



CENTRO UNIVERSITARIO
REGIONAL DE BARILOCHE

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE

Estudio de las interacciones positivas y
negativas sobre el crecimiento de
Austrocedrus chilensis
durante una etapa inicial de desarrollo,
en un matorral sucesional méxico.



Por Ingeniero Forestal Federico J. Letourneau

Director: Dr. Tomás Schlichter

Trabajo de Tesis para optar al título de
Doctor en Ciencias Biológicas

2006

Resumen

La organización de las comunidades vegetales y su dinámica está determinada en cierto grado por las interacciones que suceden entre las especies que la componen. Estas interacciones se producen debido a que al crecer y desarrollarse una especie afecta los recursos disponibles y condiciones de crecimiento de otras especies que coexisten espacial y temporalmente. La facilitación y competencia son dos clases diferentes de interacciones (positivas y negativas respectivamente), y han sido identificadas como factores importantes en la dinámica de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et. Bizarri.

La mayoría de estas interacciones ocurren a través de un factor intermediario, como por ejemplo la sombra. En este sentido la modificación de la intensidad lumínica por debajo del dosel de la vegetación, puede inducir cambios morfológicos y fisiológicos sobre las plantas, y por lo tanto puede afectar su crecimiento y supervivencia. Se ha comprobado que *A. chilensis* requiere inicialmente para su germinación y establecimiento el efecto protector de especies arbustivas, y también se conoce que con posterioridad estos mismos arbustos pueden afectar negativamente su crecimiento. Sin embargo el signo e intensidad de las interacciones puede variar en relación a las condiciones climáticas y al estadio de vida de los individuos involucrados, y se desconoce como estos factores pueden afectar el crecimiento y supervivencia de los renovales de *A. chilensis*.

El objetivo de esta tesis fue el de estudiar el signo e intensidad de la interacción entre *A. chilensis* y los arbustos en la etapa comprendida entre el estadio en que los pequeños plantines ya se encuentran establecidos hasta que sobresalen del dosel de la vegetación, bajo la hipótesis de que el balance neto de la interacción depende de:

Las características climáticas durante el período de crecimiento, y
del tamaño relativo del árbol juvenil de *A. chilensis* en relación a los arbustos.

Para verificar esta hipótesis y comprender algunos de los mecanismos involucrados se establecieron tres objetivos de investigación:

Descripción de la respuesta morfológica y fisiológica de *A. chilensis* en relación a condiciones de crecimiento de intensidad lumínica variable (aclimatación).

Estudio del signo y la intensidad de la interacción en relación a las condiciones climáticas y la importancia relativa de *A. chilensis* y los arbustos,

Integración de estos conocimientos en un modelo de simulación del crecimiento de plantas individuales en condiciones de sombreado.

Para llevar adelante estas investigaciones se establecieron ensayos donde se observó el crecimiento y supervivencia, durante tres años, de renovales correspondientes a distintas relaciones de importancia entre *A. chilensis* y arbustos. También se utilizaron plantas que fueron sometidas a la remoción de la vegetación, y se comparó la respuesta en crecimiento de estas dos clases de plantas en años de condiciones climáticas contrastantes. Estas últimas se evaluaron a través de la precipitación acumulada, la integral del déficit de presión de vapor, humedad y temperatura del suelo. La importancia relativa entre los renovales y los arbustos se estableció a través de mediciones del tamaño del tallo principal y de la copa de los renovales y de perfiles porcentuales de luz por debajo del dosel de la vegetación arbustiva.

Para evaluar los cambios morfológicos y fisiológicos inducidos por la sombra se emplearon datos de renovales en condiciones naturales de crecimiento y plantines sometidos a distintos niveles de sombreado artificial. En estos se describieron variables fotosintéticas, de morfología de las hojas e incluso de distribución de biomasa entre componentes (tallos, hojas y raíces) en relación a la intensidad lumínica.

El modelo de simulación del crecimiento se construyó de acuerdo a los conceptos de la Dinámica de Sistemas. Para esto se identificaron los principales factores y relaciones considerados como determinantes del crecimiento de *A. chilensis*. El modelo se parametrizó obteniéndose un modelo cuantitativo, que se empleó para analizar el comportamiento del mismo en relación a cambios en la intensidad lumínica bajo el dosel del arbustal.

