Vukasovic, R Vicente, F Bertolami, J Giunchi. 2001. Modificación del crecimiento y de la calidad de fustes en un raleo fuerte de un rodal en fase de crecimiento óptimo inicial de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser. *Ecología Austral*, 11, 95-104.
- Martínez Pastur G, JM Cellini, P Peri, R Vukasovic, C Fernández. 2000. Timber production of *Nothofagus pumilio* forests by a shelterwood system in Tierra del Fuego (Argentina). *Journal of Forest Ecology and Management* 134(1-3), 153-162
- Martínez Pastur G, MV Lencinas, E Gallo, MC de Cruz, ML Borla, R Soler Esteban, CB Anderson. 2015. Habitat-specific vegetation and seasonal drivers of bird community structure and function in southern Patagonian forests. *Community Ecology* 16(1): 55-65.
- Martínez Pastur G, PL Peri, R Vukasovic, S Vaccar, V Piriz Carrillo. 1997. Site index equation for *Nothofagus pumilio* Patagonian forest. *Phyton* 61(1/2), 55-60.
- Martínez Pastur G, PL Peri, R Vukasovic, S Vaccaro, V Piriz Carrillo. 1997. Site index equation for *Nothofagus pumilio* Patagonian forest. *Phyton* 61(1/2): 55-60.
- Martínez Pastur G. 2006. Biometría y producción forestal para bosques naturales de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego. Tesis presentada para alcanzar el grado de Doctor en Agronomía. Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca (Argentina), 15 de Septiembre. 242 pp.
- McDill M, R Amateis. 1992. Measuring forest site quality using the parameters of a dimensionally compatible height growth function. *Forest Science* 38(2): 409-429.
- McKenney DW, JH edlar. 2003. Spatial models of site index based on climate and soil properties for two boreal tree species in Ontario, Canada. *For Ecol Manage* 175:497-507.
- Melville R. 1982. The biogeography of *Nothofagus* and *Trigonobalanus* and the origin of the Fagaceae. *Bot. Jour. Linnean Soc. of London* 85: 75–88.

- Menéndez -Miguélez M, E Canga, P Álvarez –Álvarez, J Majada. 2014. Stem taper function for sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) coppice stands in northwest Spain. *Annals of Forest Science* (2014) 71: 761-770.
- Molowny Horas R, JM Espelta. 2013. Modelos integrales de proyección como instrumentos para la gestión medioambiental forestal. En J.A Blanco (Ed.) *Aplicaciones e modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales*. Barcelona: OmniaScience. pp. 125-140.
- Mondino V, L Tejera. 2006. Plantaciones de Roble Pellín y Raulí. EEA INTA Esquel. *Boletín técnico* 11: 47-50.
- Monserud RA. 1984. Height growth and site index curves for inland Douglas-fir based on stem analysis data and forest habitat type. *Forest Science* 30: 943-965.
- Moreira-Muñoz A. 2011. *Plant geography of Chile (Vol. 5)*. Springer Science & Business Media. 326 p.
- Moscovich F. 2004. Informe Técnico N° 55: Modelos de crecimiento y producción forestal. Centro Regional Misiones. Estación Experimental Agropecuaria Montecarlo. 44 pp.
- Nicholas N, S Zedaker. 1992. Expected stand behavior: site quality estimation for southern Appalachian red spruce. *Forest Ecology and Management* 47: 39-50.
- Ojeda VS, ML Suarez, T Kitzberger. 2007. Crown dieback events as key processes creating cavity habitat for Magellanic woodpeckers. *Austral Ecology* 32(4): 436-445.
- Ortega A, G Montero. 1988. Evaluación de la calidad de las estaciones forestales. Revisión bibliográfica. ICONA, Madrid. *Ecología* 2: 155-184.
- Osumi S. 1983. Applicabilité de la fondion de Richards al'analyse de Croissance de l'arbre. *Les colloques INRA* 17: 77-86.
- Paulo MJ, A Stein, M Tome. 2002. A spatial statistical analysis of cork oak competition in two Portuguese silvopastoral systems. *Can J For Res* 32, 1893-1903.
- Peet RK, Christensen NL, 1987. Competition and tree death. *BioScience* 37: 586-595.
- Peng Ch. 2000. Growth and yield models for uneven-aged stands: past, present and future. *Forest Ecology and Management* 132: 259-279.

- Pérez-Farrera MA, L Hernández-Sandoval, A López-Cruz, J Espinosa-Jiménez, S López, G Zenteno-Cruz, H Gómez-Domínguez. 2012. Estructura, densidad poblacional y relaciones alométricas de *Beaucarnea goldmanii* Rose y *Beaucarnea sanctomariana* L. Hern. (Asparagaceae) en Chiapas y Oaxaca, México. Lacandonia, año 6, vol. 6, no. 2: 7-17.
- Peri P, G Martínez Pastur. 1996. Crecimiento diamétrico de *Nothofagus pumilio* para dos condiciones de copa en un sitio de calidad media en Santa Cruz, Argentina. Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales 5(2): 201- 212.
- Peyrou M. 2002. Capacidad fotosintética de plántulas de tres especies del bosque mixto de *Nothofagus* y su relación con el manejo silvícola. Tesis de grado. Universidad Nacional del Comahue.
- Pienaar L. 1969. "Towards the development of forest management tables", Forestry in South Africa (10): 15-19.
- Pinto EP, JC Ge'gout, JC Herve', JF Dhote. 2008. Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth. For Ecol Manage 255:619–629.
- Plan Nacional de Extensión Forestal (PNEF). 1995. Flujo de la madera aserrada en la localidad de San Martín de los Andes, Neuquén. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca (SAGyP). Informe Técnico n°2. San Martín de los Andes.
- Pokorny B. 1995. Zur Überführung mittelchilenischer *Nothofagus*-Renovales in Wirtschaftswälder. Disertación, Universidad de Freiburg, Freiburg, 199 p.
- Pompa García M, R Solis Moreno. 2008. Ecuación de volumen para el género *Quercus* en la región noroeste de Chihuahua, México. Quebracho N° 16 (84-93).
- Poorter H, KJ Niklas, PB Reich, J Oleksyn, P Poot, L Mommer. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. New Phytol 193:30–50.
- Popescu SC, R Wynne, R Nelson. 2003. Measuring individual tree crown diameter with lidar and assessing its influence on estimating forest volume and biomass. Can. J. Remote

Sensing, Vol. 29, No. 5, pp. 564–577.

Pretzsch H, P Biber, E Uhl, J Dahlhausen, T Rotzer, J Caldentey, T Koike, T van Con, A Chavanne, T Seifert, B Toit, C Farnden, S Pauleit. 2015. Crown size and growing space requirement of common tree species in urban centres, parks, and forests, *Urban Forestry and Urban Greening* (2015), in press. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ufug.2015.04.006>

Pretzsch H. 2009 *Forest Dynamics, Growth and Yield*. Springer, pp. 655.

Pretzsch H. 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, 327, 251-264.

Prodan M. 1993. Discurso pronunciado en la Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia. *Revista Quebracho* (4):51-55

Puntieri J, C Torres, S Ghirardi. 2013. Crecimiento y ramificación de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua* (Nothofagaceae) bajo diferentes condiciones lumínicas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 48 (2): 277-293.

Ramírez C, C San Martín, A Oyarzún, H Figueroa. 1997. Morpho-ecological study of the South American species of the genus *Nothofagus*. *Plant Ecol* 130, 101-109.

Ramírez C, H Figueroa. 1987. Fitosociología de los *Nothofagus* de la zona higromórfica Chilena. *Bosque* 8(2): 127–132.

Ramírez C, M Correa, H Figueroa, J San Martín. 1985. Variación del hábito y hábitat de *Nothofagus antarctica* en el sur de Chile. *Bosque* 6(2): 55-73.

Ramírez C. 1987. El género *Nothofagus* y su importancia en Chile. *Bosque* 8(2): 71-76.

Read J, R Hill. 1985. Photosynthetic responses to light of Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rain forest dynamics. *New Phytol* 101, 731-743.

Rentería AJ. 1995. Sistema de cubicación para *Pinus cooperi* blanco mediante ecuaciones de ahusamiento en Durango. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. 77 p.

Reyes G, V Gerding, Z Donoso. 2007. Crecimiento de una plantación de *Nothofagus alpina*

- durante 20 años en Valdivia. *Bosque*: vol.28, no.2, p: 129-138.
- Richards FJ. 1959. A flexible growth function for empirical use. *The Journal of Experimental Botany*. 10(29): 290-300.
- Robertson A. 1991. Centroid of wood density, bole eccentricity, and tree-ring width in relation to vector winds in wave forests. *Can. J. For. Res.* 21:73–82
- Rajo A, X Perales, F Sánchez-Rodríguez, JG Álvarez-González, K von Gadow. 2005. Stem taper functions for maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Galicia (Northwestern Spain). *Eur J Forest Res* (2005) 124: 177–186.
- Romero E. 1988. Momentos importantes en la evolución de *Nothofagus* Bl. *Monogr. Acad. Nac. Ciencias Exactas Físicas y Naturales Buenos Aires* 4: 15-23.
- Russell MB, AR Wieskittel, JA Kershaw. 2014. Comparing strategies for modeling individual-tree height and height-to-crown base increment in mixed-species Acadian forests of northeastern North America. *Eur J Forest Res* (2014) 133:1121–1135. DOI 10.1007/s10342-014-0827-1
- Sabatier Y, MM Azpilicueta, P Marchelli, M González-Peñalba, L Lozano, L García, A Martínez, L Gallo, F Umaña, D Bran, M Pastorino. 2011. Distribución natural de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua* (Nothofagaceae) en Argentina, dos especies de primera importancia forestal de los bosques templados norpatagónicos. *Bol Soc Argent Bot* 46: 131-138.
- SAGPyA. 2007. Primer Inventario Nacional de Bosque Nativo, Informe Regional Bosque Andino Patagónico. Producciones Gráficas S.A. pp.: 61
- Salas C, O García. 2006. Modelling height development of mature *Nothofagus obliqua*. *Forest Ecology and Management* 229(1-3): 1-6.
- Sánchez – González M, M Sánchez Martínez, I Cañelas Rey de Viñas. 2007. Modelo de predicción del calibre de bornizo mediante funciones de perfil del tronco. *Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 23: 239-243
- Sbrancia R, Rabino A, Goicoechea S. 1998. Plan de ordenación forestal: cantones Trompul, Abanico y Pil Pil. San Martín de los Andes, Universidad Nacional del Comahue. Inédito, 51 p.

- Schuler, J. L., Woods, B., Adams, J., & Souter, R. (2015). Crown size relationships for black willow in the Lower Mississippi Alluvial Valley. In *Southern Silvicultural Research Conference*. p. 364-366.
- Serey I, S Claros. 1995. Comparación del patrón de dinámica del follaje de las especies *Nothofagus alpina*, *N. obliqua*, *N. glauca*. Reunión de Avances en Silvicultura, Santiago (Chile), 2-3 Nov. *Ciencias Forestales* 10(1-2) p. 99-106.
- Skovsgaard JP, JK Vanclay. 2008. Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even- aged stands. *Forestry* 81(1): 13-31.
- Soares P, M Tomé. 2001. A tree crown ratio prediction equation for eucalypt plantations. *Ann. For. Sci.* 58, 193–202.
- Sola G, H Attis Beltrán, L Chauchard, L Gallo. 2015. Efecto del manejo silvicultural sobre la regeneración de un bosque de *Nothofagus dombeyi*, *N. alpina* y *N. obliqua* en la Reserva Nacional Lanín (Argentina). *BOSQUE* 36(1): 113-120, 2015 DOI: 10.4067/S0717-92002015000100012.
- Spurr SH, BV Barnes. 1980. *Forest Ecology*. Third Edn. The Ronald Press Co. New York. 571 p.
- Spurr SH. 1952. *Forest inventory*. Ronald Press, New York. 476 p.
- Stepka TF, AN Dias, A Figueiredo Filho, SDA Machado, AR Sawczuk. 2012. Increment diameter models for *Araucaria angustifolia* from an Ombrophyllous Mixed Forest in the center-south of Paraná. *Floresta*, 42(3), 607-620.
- Sultan SE. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci* 5:537–542.
- Sumida A. T Miyaura, H Torii. 2013. Relationships of tree height and diameter at breast height revisited: analyses of stem growth using 20-year data of an even-aged *Chamaecyparis obtusa* stand. *Tree Physiology* 00, 106–118 [doi:10.1093/treephys/tps127](https://doi.org/10.1093/treephys/tps127)
- Tanka PA. 2006. Prediction of distribution for total height and crown ratio using normal versus other distributions. A Thesis Submitted to the Graduate Faculty of Auburn University in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree of Masters of

Science. 92 p.

Thiers O, V Gerding, E Hildebrand. 2008. Renovales de *Nothofagus obliqua* en centro y Sur de Chile: Factores de sitio relevantes para su productividad. In Bava J, OA Picco, MB Pildaín, P López, I Orellana eds. Libro de actas de Eco Reuniones. Segunda Reunión sobre los *Nothofagus* en la Patagonia. Esquel, Chubut, Argentina. p. 255-260.

Thrower JS. 1989. Site quality evaluation using site index. Silviculture Institute of British Columbia. 11 p.

Tomé J, M Tomé, S Barreiro, J Amaral. 2006. Age independent difference equations for modelling tree and stand growth. Can J For Res 36: 1621-1630.

Tomé M, MB Coelho, A Almeida, F Lopes. 2001. O modelo SUBER. Estrutura e equações utilizadas, Relatórios técnico-científicos do GIMREF nº 2/2001 Centro de Estudos Florestais, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.

Tortorelli LA. 2009. Maderas y Bosques Argentinos. 2ª ed. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, p 302-309.

Trincado G, A Kiviste, K Von Gadow. 2002. Preliminary site index model for native roble (*Nothofagus obliqua*) and raulí (*N. alpina*) in Chile. *New Zealand Journal of Forest Science* 32(3): 322-333.

Trincado G, J Vidal. 1999. Aplicación de interpolación "spline" cúbica en la estimación de volumen. BOSQUE 20(2): 3-8.

Trincado G, V Sandoval. 2002. Algoritmos para la estimación de volúmenes comerciales. Quebracho 9: 106-114.

Trincado G. 1996. Modellierung der Schaftform von Fichten (*Picea abies*) und Buchen (*Fagus sylvatica*). Wissenschaftliche Arbeit zur Erlangung des Grades Magister der tropischen.

Trincado GV, A Kivisite, K Von Gadow. 2002. Preliminary site index models for native roble (*Nothofagus obliqua*) and raulí (*N. alpina*) in Chile. *New Zealand Journal of Forestry Science* 32(3): 322-333.

Uusitalo J. 1995 Pre-harvest Measurement of Pine Stands for Sawing Production Planning.

University of Helsinki, Department of Forest Resource Management, Publications 9.

- Vanclay J. 1994. Modeling Forest Growth and Yield: Applications to Mixed Tropical Forests. Wallingford, CAB International: 312
- Vanclay J. 2010. Robust relationships for simple plantation growth models based on sparse data. *Forest, Ecology and Management*, 259: 1050–1054.
- Vanclay JK. 1994. Modelling Forest Growth and Yield. Wallingford UK. By CAB International. 304 p.
- Varela AS, JE Gyenge, ME Fernández, T Schlichter. 2010. Seedling drought stress susceptibility in two deciduous *Nothofagus* species of NW Patagonia. *Trees* 24(3): 443.
- Vazquez V. 1988. “Crecimiento de un bosque de Guadal explotado en el litoral pacífico colombiano: estudio del crecimiento diamétrico (I)”, *Crónica Forestal y del Medio Ambiente*, junio: 35-62 p.
- Veblen T, C Donoso, F Schlegel F, R Escobar. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *J Biog* 8: 211-247.
- Veblen T. 1989. *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Can. J. For. Res.* 19: 365-371.
- Vergara R, MA Gitzendanner, DE Soltis, PS Soltis. 2014. Population genetic structure, genetic diversity, and natural history of the South American species of *Nothofagus* subgenus *Lophozonia* (*Nothofagaceae*) inferred from nuclear microsatellite data. *Ecology and Evolution* 2014; 4(12): 2450– 2471.
- Verkasalo E, P Sairanen, H Kilpeläinen, M Maltamo. 2004 Modelling the end-use based value of Norway spruce trees and logs by using predictors of stand and tree levels. In Fourth Workshop. Connection Between Forest Resources and Wood Quality: Modelling Approaches and Simulation Software. September 8–15, 2002. Proceedings. G. Nepveu (ed). Harrison Hot Springs, British Columbia, Canada, p. 474–488.
- Vinceti B, W Amaral, B Meilleur. 2004. Desafíos de la ordenación de los recursos genéticos silvícolas para contribuir a la subsistencia: Ejemplos de Argentina y Brasil. Instituto Internacional de Recursos Filogenéticos, Roma, Italia. 291 p.

- Von-Gadow K, S Sánchez Orois, OA Aguirre Calderón. 2004. Manejo forestal con bases científicas. *Madera y Bosques*, 10(2), 3-16.
- Wang GG, S Huang. 2000. Height growth pattern of white spruce in natural subregions in Alberta, Canada. *Forest Ecology and Management*. 134: 271-279.
- Warbintong R, J Levitan. 1992. How to estimate canopy cover using maximum crown width/DBH relationships. In: Proc. Stand Inventory Technologies 92 Conference, Portland, Or Am. Soc. for Photogrammetry and Remote Sensing, Bethesda, MD, USA, pp. 319-328.
- Watt MS, MUF Kirschbaum, TSH Paul, A Tait, HG Pearce, EG Brockerhoff, JR Moore, LS Bulman, DJ Kriticos. 2008. The effect of climate change on New Zealand's planted forests. Client report No. CC MAF_POL 2007_08 (106-1) No, 1. 149 p.
- Weinberger P, C Ramírez. 2001. Microclima y regeneración natural de raulí, roble y coigüe (*Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*). *Bosque* 22(1): 11-26.
- Weiskittel AR, DA Maguire, RA Monserud . 2007. Response of branch growth and mortality to silvicultural treatments in coastal Douglas fir plantations: Implications for predicting tree growth. *Forest Ecology and Management* 251: 182–194. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.06.007.
- West PW. 2009. *Tree and Forest Measurement*. 2nd Edition. New York: Springer. 191 p.
- Wiant HV, GB Wood, TG Gregoire. 1992. Practical guide for estimating the volume of a standing sample tree using either importance or centroid sampling. *Forest ecology and management*, 49(3), 333-339.
- Wilson EO. 1992. The strategy for biodiversity conservation. En *Global biodiversity strategy: guidelines for action to save, study, and use earth's biotic wealth sustainably and equitably*. World Resources Institute (WRI), The World Conservation Union (IUCN) y United Nations Environment Programme (UNEP). p. 244.
- Yen T.M., Lee J.S., Li C.L., Chen Y.T., 2013. Aboveground biomass and vertical distribution of crown for Taiwan red cypress 20 years after thinning. *Dendrobiology* 70: 109–116. DOI: 10.12657/denbio.070.012.
- Yen T.M., Liu C.C., Chang W.J. 2006. Crown characteristics of China-fir (*Cunninghamia*

- lanceolata) in low stand density. *Quarterly Journal of Chinese Forestry* 39: 303–314.
- Zarnoch SJ, WA Bechtold, KW Stolte. 2004. Using crown condition variables as an indicator of forest health. *Can J For Res* 34, 1057-1070.
- Zeide B. 1978. Standardization of growth curves. *Forestry*, 76: 289–292.
- Zeide B. 1993. Analysis of growth equations. *Forest Science* 39(3): 594-616.
- Zepeda B, B Rivero. 1984. Construcción de curvas anamórficas de índice de sitio: Ejemplificación del método de Curva Guía. *Revista Ciencia Forestal* 51(9): 1-38.
- Zlatanov T, I Velichkov, G Hinkov, M Georgieva, M Zlatanova, O Eggertsson, S Hreidarsson, M Zlatanova, G Georgiev. 2011. Modelling height growth of European chestnut (*Castanea sativa* Mill.) on the northern slopes of Belasitsa mountain, Southwest Bulgaria. In: Zlatanov T, I Velichkov, B Nikolov (eds.) State and prospects of the *Castanea sativa* population in Belasitsa mountain: climate change adaptation; maintenance of biodiversity and sustainable ecosystem management. Project BG 0031 EEA report.