En relación al primer objetivo se comprobó que la aclimatación a la intensidad lumínica induce cambios morfológicos y fisiológicos en *A. chilensis*. Se probó estadísticamente que el área foliar específica era distinta entre plantas de sol y sombra, y

esto también se manifestaba en el tamaño de sus hojas. Esta adaptación permitió utilizar el tamaño de las hojas como un estimador de la intensidad lumínica. Además los plantines aclimatados al sol presentaron una tasa de fotosíntesis neta máxima mayor que los de sombra y una menor eficiencia fotosintética. Se observó también en los primeros una mayor densidad del follaje, un mayor crecimiento en biomasa total y en la asignación de esta a las raíces. Las plantas de sombra mostraron una alta proporción de superficie transpirante en relación al tejido conductivo y masa de raíces, que las haría más propensas a condiciones hídricas desfavorables.

En cuanto al signo e intensidad de la interacción se estableció que las condiciones climáticas durante el corriente año de crecimiento influyeron tanto en la magnitud como en el momento de culminación del incremento en diámetro. De acuerdo a los datos meteorológicos obtenidos y a su comparación con series históricas las condiciones climáticas fueron definidas como secas, húmedas y muy húmedas. En las plantas testigos la fecha de culminación de crecimiento en diámetro se anticipó y el incremento anual del volumen del tallo disminuyó a medida que las condiciones de crecimiento eran más xéricas.

La remoción de los arbustos también influyó sobre el crecimiento variando la respuesta de las plantas en función de las condiciones climáticas. Cuando estas fueron húmedas a muy húmedas el desarbustado prolongó el período de crecimiento alcanzándose mayores crecimientos del tallo en comparación con los testigos. Por otra parte cuando el manejo de la vegetación se realizó en el año seco la culminación del crecimiento se adelantó. El desarbustado también provocó la mortalidad de plantas, principalmente de las más pequeñas. La integración de la información de crecimiento y mortalidad a través de un índice relativo de facilitación permitió evaluar la respuesta de las plantas en función de su tamaño y de las condiciones climáticas. Estos resultados concuerdan con la teoría acerca de la interacción entre plantas, donde el efecto de facilitación de las plantas nodrizas se pone de relieve en condiciones xéricas, mientras que por el contrario es de competencia en condiciones húmedas de crecimiento. Por otra parte independientemente de las condiciones climáticas pareciera ser que los arbustos siempre ejercen un efecto facilitativo sobre las plantas más pequeñas. Esto podría deberse a la influencia que tienen los cambios morfológicos y fisiológicos, inducidos por la aclimatación a la sombra, sobre la susceptibilidad de las plantas al estrés hídrico.

Mediante el modelo de simulación se pudo cuantificar de forma preliminar el efecto competitivo que tienen los arbustos, debido a que reducen la intensidad lumínica,

afectando esto distintos componentes que intervienen en la dinámica foliar de los renovales de *A. chilensis*. La aplicación del modelo permitió evaluar y comparar el efecto que tendría el manejo de la masa de arbustos respecto de no aplicar manejo alguno, concluyendo que es posible aumentar el crecimiento de los renovales por efecto del incremento de la intensidad lumínica lograda por la remoción parcial de la vegetación.

Palabras Clave: *Autrocedrus chilensis*, facilitación, competencia, aclimatación a la sombra, dinámica de sistemas.

Abstract

The organization of vegetal communities and their dynamics is triggered in certain degree by the interactions that happen among the species that they compose it. These interactions are occurring because when they grow affects the available resources and conditions of growth of other species that coexist. Facilitation and competition are two different sort of interactions (positive and negative respectively), and they have been identifying as important factors in the dynamics of *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic. Serm. *et.* Bizarri

The majority of these interactions occur through an intermediary factor, e.g the shadow. In this sense the modification of the light intensity under the canopy of vegetation, may induce physiological and morphological changes on plants, and therefore can affect its growth and survival. It has been verified that *A. chilensis* requires, at least initially for its germination and establishment, the protective effect of bushy species, and also is known that later these same bushes can affect negatively its growth. Nevertheless the sign and intensity of the interactions can vary relating to climatic conditions and to the life stage of the plants involved, and it does not know how these factors can affect growth and survival of *A. chilensis*.

The objective of this thesis was to study sign and intensity of the interaction between *A. chilensis* and the bushes in the phase which the small seedlings are already established under canopy until they exceeded the canopy of vegetation, with the underlying hypothesis that net balance of the interaction depends on: The climatic conditions along growth season and relative size of the *A. chilensis* to bushes.

To verify this hypothesis and to understand some of the mechanisms involved three objectives of investigation were setted:

- Description of the physiological and morphological response of *A. chilensis* relating to light intensity (on acclimated plants).
- Study of the sign and intensity of the interaction relating to the climatic conditions and the relative importance of *A. chilensis* to bushes,
- Integration of this knowledge in a model of simulation of growth of individual plants in shaded conditions.