Curvas preliminares de índice de sitio para bosques puros y mixtos de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua* en la Patagonia Argentina

Preliminary site index curves for pure and mixed forests of *Nothofagus alpina* and *Nothofagus obliqua* in Patagonia Argentina

Hernán Artzi Beltrán ^{a,b*}, Luis Mario Chauchard ^{a,b}, Guillermo Martínez Pastur, ^{a,c,d}

* Autor de correspondencia: ^a Universidad Nacional del Comahue, Sede San Martín de los Andes (AUSMA), Pasaje de la Paz 235 (8370) San Martín de los Andes, Neuquén, Argentina, hatisbeltran@gmail.com

^b Administración de Parques Nacionales (APN), Argentina.

^c Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC), Argentina.

^d Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

SUMMARY

The growth of the dominant height of the stand and the IS is assumed to express the effects of all relevant site factors on the growth. The objective was to develop a function which could express the dominant growth pattern in height within the range of ages and site qualities in mixed *N. alpina* and *N. obliqua* (Neuquén, Argentina). Data were obtained from stem analyses by destructive sampling, and Chapman-Richards function was used (guide curve method). A global setting for each species (specific models) and another with both species together (mixed model) were performed. Adjustments were evaluated through standard error of the estimate, the average absolute error, the coefficient of determination, besides considering the biological behavior using a graphical tree-to-tree evaluation of the goodness of fit. A graphical analysis of the dispersion of the parameters was performed by site class for each species according to the IS. Linear models were tested to detect trends in the same. Finally, we have established four classes of site quality. The growth pattern of *N. obliqua* and *N. alpina* has been significantly anamorphic among the age ranges and site quality ranges studied. Species have shown similar patterns, reinforcing the similarity found in previous studies in other dimensional variables. This has facilitated the development of a unique model, which facilitates assessment of the quality of site planning and management of mixed stands.

Key words: Chapman-Richards, stem analyses, anamorphic models, *Nothofagus nervosa*.

RESUMEN

El crecimiento de la altura dominante y el índice de sitio (IS) de un rodal, asume que expresa los efectos de todos los factores relevantes del sitio. El objetivo fue desarrollar un modelo de altura dominante que exprese el patrón de crecimiento dentro del rango de calidades de sitio y edades en bosques mixtos de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* (Neuquén, Argentina). Los datos fueron obtenidos a partir de análisis fustales a través de muestreos destructivos, con los que se ajustó la función de Chapman-Richards, (método de la curva guía). Se realizó un ajuste global para cada especie (modelos específicos) y otro con ambas especies juntas (modelo mixto). Los ajustes se evaluaron a través del error estándar de la estimación, el error absoluto medio, el coeficiente de determinación, además de considerar el comportamiento biológico mediante una evaluación gráfica árbol a árbol de la bondad del ajuste. Se realizó un análisis gráfico de la dispersión de los parámetros por clase de sitio para cada especie en función del IS, y se ensayaron modelos lineales para detectar tendencias en los mismos. Finalmente, a partir de los modelos se establecieron cuatro clases de calidad de sitio. El patrón de crecimiento de *N. obliqua* y *N. alpina* ha resultado sensiblemente anamórfico entre los rangos de edad y calidad de sitio estudiados. Las especies mostraron patrones de crecimiento similares, reforzando lo reportado en estudios anteriores para otras variables dimensionales. Esto nos permitió desarrollar un modelo único a partir de la función de crecimiento, que facilitará la evaluación de la calidad de sitio y la planificación del manejo forestal en los rodales mixtos de estas especies.

Palabras clave: Chapman-Richards, análisis fustal, modelos anamórficos, *Nothofagus nervosa*.

INTRODUCCIÓN

Las diferencias en las potencialidades productivas de los sitios influyen directamente en los aspectos del manejo de un rodal, entre los que se puede mencionar la definición de los objetivos productivos, el régimen silvicultural

establecido, el turno de cosecha, las técnicas de aprovechamiento y la rentabilidad de la inversión (Ivanovich *et al.* 2011). En la estrecha relación entre estos aspectos y la calidad de sitio radica la importancia y la necesidad de su evaluación. La productividad de un sitio puede evaluarse en forma indirecta a través del índice de sitio (IS), definido

como la altura dominante alcanzada por un rodal regular a una edad determinada, llamada edad de referencia (Clutter *et al.* 1983, Carrero *et al.* 2008, Esse *et al.* 2014).

Para la estimación del IS suelen emplearse curvas de crecimiento en altura que expresan el patrón de crecimiento promedio de la altura de los árboles dominantes de un rodal en un sitio dado. El crecimiento de la altura dominante del rodal y por ende su IS, está relacionado con el rendimiento volumétrico total del mismo y se asume que combina y expresa los efectos de todos los factores relevantes del sitio sobre dicho crecimiento. Esta afirmación se fundamenta en la hipótesis de Eichhorn (Carrero *et al.* 2008, Esse *et al.* 2014), la cual indica que la producción total de un rodal está directamente relacionada con la altura dominante del mismo; ello permite emplearla como expresión de la potencialidad productiva del sitio. Las familias de curvas de la altura dominante expresadas a partir de una función, pueden ser proporcionales entre sí (anamórficas) o bien poseer patrones particulares para cada clase de sitio (polimórficas) (Clutter *et al.* 1983). Los modelos de crecimiento empleados para la planificación silvicultural y la predicción de la producción bajo diferentes esquemas silvícolas, frecuentemente emplean las funciones de crecimiento en altura dominante como funciones directrices o directoras del resto de las funciones que luego son aplicadas en el manejo forestal (Chauchard 2001, Esse *et al.* 2007, Esse *et al.* 2014), por ello son tan importantes.

En el Parque Nacional Lantín, Argentina, existe una larga tradición en el manejo forestal del bosque mixto compuesto por *Nothofagus alpina* Poepp. et Endl. (= *N. nervosa* Phil. (Dim. et Mil.)) y *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. - roble pellín, y hace aproximadamente una década se han comenzado además con ensayos de plantaciones *in-situ* y *ex-situ*. Estas especies son consideradas en la región Andino-patagónica como potenciales especies alternativas tanto para plantaciones, donde usualmente emplean especies exóticas, como para la diversificación de monocultivos de exóticas, y de esta forma promover la producción de madera de calidad aumentando el valor maderero y la conservación.

En Chile se han desarrollado índices de sitio preliminares para *N. alpina*, y *N. obliqua* (Trincado *et al.* 2002) y se ha modelado el desarrollo de la altura dominante de *N. obliqua* (Salas y García 2006). Sin embargo, en la Patagonia Argentina no se dispone de funciones que expresen los patrones de crecimiento en altura dominante de estas especies que permitan construir indicadores para la clasificación de la productividad de los sitios y el desarrollo de modelos de crecimiento para la planificación del manejo. Hay indicios de que *N. alpina* y *N. obliqua* poseen similitudes en características fisiológicas que resultan en tasas de crecimiento, longevidad, hábitos, tamaños y relaciones filogenéticas muy cercanas, y que conforman en forma pura y asociada rodales sensiblemente regulares (Ramírez y Figueroa 1987, Donoso *et al.* 1993, Manos 1997, Chauchard *et al.* 1999) y con similares ciclos de vida (Chauchard 1991, Chauchard y Sbrancia 2003). Estas similitudes entre las es-

pecies insinúan que sus crecimientos podrían ser equivalentes y con ello sería posible establecer una hipótesis de semejanza en los patrones y magnitudes de sus crecimientos.

Desarrollar herramientas con las que se pueda diagramar esquemas silvícolas teóricos, favorecerá la valorización de los beneficios productivos y ambientales del manejo tanto de los bosques naturales como de los implantados. Pero para el armado de estos esquemas silvícolas que puedan emplearse en la elaboración de los planes de manejo de los bosques naturales, como así también para establecer la potencialidad productiva de las plantaciones, es esencial poder discriminar como primera medida las calidades de los sitios (Chauchard 2001, Carrero *et al.* 2008). Es por ello que el objetivo de este estudio fue desarrollar una función que pueda expresar el patrón de crecimiento en altura dominante dentro del rango de calidades de sitio y edades en bosques maderables mixtos de *N. alpina* y *N. obliqua*. Se pretende responder las siguientes preguntas: (i) ¿Son similares los patrones de crecimiento de ambas especies? y (ii) ¿Es factible desarrollar un modelo alternativo común de ambas especies?

MÉTODOS

Área de estudio. El área de distribución de *N. obliqua* se localiza entre los 33° y 41,5° S, mientras que la de *N. alpina* abarca un rango latitudinal un poco más estrecho entre los 35° y 40,5° S (Donoso *et al.* 1993, Salas y García 2006). El muestreo se realizó dentro de las cuencas de los lagos Lácara y Nontúne (en el rango desde los 40°07' S - 71°27' O hasta los 40°07' S - 71°39' O), cubriendo una superficie de 1.500 ha, en la cual se encuentran las unidades de ordenación forestal de la Reserva Nacional del Parque Nacional Lantín en la provincia del Neuquén, Argentina. Los bosques de la cuenca están dominados por tipos forestales puros y mixtos de *Nothofagus* spp. localizados entre los 600 y 1.100 m s.n.m. (Chauchard y Sbrancia 2003).

El clima en la zona de estudio es templado húmedo con temperaturas medias anuales de 9 °C y una precipitación media de 1.800 mm (Frugoni *et al.* 2005). Geológicamente, la región fue modelada por glaciares y posteriormente recubierta por cenizas volcánicas. De este proceso surgieron los suelos dominantes, desarrollados a partir de cenizas volcánicas holocénicas, pertenecientes al orden Andisoles y al tipo Udutrándes húmido. Poseen una secuencia de horizontes O-A-Bw-C o bisecuencias de esos horizontes debido a los sucesivos depósitos de cenizas que dieron lugar a suelos enterrados (Frugoni *et al.* 2005).

Toma de datos. Los bosques muestreados fueron puros o mixtos de *N. alpina* y *N. obliqua*, regulares (un estrato de copa superior y uniforme, con una distribución normal y estrecha de diámetros) y de cobertura completa (con una cobertura del dosel mayor al 90%, sin intervención humana reciente y con presencia de árboles intermedios) (Chauchard 1999). En ellos se seleccionaron individuos domi-

antes de *N. alpina* y *N. obliqua* sin daños en el fuste y copa, a los que se les realizaron análisis fustales por medio de muestreos destructivos. La dominancia se evaluó a través del tamaño relativo entre el árbol elegido y los circundantes teniendo en cuenta la altura total, el diámetro a la altura del pecho (DAP) y el tamaño, balance y relación de la copa respecto del resto de las dimensiones del árbol. La copa debía estar equilibrada en sus crecimientos laterales y ocupar entre el 25-40 % de la altura total, porcentaje que dependía del tamaño del individuo y del nivel de competencia. En esta etapa se evitaron los árboles de crecimiento libre, y se constató que el ejemplar haya crecido entre competidores por la presencia del fuste limpio de ramas en la porción media inferior del tronco. Se eligieron árboles originados por semilla, evitando la elección de árboles provenientes de rebrotes de copas, e.g. se descartaron aquellos individuos con grandes contrafuertes en la base del fuste.

A los árboles, previo al volteo, se les realizaron dos mediciones cruzadas de DAP con forcípula, la estimación de su altura total (HT) con hipsómetro láser (modelo VL5360, Haglöf, Suecia), y un croquis del mismo para tener una referencia posterior a la caída. Luego se procedió al apeo del árbol para su trozado y extracción de rodajas equivalentes a las alturas de: 0,30 m; 1,30 m; 3,30 m y a partir de esta última las siguientes se extrajeron cada tres metros hasta el ápice siguiendo el eje principal del árbol. En las rodajas se marcó la dirección del Norte para luego poder reordenarlas para las mediciones.

Previo al conteo y medición de los anillos de crecimiento se procedió a lijar las rodajas en la cara correspondiente a la altura de medición de la misma para mejorar su visualización y medición. Para la tarea se emplearon lijas de grano grueso (80) hasta llegar progresivamente a las de grano fino (360). En cada rodaja se trazaron dos diámetros en cruz, sobre los cuales se marcaron, de afuera hacia el centro, periodos de cinco años en cada radio con la ayuda de lupas de mano (x5) y de mesa (x10). Como la medición fue desde afuera hacia la médula, el primer periodo de crecimiento del árbol podía ser distinto a los cinco años. Posteriormente, se midieron los radios de cada diámetro para cada periodo establecido con precisión de medio milímetro con un calibre. Con estos cuatro valores de radios se obtuvo un valor promedio. Con los datos de edades y radios a diferentes alturas se construyeron los perfiles de los árboles para periodos de cinco años. Para el último periodo de crecimiento, en la zona del ápice, los perfiles se completaron por el método gráfico o de mano alzada, siguiendo la tendencia del perfil (Chauchard 2001). Se analizó la presencia de supresión temprana por competencia en cada árbol a través de los gráficos de dispersión de los datos altura-edad observados. Se evaluó la posibilidad de evitar su inclusión en los ajustes utilizando los datos a partir del DAP y considerando como edad cero a la establecida a 1,3m del suelo, denominándola edad al DAP (EAP). De esta manera se evita considerar en el ajuste la región de la curva que podría presentar supresión inicial del crecimiento del árbol (Thrower 1989).

Con la base de datos se realizó previamente una validación de los modelos de Salas y García (2006) y Trincado *et al.* (2002), estimando la altura total de los árboles en función de la edad de los mismos y teniendo en cuenta el índice de sitio. Para esta validación se emplearon el error estándar de la estimación (EEE), el error medio (EM), el error absoluto medio (EAM) y la raíz del error medio cuadrático porcentual (REMC%). Los errores se calcularon como la diferencia de los datos observados respecto de los predichos por cada modelo.

$$EM = \frac{(y_0 - \hat{y}_0)}{n} \quad [1]$$

$$EAM = \frac{|y_0 - \hat{y}_0|}{n} \quad [2]$$

$$REMC\% = \frac{100}{y} \cdot \sqrt{\frac{\sum (y_0 - \hat{y}_0)^2}{n}} \quad [3]$$

Modelos ajustados. La función que se empleó suele conocerse como de Chapman-Richards y es ampliamente utilizada en los estudios de crecimiento y rendimiento de masas forestales por la flexibilidad para caracterizar los patrones de los crecimientos anuales y acumulados de las especies forestales (Richard 1959, Osumi 1983, Zeide 1993, Vancly 1994, Chauchard 2001, Salas y García 2006, Esse *et al.* 2007, 2014, Carrero *et al.* 2008, Ivancich *et al.* 2011).

Esta función cumple con las principales características que deben tener las curvas de crecimiento: forma sigmoidea, punto de inflexión que se puede determinar matemáticamente y crecimiento asintótico cuando la edad tiende a infinito. La función ha sido tratada en su forma tri-paramétrica, con la altura dominante como la variable de respuesta y la edad como la variable independiente o regresora [4]:

$$H_0 = b_0(1 - e^{-b_1 \cdot T})^{b_2} \quad [4]$$

Donde, H_0 : altura total (m) al tiempo T ; T : edad (años); y b_0 , b_1 y b_2 : parámetros a ser ajustados de la función.

Si bien el ajuste del modelo va a depender del fenómeno a estudiar y del sistema que se desea desarrollar, es usual que uno de los parámetros de la función sea particular para cada sitio (local), mientras que los otros sean comunes a todos ellos (globales). La función [4] tiene su origen fijado en (H_0, T) si se emplea la edad total, o $(H_{1,3}, T)$ si se emplea un desplazamiento del origen para evitar la supresión temprana.

El primer paso en el desarrollo del modelo fue el ajuste individual de la función [4] para cada uno de los árboles con el fin de evaluar la flexibilidad de la misma y obtener los parámetros individuales particulares. Posteriormente, para desarrollar el método de la curva guía, se realizó un ajuste global con todos los árboles juntos, primero para cada especie por separado y luego con ambas especies juntas (modelo mixto). Las estimaciones de los parámetros

para los ajustes se determinaron a través de un procedimiento no lineal denominado de Marquadt con aproximación iterativa (Draper y Smith 1981). Los parámetros para el inicio del proceso de aproximación iterativa de los coeficientes de la regresión fueron tomados de otros estudios ya realizados (Chauchard 2001, Salas y García 2006). Se evaluó gráficamente la bondad de ajuste y las capacidades predictivas de los modelos se evaluaron a través de los siguientes estadísticos: coeficiente de determinación (R^2), el error estándar de la estimación (EEE) y el error absoluto medio (EAM). En el ajuste no lineal el R^2 es un estadístico que da una idea bastante intuitiva de la variabilidad que explica un determinado modelo y principalmente fue utilizado en los ajustes individuales. Sin embargo, le hemos dado mayor preponderancia a los estadísticos de error, a los gráficos de ajuste y a la significancia biológica.

Con el ajuste global de la curva guía se construyeron las familias o conjunto de curvas de crecimiento en altura, de modo de cubrir el rango de estudio de cada especie y de ambas en conjunto. Para ello se procedió a armonizar o indexar la función empleando el índice de sitio como una nueva variable independiente (Zepeda y Rivero 1984, Burkhardt y Gregoire 1994). El período de evaluación de los patrones de crecimiento fue entre los 20 a 100 (edad total), que constituyen las edades de interés para el manejo forestal de estos bosques.

Para poder completar el proceso de indexación de la función se estableció la edad de referencia para definir el índice de sitio, con el cual posteriormente se establecieron las clases de sitio o de productividad de los rodales. En ciertas ocasiones se recomienda elegir edades próximas al turno (Clutter *et al.* 1983), aunque otros autores citan que en condiciones normales de crecimiento, en especies de crecimiento lento lo habitual es escoger la edad de referencia próxima a la mitad del turno o al culminar el incremento en altura de la especie (Zepeda y Rivero 1984, Ortega y Montero 1988). El rango de índice de sitio de estas clases de sitio se fijó tomando como base el rango de alturas que resultaron de las muestras disponibles.

Para evaluar la aptitud de la función guía indexada al expresar los patrones de crecimiento, se contrastó la misma con la curva observada de cada árbol, determinando sus precisiones y desvíos, empleando el error absoluto medio (EAM) y el error estándar de la estimación (EEE), como así también su bondad gráfica, evaluando la coherencia de la curva ajustada para expresar el curva real. Además se agruparon en cada clase las curvas de los árboles que correspondían según su índice de sitio y se realizaron confrontaciones gráficas con las curvas indexadas que se limitaban para cada clase. Se infirió el comportamiento biológico de los modelos a través de los gráficos del crecimiento en altura y del incremento medio anual (IMA) en función de la edad y la clase de calidad de sitio.