To carry ahead this research it were established two trials. One where growth, survival and culmination date of growth (on season) was observed in a control situation.

Plants were also subjected to removal of vegetation. Response in years of contrasting climatic conditions was compared. Climatic conditions were evaluated through the rainfall accumulated along the entire growing season, integration of the maximum daily vapor pressure deficit, air relative humidity and temperature of the forest floor. A relative measurement of *A. chilensis* to shrubs size was established and light profiles under canopy was characterized using Par fraction measurements.

Physiological and morphological changes induced by the shadow were evaluated using saplings growing under shadowed natural and artificial conditions. Photosynthetic parameters, leaf morphology and biomass distribution among components (stems, leaves and roots) were measured.

The growth simulation model was built according to concepts of Systems Dynamics theory. Main factors affecting growth of *A. chilensis* were identified and then arranged in a qualitative model. Afterward this model was parameterized and a quantitative model was used to analyze saplings growth patterns in relation to light profiles and its changes as simulating vegetation management.

In relation to first objective it was verified that acclimation to light intensity induced physiological and morphological changes in *A. chilensis*. SLA was statistically different among sun and shaded acclimated plants and leaves sizes was inversely correlated with light intensity. Seedlings acclimated to sun conditions presented a higher *A_{max}* than those to deep shadow, however the former showed a lower photosynthetic quantum efficiency. Differences in foliar density were also observed among these kinds of plants, with a higher total biomass increment and proportionally more biomass allocated to roots. Shaded plants showed a high proportion of transpiration surface / sapwood area ratio that would do them more prone to unfavorable water conditions.

According to weather data gathered and by comparison with historic series the climatic conditions during the research were defined as dry, humid and very humid. Climate along growing season affected sign and intensity of interactions. Under xeric conditions plants showed an early growth culmination date in diameter and a lower stem volume increment. The removal of bushes also influenced the growth varying the response of plants according to climatic conditions. When climatic conditions were humid to very humid, the removal of shrubs prolonged the period of growth.

On the other hand when the management of the vegetation was carried out in a dry year the culmination of growth was early. The applied treatment also caused mortality, mainly of the smallest sized plants. Integration of these results through a

relative facilitation index it allowed to evaluate the response of plants as a function of its size and on climatic conditions.

These results agree with the theory about the interaction among plants, where the effect of facilitation of nurse plants is highlighted under xeric conditions, while on the contrary the balance of interactions is of competence when climatic conditions are mesic. On the other hand and independently of climatic conditions it seems to be that bushes always exert a positive effect on the smallest plants. This would be able due to the physiological and morphological changes induced by the acclimation to shade have on water stress susceptibility of plants. These results agree with current theories about interaction (facilitation and competition) that occur among plants.

The developed simulation model allowed the quantification of negative interactions that shrubs exert on *A. chilensis* saplings, due to the effect that shrubs shade have on various components of saplings growth, mainly related to foliar dynamics. The model implementation also permitted to evaluate and compare results of non-management practice vs partial shrubs removal. As conclusion of the model evaluation it is possible to increase sapling growth by means of the increment of incident light due to partial removal of vegetation.

Keywords: *Austrocedrus chilensis*, facilitation, competition, shade acclimation, system dynamics.

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a Tomás Schlichter y Ernesto Andenmatten por haber confiado en mi capacidad para llevar adelante este proyecto. También quiero expresar mi gratitud hacia el CONICET que me otorgó la beca de postgrado que hizo posible mi dedicación plena a esta tarea. Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria que puso a disposición recursos e instalaciones para llevar adelante las investigaciones planificadas. También debo mencionar el aporte realizado por la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación, que a través del Proyecto Forestal de Desarrollo apoyaron económicamente mi asistencia a los cursos de postgrado. A la Asociación Cooperadora de la EEA INTA Bariloche que contribuyó con fondos para la realización de las tareas de experimentación. Quiero extender mi agradecimiento a Estela Raffaele, Mónica Bertillier y Pablo Peri, que en su función de jurados de esta tesis hicieron valiosos aportes para mejorar su comprensión y calidad científica.