Por otro lado, para tratar de explicar el comportamiento de los parámetros, se realizó un análisis gráfico de la dispersión de los parámetros promedios por clase de sitio

de cada especie en función del índice de sitio y se ensayaron modelos lineales para detectar las variaciones o tendencias de los mismos.

Evaluación del modelo mixto. Para analizar el comportamiento del modelo mixto para representar el patrón de crecimiento de cada especie, se contrastaron las salidas del mismo con las curvas observadas de los árboles de cada una de las especies estudiadas. Para evaluar las aptitudes del modelo mixto y su vinculación con cada uno de los modelos por especie se compararon estadísticamente las diferencias entre los IMA entre los 20 y los 90 años del modelo mixto, en comparación a cada una de las especies, para ello se realizó una prueba de t para muestras independientes. Las diferencias fueron graficadas en función de la edad.

RESULTADOS

Se dispusieron finalmente de 38 árboles muestras para el análisis del crecimiento en altura, de ellos 17 correspondieron a *N. alpina* y 21 a *N. obliqua*, con un rango de edades de 37 a 156 años y de alturas de 12 a 33 metros (cuadro 1). En algunas muestras se ha detectado supresión temprana (un árbol de *N. alpina* y tres árboles de *N. obliqua*), no así en la mayoría de los árboles. Con el fin de no perder las muestras, se decidió utilizar la EAP (edad a 1,3 m) y así evitar la supresión y las distorsiones en las curvas. Las edades a la cuales *N. alpina* y *N. obliqua* alcanzan la altura del pecho han sido entre 4 y 16 años, con un promedio de 10 años (figura 1). Los árboles en donde se observó supresión temprana llegaron a tardar entre 16 y 18 años en alcanzar el DAP.

El rango de edades totales de estudio se estableció entre los 30 y 100 años, de manera que al adoptar para el mismo la EAP y teniendo en cuenta el tiempo promedio registrado en alcanzar el DAP por la regeneración (figura 1), resulta en un rango de edades a la altura del pecho de entre los 20 y los 90 años. En función de ello y observando el gráfico de las curvas de crecimientos, se escogió la edad base o de referencia para la estimación del índice de sitio en 45 años de EAP. Al no observarse un patrón polimórfico de los crecimientos de las especies, se consideró que a esa edad ya se ha manifestado el potencial del sitio y se encuentra en un momento intermedio respecto de las edades de los posibles turnos, definido preliminarmente entre los 80 y 100 años (figura 2).

Validación. Confrontados los datos obtenidos con los modelos pre-existentes, se han encontrado diferencias importantes al compararlos a nivel de árbol. El modelo de Salas y García (2006) para *N. obliqua* fue el que arrojó los errores más bajos ($n=21$; EEE = 1,09; EM = 4,41; EAM = 4,63 y REMC% = 22,03) respecto de los obtenidos con el modelo de Trincado *et al.* (2002) para *N. alpina* ($n=21$; EEE = 1,68; EM = 6,37; EAM = 7,16 y REMC% = 33) y *N. obliqua* ($n=17$; EEE = 1,36; EM = 3,88; EAM = 7,46 y REMC% = 38,62).

Cuadro 1. Datos principales del conjunto de árboles que constituyó la muestra para el estudio.
 Main data of the set of trees that formed the sample for the study.

Especie	Tamaño muestra	Altura promedio (m)- (desvío estándar)	Altura máxima (m)	Altura mínima (m)	Edad al DAP promedio (años)-(desvío estándar)	Edad al DAP máxima (años)	Edad al DAP mínima (años)
<i>N. alpina</i>	17	23,9 (3,76)	32,1	17,3	84,8 (31,4)	151	28
<i>N. obliqua</i>	21	21,8 (6,11)	33,2	12,7	75,1 (22,1)	111	41
Total	38	23,0 (5,25)	33,2	12,7	79,4 (26,8)	151	28

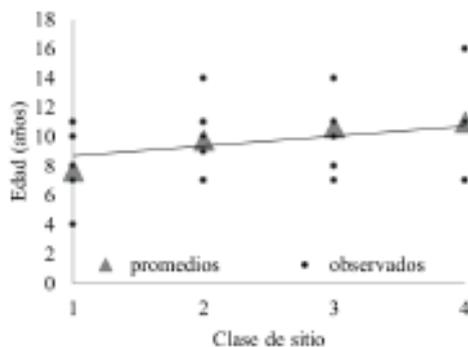


Figura 1. Años promedio en alcanzar la altura del DAP por clase de sitio.

Average years in reaching the level of DBH (diameter at breast height) for site class.

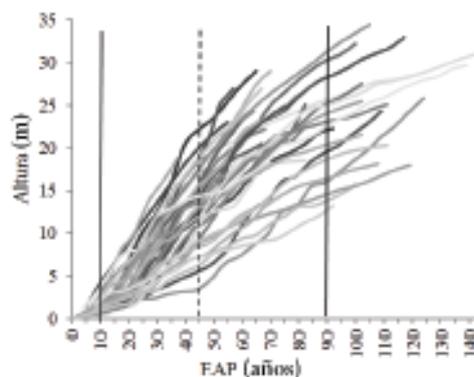


Figura 2. Curvas altura dominante-edad de los árboles de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* dentro del periodo de interés para la edad a la altura del pecho y a una EAP de referencia de 45 años.

Dominant height-age tree curves of *Nothofagus alpina* and *N. obliqua* within the period of interest to the age at breast height and at a reference EAP (years breast height) 45.

Ajustes individuales. Los coeficientes de determinación (R^2) han sido muy satisfactorios, oscilando entre 98,3% y 99,9%, mientras que los errores estándares de la estimación y los errores absolutos medios fueron bajos (EEE= 0,9 y EAM= 0,7) y semejantes en ambas especies, inclusive en sus rangos. La amplitud en los rangos de los índice de sitio oscilaron entre 9,5 m y 24,0 m para *N. alpina* y entre 6,5 m y 24,0 m para *N. obliqua*.

Ajustes globales. Los estadísticos de ajuste de la curva guía o global no tienen mayor relevancia al obtenerse con los datos de todas las calidades de sitio ($R^2= 65,6$; EEE= 4,81; EAM= 3,78). Los valores de los parámetros estimados fueron similares para los tres modelos, siendo los del modelo mixto los que tuvieron valores intermedios respecto a los de los modelos de cada especie (cuadro 2). El ajuste de la función o curva guía, con el parámetro b_0 local tuvo la mejor evaluación visual para todos los casos, al confrontar dicha curva media con todas las curvas de crecimientos individuales (figura 3). Las curvas guías mostraron comportamientos biológicos semejantes entre las especies y a su vez con el modelo mixto, que resultaron en valores similares en los crecimientos acumulados y en los incrementos medios en altura en función de la edad (figura 3). Sin embargo, se pueden observar pequeñas diferencias entre los crecimientos en altura acumulados y los respectivos incrementos medios anuales (IMA). Por ejemplo, en *N. alpina* el IMA es ligeramente superior con respecto al de *N. obliqua* a edades avanzadas (89-90 años), mientras que en el caso del modelo mixto, sus valores son intermedios a ambas especies. Los mayores IMA para ambas especies se dan aproximadamente a los 40 años (figura 3).

A partir de la curva guía, se han establecido cuatro clases de calidad de sitio, manteniendo la uniformidad entre ambas especies para facilitar la clasificación y la vinculación entre las mismas, si bien se ha encontrado que *N. obliqua* puede crecer en calidades más pobres de las que presenta *N. alpina* (figura 4). Los rangos de índice de sitio (IS_{45}) y las clase de calidad de sitio se han definido de la siguiente manera: clase I, superior, $IS: >19$ m; clase II, buena, $IS: 19 - 15$ m; clase III, regular, $IS: 15 - 11$ m; clase IV, pobre, $IS: <11$ m.

Las curvas que delimitan las clases de sitio han podido contener satisfactoriamente las curvas de crecimiento de

Cuadro 2. Parámetros y estadísticos de los ajustes globales o curvas guías para cada especie y en conjunto. R^2 : coeficiente de determinación (%); EEE: error estándar de la estimación (m); EAM: error absoluto medio (m); b_0 , b_1 , b_2 : parámetros o coeficientes.

Parameters and global statistics for each species and mixed settings. R^2 : coefficient of determination (%); EEA: standard error of estimate (m); EAM: mean absolute error (m); b_0 , b_1 , b_2 : parameters or coefficients.

Modelo	b_0	b_1	b_2	R^2	EEE	EAM
[4] <i>Nothofagus alpina</i>	34,3	0,0198	1,58	91,4	2,44	1,81
[4] <i>Nothofagus obliqua</i>	21,8	0,0256	1,72	65,6	4,81	3,78
[4] Mixto	25,6	0,0230	1,66	73,6	4,15	3,18

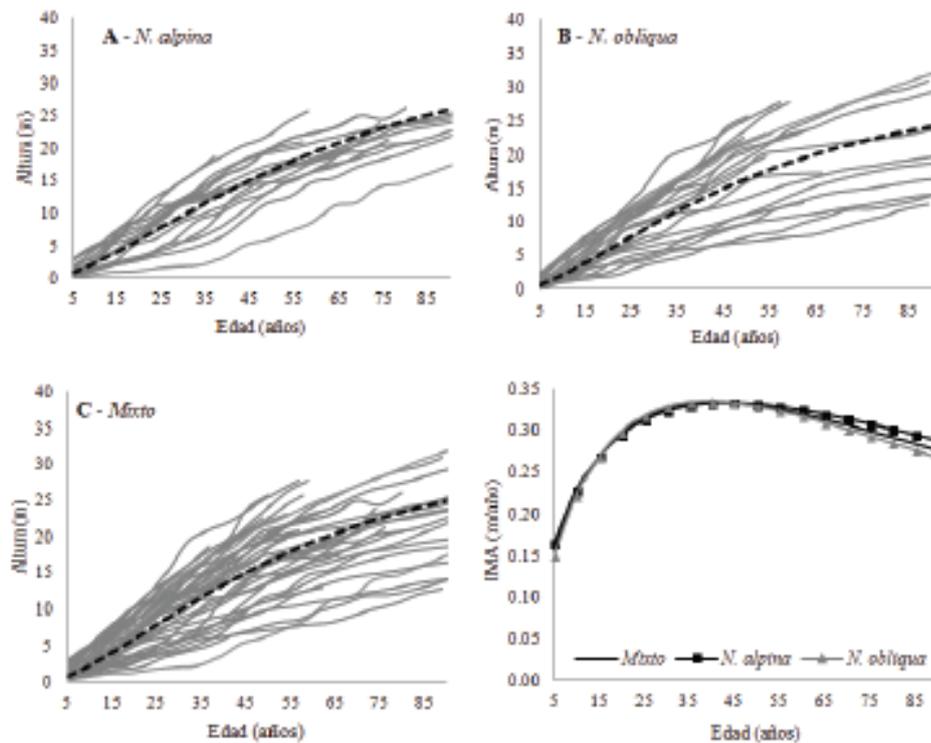


Figura 3. A, B y C. Curvas altura dominante-edad de los árboles, contrastadas con la curva guía de los modelos. D: IMA para las curvas guías.

A, B and C: Dominant height-age tree curves, contrasted with the guide curve models. D: IMA (annual mean increment) for guides curve.

los árboles de la cada clase demostrando la buena aptitud de los modelos anamórficos para expresar los patrones de crecimiento (figura 4). Además, al evaluar las curvas de las clases de sitio del modelo mixto versus las curvas de los árboles, se observa también un buen comportamiento del mismo para expresar los patrones de crecimiento de cada una de las especies (figura 5).

En el análisis de los parámetros resultantes de los ajustes, se encontró una tendencia creciente del parámetro b_0

(relacionado con la asíntota de la función) con el aumento del índice de sitio para ambas especies (figura 6), siendo superior en *N. alpina* (cuadro 3). Con respecto a los parámetros b_1 y b_2 , las tendencias de los parámetros fueron opuestas entre ambas especies. En el caso de *N. alpina* los parámetros mencionados decrecen y los de *N. obliqua* crecen con respecto al índice de sitio (figura 6).

En la comparación de las curvas de crecimiento de cada especie y por clase de sitio se observa que la diferencia de

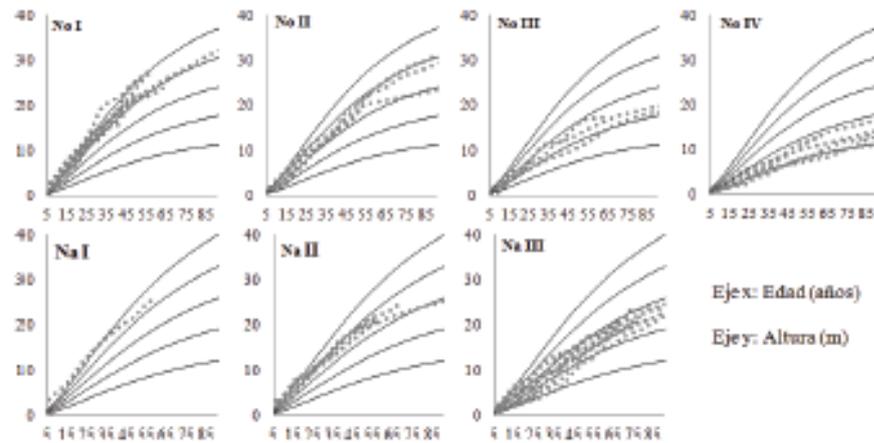


Figura 4. Familia de curvas de índice de sitio para cada especie versus los árboles de la clase. Na: *Nothofagus alpina*; No: *N. obliqua*. Los números romanos indican la clase de sitio de los árboles graficados.

Site index family curves for mixed model versus class trees. Na: *Nothofagus alpina*; No: *N. obliqua*. Roman numerals indicate the site class of the plotted trees.

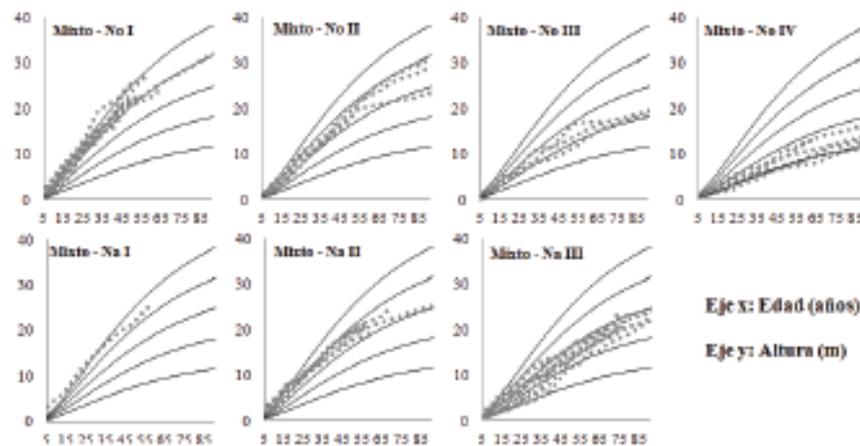


Figura 5. Familia de curvas de índice de sitio para el modelo mixto versus los árboles de la clase. Na: *Nothofagus alpina*; No: *N. obliqua*. Los números romanos indican la clase de sitio de los árboles graficados.

Site index family curves for mixed model versus class trees. Na: *Nothofagus alpina*; No: *N. obliqua*. Roman numerals indicate the site class of the plotted trees.

N. alpina por sobre *N. obliqua* a los 90 años es de 2,52 m en la clase de sitio superior, de 2,04 m para la clase de sitio buena, de 1,56 m para la clase de sitio regular y de 1,04 m para la clase de sitio pobre (figura 7A). Por tratarse de un modelo amamórfico las diferencias son proporcionalmente equivalentes entre las distintas clases de sitio y no superan el 8% (figura 7B). Las diferencias estadísticas entre el

modelo de *N. alpina* y *N. obliqua* más altas fueron en la clase superior (Sesgo=16,79; RSC=6,8; EAM=1,3) y las más bajas en las clases inferiores (sesgo=7,20; RSC=2,65; EAM=0,8) (cuadro 3).

El comportamiento del modelo mixto con respecto a los modelos por especie fue equilibrado, no observándose diferencias entre las diferencias absolutas de las estimacio-

Cuadro 3. Estadísticos de las diferencias entre las estimaciones del modelo de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua*. CS: clase de sitio; RSC: suma del cuadrado de los residuos (m), EAM: error absoluto medio (m).

Statistics of the differences between the model estimates of *N. alpina* and *N. obliqua*. CS: site class; RSC: sum of squared residuals (m), EAM: mean absolute error (m).

CS	Sesgo	RSC	EAM
I	16,79	6,18	1,30
II	13,59	5,00	1,13
III	10,39	3,82	0,96
IV	7,20	2,65	0,80

nes del IMA de los modelos por especie y el modelo mixto (prueba de t, n= 20; P= 0,508; α= 0,05). El DMA del modelo de *N. alpina* a los 90 años 0,011 m año⁻¹ por encima del modelo mixto y el IMA del modelo de *N. obliqua* a los 90 años 0,008 m año⁻¹ por debajo del modelo mixto (figura 6).

Los modelos finales fueron:

$$IS = (H_0 - 1,3) \cdot \frac{(1 - e^{-0,0198 \cdot 45})^{1,88}}{(1 - e^{-0,0198 \cdot T})^{1,88}} N. alpina$$

$$IS = (H_0 - 1,3) \cdot \frac{(1 - e^{-0,0256 \cdot 45})^{1,72}}{(1 - e^{-0,0256 \cdot T})^{1,72}} N. obliqua$$

$$IS = (H_0 - 1,3) \cdot \frac{(1 - e^{-0,0220 \cdot 45})^{1,68}}{(1 - e^{-0,0220 \cdot T})^{1,68}} Mixto$$

Donde IS: índice de sitio; H_0 : altura total (m) al tiempo T; T: EAP (años).

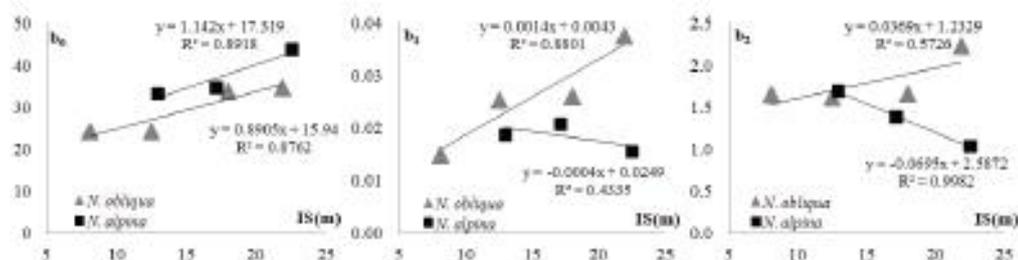


Figura 6. Distribución de los parámetros en función del índice de sitio y ajuste de modelos lineales. b_0 , b_1 y b_2 : parámetros promedio por clase de sitio, obtenidos del ajuste individual del modelo [4]; R^2 : coeficiente de determinación.

Distribution of the site index function parameters and adjust linear models. b_0 , b_1 and b_2 : Average parameters by site class, obtained from the individual adjustment of model [4]; R^2 : coefficient of determination.