Quiero realizar una especial mención a la tarea desarrollada por Nicolás De Agostini, quien contribuyó notablemente con los experimentos a campo. También al grupo de Ecología Forestal de la Estación Experimental Agropecuaria INTA Bariloche que facilitaron el instrumental para las mediciones de luz, fotosíntesis y contenido de agua del suelo. A María Elena Fernandez, Javier Gyenge y Verónica Rusch, que a través de las discusiones mantenidas se pudo mejorar los aspectos fisiológicos abordados en esta tesis. A mi hermano Pablo y a mis padres, que aportaron recursos que posibilitaron la adopción de la tecnología Palm, hecho que permitió la recolección de un gran volumen de datos de forma económica. A Martin Lohrmann y Betina Letourneau que hicieron posible y amenas mis estadías en Buenos Aires durante los cursos de postgrado. Finalmente quiero agradecer a Lourdes, a Claudia y a la madre naturaleza que son mi permanente fuente de inspiración en todo lo que emprendo.

Tabla de Contenido

1 La interacción entre plantas: El caso de <i>Austrocedrus chilensis</i>	17
1.1 Introducción.....	17
1.2 Área de Estudio	21
1.3 Bibliografía.....	23
2 Efecto del sombreado sobre la fisiología, morfología y crecimiento de plantines y renovales de <i>A. chilensis</i>	26
2.1 Introducción.....	26
2.1.1 Objetivo:	29
2.2 Materiales y Métodos.....	30
2.2.1 Descripción del tratamiento lumínico y de las plantas utilizadas.....	31
2.2.2 Determinación del área foliar específica y características morfológicas de la hojas.....	32
2.2.3 Construcción de curvas de fotosíntesis a saturación de luz.....	35
2.2.4 Determinación del incremento anual en peso seco total de un plantín del ensayo 1 y su relación con el peso de hojas.....	36
2.2.5 Determinación de la Densidad de hojas de la copa.....	37
2.2.6 Estudio de la relación área foliar - área tejido conductivo del tallo.....	39
2.2.7 Asignación de biomasa en raíces, tallos y hojas.....	40
2.2.8 Análisis del crecimiento en diámetro, altura y del cociente entre ambos.....	41
2.3 Resultados	41
2.3.1 Morfología de la hoja, área foliar específica e intensidad lumínica.....	41
2.3.2 Diferencias fotosintéticas en plantines de sol y sombra.....	44
2.3.3 Incremento total en biomasa en relación al peso seco de hojas.....	46
2.3.4 Densidad de hojas de la copa.....	47
2.3.5 Relación Área foliar-área de tejido conductivo.....	49
2.3.6 Asignación de biomasa por componente (raíces, tallos y hojas).....	49
2.3.7 Análisis del efecto de la sombra en el crecimiento y en el cociente altura / diámetro de plantines.....	49
2.4 Discusión.....	52
2.5 Conclusiones.....	56
2.6 Bibliografía.....	58

2.7 Anexo Metodología para el cálculo del volumen neto de copa.....	61
3 Efecto del tamaño del árbol y las condiciones climáticas en el	
balance de la interacción entre <i>A. chilensis</i> y las especies	
arbustivas.	66
3.1 Introducción.....	66
3.1.1 Objetivo	68
3.1.2 Hipótesis	68
3.2 Materiales y métodos	69
3.2.1 Definición del ensayo para establecer el signo e intensidad de la interacción.	69
3.2.2 Determinación de la fecha de culminación de crecimiento en diámetro de plantas	
testigos y desarbustadas.	70
3.2.3 Desarrollo del índice de intensidad relativa de facilitación (IRF).....	71
3.2.4 Caracterización de las condiciones climáticas.	74
3.2.5 Efecto de la remoción de los arbustos en el contenido de agua y temperatura del	
suelo.....	75
3.3 Resultados	76
3.3.1 Condiciones climáticas	76
3.3.2 Intensidad del desarbustado en relación al tamaño de las plantas.....	80
3.3.3 Efecto del desarbustado sobre el crecimiento en comparación con los árboles	
testigos.	80
3.3.4 Efecto de las condiciones climáticas sobre el crecimiento de las plantas testigos.	
81	
3.3.5 Mortalidad de las plantas desarbustadas	83
3.3.6 El balance neto de la interacción.....	83
3.4 Discusión.....	84
3.4.1 Condiciones climáticas	84
3.4.2 El crecimiento en relación a la condición climática (seca – húmeda – muy	
húmeda).....	85
3.4.3 El crecimiento en relación al tratamiento (testigo - desarbustadas)	86
3.4.4 El balance neto de la interacción.....	87
3.4.5 Aplicación del conocimiento de las interacciones para el manejo de la	
vegetación.....	88
3.5 Conclusiones.....	90
3.6 Bibliografía.....	92
3.7 Anexo Tablas de resultados estadísticos	95
3.7.1 Comparación del incremento anual en volumen entre tratamiento para cada	
condición climática.	95