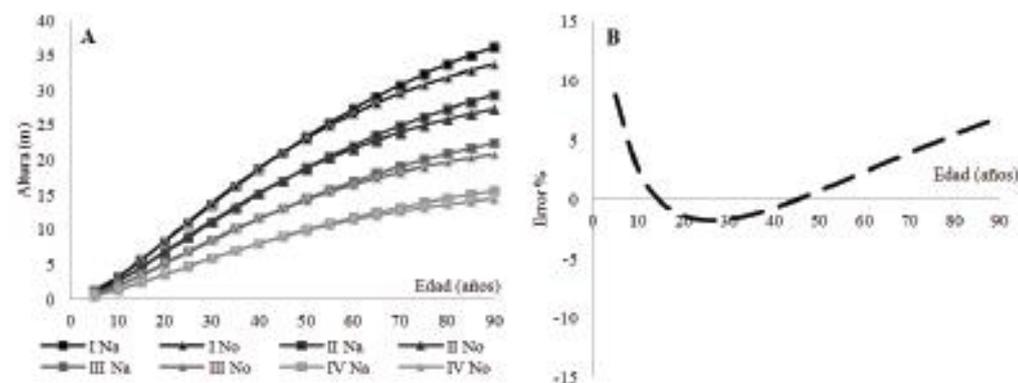


Figura 7. A) Curvas de calidad de sitio de *Nothofagus alpina* (Na) y *N. obliqua* (No). Los números romanos indican las clases de sitio. B) Diferencias porcentuales entre el modelo de *N. alpina* y *N. obliqua*.

A) Site quality *Nothofagus alpina* (Na) and *N. obliqua* (No) curves. Roman numerals indicate site classes. B) Percentage differences between the model of *N. alpina* and *N. obliqua*.

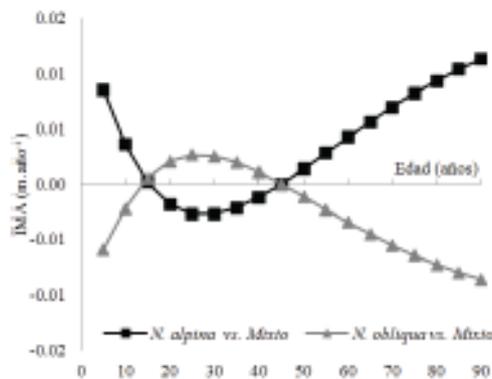


Figura 8. Diferencias en el IMA entre el modelo mixto y el de *Nothofagus alpina* y entre el modelo mixto y el de *N. obliqua*.

Differences among the IMA (annual mean increment) between the mixed model and *Nothofagus alpina* and between the mixed model and *N. obliqua*.

DISCUSIÓN

La clasificación inicial de la calidad de sitio es fundamental para diagramar esquemas silvícolas para el manejo de bosques naturales o plantaciones. Con el empleo de la altura dominante se ha podido expresar los patrones medios del crecimiento de árboles de *N. alpina* y *N. obliqua* y, con ello, establecer el índice de sitio como expresión de la potencialidad productiva. Con base biológica se han desarrollado tanto funciones de crecimiento para sendas especies, como un modelo común para las mismas, dadas las similitudes encontradas. Si bien el índice de sitio ha sido desarrollado principalmente para el estudio de una sola especie (Chatter *et al.* 1983, Ivančich *et al.* 2011), la homogeneidad de los sitios, producto de la existencia de similitudes entre las variables dimensionales y patrones de los crecimientos entre las especies estudiadas con iguales periodos de vida (Chauchard 1991, Donoso *et al.* 1993, Manos 1997, Chauchard *et al.* 1999, Chauchard y Strancia 2003) ha permitido la utilización de esta metodología en estos tipos de bosques mixtos que forman una cohorte.

El tamaño de las muestras de ambas especies es limitado, pero se puede considerar adecuado para realizar los estudios preliminares de evaluación de las calidades de sitio y representar los patrones de crecimiento de las especies en las áreas de estudio. Además, el estudio cobra valor por encontrarse casi la totalidad del bosque mixto dentro de Áreas Protegidas, que dificulta la obtención de muestras (Parque Nacional Lanín). El caso de la amplitud de sitios muestreados se considera más limitado para *N. alpina* (figura 3). Sin embargo, al encontrar similitudes en los patrones de crecimientos, tal debilidad se veía compensada al considerar ambas muestras en conjunto, por la mejor amplitud de los sitios muestreados de *N. obliqua*.

En algunos árboles se encontraron severas supresiones tempranas del crecimiento por competencia, que se han logrado evitar realizando los ajustes con la edad a la altura del pecho. Existe un antecedente del empleo de la EAP para estudios de crecimientos en altura de *N. obliqua*, realizado por Salas y García (2006) en Chile y para *N. antarctica* (Ivančich *et al.* 2011) y *N. pumilio* (Martínez Pastur *et al.* 1997) en Argentina. Con ello se logró disponer de la totalidad de árboles de la muestra. Si bien tal situación ha impedido emplear la edad real como variable de referencia, que es importante para algunos fines de la gestión forestal, esto se puede solucionar mediante la adición de una estimación independiente de años para alcanzar la altura del pecho, y adecuada a cada situación particular. Sin considerar los árboles con supresión temprana, hemos registrado para *N. obliqua* una edad media de 11 años para alcanzar 1,3 metros de altura, mientras que para *N. alpina* observamos una edad media de ocho años, sin encontrar evidencia de la influencia de la calidad de sitio en ello. Por lo que es posible generalizar una edad promedio de 10 años para ambas especies y todas las clases de sitio. Esto estaría indicando la poca influencia de las calidades de sitios en los crecimientos iniciales de estas especies, sin considerar la historia de vida particular de cada individuo. En un bosque secundario en Chile las edades registradas para alcanzar 1,3 metros fueron similares, con una media para *N. obliqua* fue de 9,2 años, pero con un mínimo de dos años y un máximo de 18 años (Salas y García 2006). Cabe señalar que, incluso con la utilización de la edad a la altura del pecho, pueden introducirse sesgos en las predicciones de altura-edad debido al hecho de que los árboles que son dominantes en el momento de muestreo pueden no haber sido dominantes en los años iniciales. Esto podría aumentar la pendiente de las curvas estimadas, aunque la magnitud del sesgo es incierta (Salas y García 2006).

La edad base o de referencia para este estudio se ha adoptado a 45 años a la altura del pecho, que representaría unos 55 años de edad real. La fijación de esta edad próxima a la mitad del turno tiene como ventaja el poder estimar con mejor precisión el IS en masas jóvenes (Ortega y Montero 1988, Chauchard 2001) y además a esas edades los árboles ya expresaron el potencial de crecimiento en altura del sitio.

Los modelos de Salas y García (2006) y Trincado *et al.* (2002) han presentado diferencias mayores en la estimación de la altura de los árboles para el área de estudio en comparación a los modelos ajustados. Probablemente las edades a estimar en el presente estudio excedan los rangos de aplicación de los modelos de Trincado *et al.* (2002), y la edad de referencia de 20 años adoptada por estos autores es demasiado baja teniendo en cuenta la supresión temprana observada. Con respecto al modelo de Salas y García (2006) los errores podrían deberse a patrones de crecimiento diferenciales, podrían ser adjudicados a las características propias de los sitios de estudio. Otra posibilidad que explique las diferencias podría ser la utilización de un modelo con una asíntota común, lo que, desde la óptica de la metodología empleada aquí, se aleja de lo biológicamente deseable.

La flexibilidad de la función [4] ha permitido expresar certeramente la variación de los crecimientos en alturas de ambas especies, que demuestran ser sensiblemente anamórficos. Salas y García (2006) han empleado la misma función para expresar el crecimiento en altura dominante de *N. obliqua*, pero a diferencia del presente estudio que se ha definido a b_0 como parámetro local, estos autores han dejado a b_1 como parámetro local y han fijado b_2 (asintota) en función de las alturas máximas registradas en Chile en otros estudios. Para ambos casos, el parámetro vinculado con la asíntota de la función carece de una interpretación biológica importante, simplemente se intenta establecer una referencia superior para el mejor ajuste e interpretación de la función en el periodo de interés y estudio.

La amplitud en el rango de los índices de sitio para *N. alpina* es de 14,5 m mientras que para *N. obliqua* es de 17,5 m, lo que permite inferir una buena variación en las calidades de sitios estudiadas. La diferencia entre los rangos de índice de sitio entre las especies se produce, principalmente, porque *N. alpina* no se establece en las calidades de sitio más pobres como ocurre con *N. obliqua*. Los bosques de *N. obliqua* cubren diferentes situaciones climáticas, con rangos más amplios de temperatura, pluviometría y topografía, pero alcanzan su mayor productividad bajo condiciones de alta pluviometría y moderadas temperaturas (Thiers *et al.* 2008).

Si bien los estadísticos de los ajustes globales fueron relativamente bajos, con un R^2 menor al 92% para el modelo de *N. alpina* y menor al 66% para el de *N. obliqua*, en este caso estos estadísticos no tienen relevancia en cuanto a bondad pues no se busca precisión sino aptitud de la función guía y la familia de curvas que es posible construir con el patrón de crecimiento de la especie. En esta situación se ajusta una función general o global para la totalidad de árboles, de todos los rangos de edades y alturas, para todas las clases de calidad de sitio. Contrariamente a lo expresado, la alta precisión y los bajos errores de un ajuste global podrían estar indicando un defecto en la amplitud de los sitios muestreados. En este sentido entonces, se puede inferir a partir del R^2 de 91,4% y los errores sensiblemente menores de *N. obliqua* respecto de *N. alpina* y el modelo mixto (cuadro 2), que su muestra tiene una baja amplitud de sitios. Tal situación podría estar subsumada al poder juntar ambas especies en un modelo mixto.

Hay autores que encontraron patrones marcadamente diferentes para las mismas especies, pero estos estudios se han centrado en crecimientos tempranos, pues han trabajado con una base de datos con una edad máxima total de 50 años (Trincado *et al.* 2002). En el presente trabajo se ha tratado de evitar el análisis a edades muy tempranas, pues es en ellas en las cuales suelen encontrarse patrones polimórficos (Chauchard 2001) y que podrían complicar el ajuste de las funciones para edades de interés más tardías.

Por otra parte, se han encontrado similitudes entre los crecimientos de ambas especies. Se observó que los máximos incrementos se dan a los 38 años para *N. obliqua* y a los 44 años para *N. alpina*, con muy pequeñas diferencias entre ellos, a pesar de que a partir de los 55 años comienzan

a manifestarse diferencias levemente superiores, llegando a los 90 años a una diferencia de 0,02 m año⁻¹. Estos valores deben considerarse solo como una referencia, pues al trabajar con modelos anamórficos, no hay culminaciones diferenciales de los *IMA* con las diferentes calidades de sitio. En estudios llevados a cabo en Chile (Trincado *et al.* 2002) se menciona que en una plantación en Chile de aproximadamente 30 años el *IMA* en altura de los árboles que componen el dosel superior fue de 0,50 m para *N. alpina* y de 0,65 m para *N. obliqua*. Estos resultados son similares a los obtenidos por nosotros, pero con una leve diferencia superior en *N. obliqua* de 0,10 m.

Los patrones de crecimiento en altura son expresados por el efecto combinado de los parámetros de la función (Chauchard 2001). La similitud en el parámetro b_0 y los comportamientos opuestos en los parámetros b_1 y b_2 entre ambas especies, demuestran que los mismos están íntimamente ligados y un valor alto o bajo de determinado coeficiente puede ser compensado por el valor de otro, pudiendo resultar en salidas semejantes. El parámetro b_0 que representa la asíntota de la función, ha mostrado una tendencia más clara y relación positiva con el índice de sitio en el caso de las dos especies. De todos modos *N. alpina* presenta una relación entre b_0 y las calidades de sitio con una pendiente ligeramente mayor, lo que explica las diferencias observadas a edades avanzadas. Las tendencias opuestas de los parámetros b_1 y b_2 en función del índice de sitio entre las especies, podrían indicar distintos patrones de crecimiento entre las especies, pero al observar las curvas resultantes, la influencia de los tres parámetros no permiten observar diferencias importantes, ni en la tasa de crecimiento ni en el punto de inflexión. Esto refuerza la hipótesis de que más allá de la explicación biológica que se le pueda dar a cada parámetro, en el caso de los parámetros b_1 y b_2 prima la auto-compensación de los mismos por sobre el efecto individual de cada uno en las salidas de la función.

La similitud entre los comportamientos de las especies estudiadas ha motivado que el modelo mixto haya demostrado una buena aptitud para expresar el crecimiento en altura dominante para ambas especies. El mismo se comporta como un promedio entre los modelos por especies, siendo exactamente iguales los tres modelos a los 15 y 45 años (figura 7). Luego de los 45 años surgen las mayores diferencias absolutas dadas por las diferencias existentes entre las asíntotas de cada modelo, sin llegar a ser consideradas importantes. Esta situación hace que si bien con el modelo mixto se pierde cierta precisión, ello no sea importante al momento de trabajar con el mismo en la silvicultura y manejo de estos bosques, dentro del periodo de edades de interés.

CONCLUSIONES

El patrón de crecimiento de *N. obliqua* y *N. alpina* resulta sensiblemente anamórfico entre las edades de 30 y 100 años y para todas las calidades de sitio estudiadas, lo que indica

la necesidad de ajustar funciones anamórficas vinculadas funcionalmente al índice de sitio. Las especies estudiadas demuestran patrones similares, reforzando la similitud encontrada en estudios anteriores en otras variables dimensionales. Tal situación ha permitido el desarrollo de un modelo único, que facilitará la evaluación de la calidad de sitio y la planificación del manejo de rodales tanto puros como mixtos. Se recomienda, sin embargo, que a medida que se vaya aumentando el número de muestras, el sistema de índice de sitio propuesto sea revisado y eventualmente calibrado.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la colaboración del Departamento Forestal del Parque Nacional Lanín y de la cátedra de Ordenación Forestal de la Universidad Nacional del Comahue. La investigación fue financiada por la Universidad Nacional del Comahue (Proyecto 04/S016 "Ecología y manejo del bosque mixto de *Nothofagus*: un avance hacia la conservación"). Finalmente, un particular agradecimiento a los evaluadores, cuyos comentarios y recomendaciones mejoraron sustancialmente la calidad del trabajo.

REFERENCIAS

- Burkhardt H, T Gregoire. 1994. Forest Biometrics. Handbook of Statistics, Vol. 12, Fourth Edition Mac Graw Hill. 619 p.
- Carrero O, M Jerez, R Macchiavelli, G Orlandoni, J Stock. 2008. Ajuste de curvas de índice de sitio mediante modelos mixtos para plantaciones de *Eucalyptus urophylla* en Venezuela. *Interciencia* 33(4):265-272.
- Chauchard L. 1991. Modelos de crecimiento individual del rauli (*Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst). *Actas 17 Jornadas Técnicas: Inventario, modelos de producción y crecimiento forestales. El dorado, Misiones: 246-276.*
- Chauchard L. 2001. Crecimiento y producción de repoblaciones de *Pinus radiata* D. Don en el territorio histórico de Gipuzkoa (País Vasco). Vitoria, España. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco. Departamento de Agricultura y Pesca N° 40. 173 p.
- Chauchard L, R Sbrancia. 2003. Modelos de crecimiento diamétrico para *Nothofagus obliqua*. *Bosque* 24(3): 3-16.
- Chauchard L, R Sbrancia, M González Peñalba, L Maresca, A Rabino. 1999. Aplicación de las leyes fundamentales de la densidad de bosques de *Nothofagus*: Regla de los -3/2 o ley de autorrateo. *Bosque* 20(2): 79-94.
- Clutter JL, J Forston, L Pienaar, G Brister, R Bailey. 1983. Timber Management: A quantitative approach. New York, USA. John Wiley & Sons. 333 p.
- Donoso P, C Donoso, V Sandoval. 1993. Proposición de zonas de crecimiento para renovales de roble (*Nothofagus obliqua*) y rauli (*Nothofagus alpina*) en su rango de distribución natural. *Bosque* 14(2): 37-55.
- Deaper N, H Smith. 1981. Applied regression analysis. New York, USA. John Wiley & Sons. 673 p.
- Esse CR, CO Navarro, JC Finares. 2007. Curvas de índice de sitio para *Nothofagus dombeyi* en la zona preandina, provincia de Cautín, IX Región, Chile. *Bosque* 28(2): 142-151.
- Esse C, PJ Donoso, V Gerding, C Navarro, F Encina-Montoya. 2014. Modelling dominant height and site index in different edaphoclimatic zones of *Nothofagus dombeyi* secondary forest in the Andes of south-central Chile. *Southern Forests* (3): 1-8.
- Frugoni MC, A Rabino, L Chauchard. 2005. La distribución de los bosques de *Nothofagus* y su relación con los factores de sitio en una sub-cuenca de la Patagonia Andina. In Acta del tercer Congreso Forestal Argentino y latinoamericano (ID 145). Corrientes, Argentina. ISSN 0329-1103. p. 89-90.
- Ivancich H, G Martínez Pastur, P Peri. 2011. Modelos forzados y no forzados para el cálculo del índice de sitio en bosques de *Nothofagus antarctica* en Patagonia Sur. *Bosque* 32(2): 135-145.
- Manos PS. 1997. Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequences (ITS): taxonomic congruence with morphology and plastid sequences. *American Journal of Botany* 84: 1137-1155.
- Martínez Pastur G, PL Peri, R Vukasovic, S Vaccaro, V Piriz Carrillo. 1997. Site index equation for *Nothofagus pumilio* Patagonian forest. *Phyton* 61(1/2): 55-60.
- Ortega A, G Montero. 1988. Evaluación de la calidad de las estaciones forestales. Revisión bibliográfica. ICONA, Madrid. *Ecología* 2: 155-184.
- Osuni S. 1983. Applicabilité de la fondion de Richards à l'analyse de Croissance de l'arbre. *Les colloques INRA* 17:77-86.
- Ramírez C, Figueroa H. 1987. Fisiología de los *e* de la zona higromórfica Chilena. *Bosque* 8(2): 127-132.
- Richards FJ. 1959. A flexible growth function for empirical use. *The Journal of Experimental Botany*. 10(29): 290-300.
- Salas C, O García. 2006. Modelling height development of mature *Nothofagus obliqua*. *Forest Ecology and Management* 229(1-3): 1-6.
- Thiers O, V Gerding, E Hildebrand. 2008. Renovales de *Nothofagus obliqua* en centro y Sur de Chile: Factores de sitio relevantes para su productividad. In Bava J, OA Picco, MB Pildain, P López, I Orellana eds. Libro de actas de Eco Reuniones. Segunda Reunión sobre los *Nothofagus* en la Patagonia. Esquel, Chubut, Argentina. p. 255-260.
- Thrower JS. 1989. Site quality evaluation using site index. Silviculture Institute of British Columbia. 11 p.
- Trincado G, A Kiviste, K Von Gadow. 2002. Preliminary site index model for native roble (*Nothofagus obliqua*) and rauli (*N. alpina*) in Chile. *New Zealand Journal of Forest Science* 32(3): 322-333.
- Vancly JK. 1994. Modelling Forest Growth and Yield. Wallingford UK. By CAB International. 304 p.
- Zeide B. 1993. Analysis of growth equations. *Forest Science* 39(3): 594-616.
- Zepeda B, B Rivero. 1984. Construcción de curvas anamórficas de índice de sitio: Ejemplificación del método de Curva Guía. *Revista Ciencia Forestal* 51(9): 1-38.

Recibido: 25.11.14

Aceptado: 17.04.15