3.7.2	Comparación de las fechas de culminación del crecimiento en diámetro entre tratamientos para una determinada condición climática.	98
3.7.3	Comparación de las fechas de culminación del crecimiento en diámetro y altura para el mismo tratamiento según la condición climática.	104
3.7.4	Comparación entre condiciones climáticas del incremento anual en volumen para las mismas plantas testigos.	108
3.7.5	Análisis de varianza para establecer diferencias en el crecimiento relativo en volumen del tallo por clase de tamaño entre árboles testigos y desarbustados.	109

4 Modelo de simulación del crecimiento de renovales de *A.*

chilensis, basado en condiciones naturales de sombreado.

.....	110
4.1 Introducción.....	110
4.1.1 Objetivos.....	112
4.2 Materiales y métodos.....	113
4.2.1 Conceptualización, formulación, prueba e implementación del modelo.....	113
4.2.2 Conceptualización del modelo.....	113
4.2.3 Formulación del modelo en Stella.....	116
4.2.4 Prueba del modelo.....	127
4.2.5 Implementación.....	130
4.3 Resultados.....	131
4.3.1 Intensidad lumínica.....	131
4.3.2 Dinámica foliar.....	136
4.3.3 Crecimiento del tallo.....	141
4.3.4 Prueba del modelo.....	144
4.3.5 Implementación del modelo.....	147
4.3.6 Evaluación del efecto de la forma de la copa sobre la estimación del crecimiento. 150	
4.3.7 Efecto del método de determinación del peso de hojas (estimado por modelo u observado) sobre el crecimiento.....	151
4.4 Discusión.....	152
4.4.1 El crecimiento en altura y el desplazamiento vertical de la base de la copa.	152
4.4.2 El peso y la densidad de hojas de la copa del renoval.....	154
4.4.3 Las características del arbustal y la intensidad lumínica.....	158
4.4.4 Implicancias de la implementación del modelo para el manejo de la vegetación 159	
4.5 Conclusiones.....	161
4.6 Bibliografía.....	162

4.7 Anexo. Ecuaciones del modelo, según el formato del programa de computación Stella 8.0.....	167
4.8 Anexo. Determinación del perfil de copa de renovales de <i>A. chilensis</i>	170
5 Conclusiones generales.	173
5.1 Bibliografía.....	175
6 Publicaciones en el marco de esta tesis	177
6.1 Effect of climatic conditions and tree size on <i>Austrocedrus chilensis</i> -shrub interactions in northern Patagonia.	178
6.2 <i>Juniperus occidentalis</i> and <i>Austrocedrus chilensis</i> : These north-south cousins live in similar environments but their ecophysiology is very different.	179
6.3 Evaluación del tamaño de copa como estimador del Crecimiento de árboles juveniles de <i>Austrocedrus chilensis</i> (D.Don)pic. Serm. Et Bizzarri.....	180
6.4 Modelo de simulación del crecimiento de árboles juveniles de Ciprés de la Cordillera bajo condiciones naturales de sombreado.....	181
6.5 Manejo Silvícola de Renovales de Ciprés de la Cordillera: Conocer su eco- fisiología para intervenir apropiadamente.....	182

Lista de Figuras y Tablas

Figura Nro 1.1. Componentes efecto y respuesta de las interacciones indirectas entre plantas. Modificado de Goldberg (1990).....	18
Figura 2.1. Imagen digitalizada de porciones de ramitas de plantines de <i>A. chilensis</i> aclimatadas a sol y sombra, donde se indican los distintos tipos de hojas y la medición de DMHO.	27
Figura Nro. 2.2. Fotografías de plantas y porciones de ramitas correspondientes a los tratamientos de cobertura nula y alta, del ensayo de plantines en vivero.....	43
Figura Nro 2.3. Relación entre la intensidad lumínica en las hojas y su morfología (DMHO) en renovales.	42
Figura Nro 2.4. Relación entre fotosíntesis e intensidad lumínica para plantines del experimento 1 aclimatados al sol y sombra y modelos hiperbólicos rectangulares ajustados.....	46
Figura Nro 2.5. Ajuste de la relación diámetro - peso total de la planta para 3 niveles de cobertura (alta, media y nula) en plantines del experimento 1.	47

Figura Nro 2.6. Incremento anual en peso de un plantín del experimento 1 en relación a su peso de hojas, para tres niveles de cobertura (Nula, media y alta).	47
Figura Nro. 2.7. Densidad de hojas de la copa en relación a la intensidad lumínica (<i>Fracción LFA</i>).	48
Figura Nro 2.8. Evolución del diámetro promedio de plantines del experimento 1 por cobertura (alta, media y nula) durante tres años de aclimatación.	50
Figura Nro 2.9. Evolución de la altura promedio de plantines del experimento 1 por cobertura (alta, media y nula) durante tres años de aclimatación.	50
Figura Nro 2.10. Evolución de la relación altura \ diámetro durante tres años de aclimatación de los plantines del experimento 1a la cobertura artificial.	51
Figura Nro 2.11. Evolución del cociente altura/diámetro posterior al desarbustado en renovales de <i>A. chilensis</i> del experimento 2	52
Figura Nro. 2.12. Diagrama de influencias de la intensidad lumínica sobre el crecimiento y fisiología de un plantín de <i>A. chilensis</i> y su efecto sobre las condiciones propicias para que ocurra el estrés hídrico.	57
Figura Nro 2.13. Fotografías de plantas y esquema simplificado mostrando el concepto de volumen de copa en plantines y renovales de <i>A. chilensis</i>	62
Figura Nro 2.14. Esquema de las mediciones de la copa realizadas en los plantines y renovales de Ciprés de la Cordillera, utilizadas para computar el volumen neto de copa.	63
Figura Nro 3.1. Evolución de la temperatura del suelo a 10 cm de profundidad en sitios testigos y desarbustados, para las temporadas de crecimiento con condiciones climáticas secas y muy húmedas.	77
Figura Nro 3.2. Evolución del contenido de humedad del suelo en sitios testigos y con remoción de vegetación, para el año seco y muy húmedo.	78
Figura Nro 3.3. Evolución del déficit de presión de vapor máximo diario y precipitación para el período de crecimiento correspondiente a los tres años de ensayos.	79
Figura Nro. 3.4. Porcentaje de plantas muertas por clase de tamaño, posterior al desarbustado bajo condiciones climáticas secas, húmedas y muy húmedas.	83
Figura Nro 3.5. Valores del índice de Intensidad Relativa de Facilitación por clase de tamaño, para las temporadas de crecimiento 2000-2001 (a), 2001-2002 (b) y 2002-2003 (c).	84

Figura Nro 4.1. Ejemplo de un diagrama de causas circulares, donde se muestra las retroalimentaciones positivas y negativas entre la masa de hojas de la planta, su crecimiento y la pérdida de hojas por autosombreado.	114
Figura Nro. 4.2. Diagrama de causas circulares que describe las relaciones entre componentes del modelo de árboles juveniles – arbustos.	115
Figura Nro 4.3. Diagrama en notación de <i>Stella</i> que muestra las relaciones que determinan la masa de hojas de la planta descritas en la Figura Nro 4.1.	117
Figura Nro 4.4. Mapa de las relaciones y componentes del modelo, expresado en notación de flujos y acumulaciones, empleando el programa de computación Stella.	120
Figura Nro. 4.5 Definición de la intensidad lumínica de un árbol juvenil.	121
Figura Nro 4.7. Perfil de luz de la vegetación para dos arbustales de 5,0 m (A) y 3,0 m (B) de altura.	132
Figura Nro 4.8. Perfil de luz de la vegetación medido a distintas horas y días del año.	133
Figura Nro 4.9 Representación de la relación entre el desplazamiento vertical de la copa de un árbol juvenil y su intensidad lumínica.....	134
Figura Nro 4.10. Relación entre Incremento anual en altura y la intensidad lumínica en el ápice.	135
Figura Nro 4.11. Representación de las relaciones del componente Dinámica foliar. .	137
Figura Nro 4.12. Relación entre el incremento anual en volumen bruto de copa y el volumen bruto de copa al inicio del período anual de crecimiento.....	138
Figura Nro 4.13. Relación entre el volumen no foliado de copa y el volumen bruto de copa.....	139
Figura Nro 4.14. Densidad de hojas de la copa en función de la intensidad lumínica a la mitad de la copa, en plantines de <i>A. chilensis</i>	140
Figura Nro 4.15. Fotografías de plantines (A) y renovales (B) aclimatados a la sombra y a pleno sol donde se resalta la densidad de hojas de sus copas	141
Figura Nro 4.16. Relación entre el peso de hojas y el crecimiento del tallo explicado sobre el esquema del renoval.	142
Figura Nro 4.17. Relación entre el incremento del volumen del tallo y el peso de hojas de un renoval. n=49	143
Figura Nro 4.18. Distribución de los errores porcentuales de predicción del incremento en volumen del tallo. n=23	143

Figura Nro 4.19. Efecto la estructura del arbustal sobre el desarrollo de un renoval...	145
Figura Nro 4.20. Condiciones de intensidad lumínica simulado en la implementación del modelo, correspondientes a la situación testigo, desarbustado parcial y de crecimiento de los arbustos.....	149
Figura Nro 4.21. Resultados de la etapa de implementación del modelo.....	149
Figura Nro. 4.22 Efecto de la forma de la copa sobre la estimación del incremento anual del volumen del tallo.....	150
Figura Nro. 4.23. Comparación del peso de hojas observado y estimado como estimador del crecimiento de renuevos de <i>A. chilensis</i>	151
Figura nro 4.24. Relación entre el tamaño del renoval y la intensidad lumínica a la mitad de su copa.....	157
Figura Nro. 4.25. Perfil de copa relativo de juveniles de Ciprés de la Cordillera y distribución de los errores de predicción del largo de rama relativo.....	172
Tabla Nro. 2.1. Fracción de LFA obtenida en el experimento 1 de plantines en vivero.....	31
Tabla Nro. 2.2. Distribución de frecuencias de renovales por clases de <i>fracción LFA</i> .	34
Tabla Nro 2.3. Descripción del tamaño de plantines utilizados para el ajuste de la ecuación Nro. 2.6, n=60.....	37
Tabla Nro 2.4. Parámetros fisiológicos, morfológicos y de crecimiento de plantines de los tratamientos de cobertura alta, media y nula.....	45
Tabla Nro 3.1 Fecha de culminación del crecimiento en diámetro, de acuerdo a las condiciones climáticas y tratamiento.....	81
Tabla Nro 3.2 Incremento anual en volumen promedio (n=21) para plantas testigos en las tres condiciones climáticas (Ver anexo 3.7.4 tablas de resultados estadísticos)	81
Tabla Nro 3.3 Tasas relativas de crecimiento en volumen del tallo por clase de tamaño y condición climática.....	82
Tabla Nro 4.1. Perfiles de luz de arbustales utilizados en la etapa de prueba del modelo.....	128
Tabla Nro. 4.2. Perfiles de luz empleados en la etapa de implementación del modelo.....	130
Tabla Nro 4.3. Diferencias entre la situación de desarbustado parcial y crecimiento de arbustos en relación al testigo, para el último año de simulación.....	148

1

La interacción entre plantas: El caso de *Austrocedrus chilensis*

1.1 Introducción

La organización de las comunidades vegetales y su dinámica está determinada en cierto grado por las interacciones que suceden entre las especies que la componen (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992). Estas interacciones se producen debido a que al crecer y desarrollarse una especie afecta los recursos disponibles y condiciones de crecimiento de otras especies, que coexisten espacial y temporalmente. La facilitación y competencia son dos clases diferentes de interacciones (positivas y negativas respectivamente), y han sido identificadas como factores importantes en la dinámica de *Austrocedrus chilensis* (Kitzberger *et al.*, 2000).

Esta clase de interacciones no son exclusivas de un ecosistema, grupo funcional de plantas o clima en particular. En la literatura es posible hallar ejemplos de efectos facilitativos para: zonas de dunas costeras marítimas (Deirdre y Young, 2002; Frank, 2003; Martínez 2003), ecosistemas de prados alpinos (Badano *et al.*, 2002), en suelos de origen volcánico (Walker y Vitousek, 1991), en tierras tropicales degradadas (Duncan y Chapman 2003) en pantanos salitrosos (Berteness y Ewanchuk 2002; Rubio - Casal *et al.*, 2001; Egerova *et al.*, 2003) e incluso en ecosistemas áridos (Facelli y Temby, 2002). También se ha observado que estas interacciones pueden suceder entre distintas especies de árboles (Walker y Vitousek, 1991), árboles y pastos (Duncan y Chapman 2003; Fernandez 2003), árboles y arbustos (Castro *et al.*, 2002; Kitzberger *et al.*, 2000), y entre especies de arbustos (Schenk y Mahall 2002; Raffaella y Veblen 1998).

La mayoría de las interacciones entre individuos de plantas ocurren a través de un factor intermediario como pueden ser los recursos luz, agua y nutrientes, polinizadores, dispersadores, herbívoros o incluso microbios simbioses. Estas interacciones indirectas en realidad pueden describirse como un proceso de dos fases, donde una o ambas plantas tienen un efecto sobre la abundancia de recursos y a su vez

una respuesta a la abundancia de estos (Goldberg 1990), y dependiendo del tamaño de los individuos pueden ser simétricas o asimétricas. En la Figura Nro 1.1 se representa la interacción según lo propuesto por Goldberg (1990).

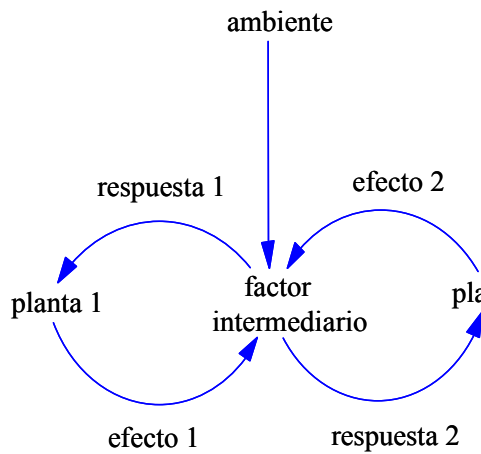


Figura Nro 1.1. Componentes efecto y respuesta de las interacciones indirectas entre plantas. Modificado de Goldberg (1990).

Nota Tabla Nro 1.1 El término respuesta Nro #, en la Figura Nro 1.1 representa la influencia que ejerce el factor intermediario sobre la planta Nro #.

Un ejemplo común de interacción positiva es aquel donde individuos de una especie actúan como nodrizas, modificando las condiciones ambientales de tal forma que favorecen el establecimiento de otras especies. Las plantas que se encuentran sujetas a este tipo de interacción pueden responder a cambios en los recursos realizando modificaciones tanto a nivel anatómico como fisiológico y/o morfológico de tal forma de optimizar su crecimiento bajo estas condiciones. Este proceso de cambio se denomina aclimatación, y un organismo no puede estar simultáneamente bien adaptado a todas las condiciones ambientales. Es así que las adaptaciones inducidas por la sombra son contrarias a las necesarias para sobrevivir en condiciones de estrés hídrico (McCook 1994).

Cuando una planta crece a la sombra se produce proporcionalmente una mayor asignación de sus recursos en tejido fotosintético. De esta forma se compensa la reducción de la intensidad lumínica, pero a costa de un menor desarrollo del sistema radical (Waring y Schlesinger 1985) y por lo tanto su capacidad de absorber nutrientes o agua del suelo puede verse disminuida. Bajo estas condiciones el efecto de facilitación solo es posible si la mejora de las condiciones hídricas del micrositio por efecto de la sombra excede esta pérdida de capacidad de absorber agua del suelo (Holmgren *et al.*, 1997). Esto último pone de manifiesto el concepto de balance neto de la interacción, donde en realidad los efectos positivos y negativos pueden ocurrir simultáneamente, y no es posible separar uno del otro, y por ello solo se observa el efecto neto de ambos.

Austrocedrus chilensis es una conífera endémica que crece tanto en Chile como en Argentina, sin embargo es en la región norpatagónica de Argentina donde alcanza su mayor distribución geográfica y dominancia como formación vegetal (37° Lat. S y 44° Lat. S y entre los 70°45' Long. O y el límite internacional con Chile, Bran *et al.*, 2003). La pluviometría del área de distribución de Ciprés se caracteriza por una marcada disminución de las precipitaciones en sentido Oeste - Este, coincidente con la circulación regional de los vientos provenientes del Océano Pacífico (Cordón *et al.*, 1993), y este gradiente determina en mayor grado como esta especie compone las formaciones vegetales presentes. Por ejemplo en el área de mayor precipitación (aprox. 1500 - 2000 mm/año), en el piso inferior de los cordones montañosos, el Ciprés de la Cordillera se encuentra asociado a *Nothofagus dombeyi* (Coihue), donde esta última domina el dosel arbóreo. En áreas de precipitación intermedia (850-1500 mm/año) *A. chilensis* domina las formaciones vegetales leñosas con una gran densidad de individuos por hectárea, pudiendo estar asociado a otras especies arbóreas como *Nothofagus antarctica* (Ñire), *Lomatia hirsuta* (Radal) y *Maytenus boaria* entre otras (Maitén). En los sitios de menor precipitación (850-650 mm/año), en el ecotono bosque – estepa, el Ciprés de la Cordillera también domina el dosel arbóreo, pero presenta una menor densidad de individuos, dando lugar a bosques de menor cobertura. Estas tres formaciones principales también han sido definidas como bosques mixtos, compactos y marginales o abiertos (Dezotti y Sancholuz, 1991)

Kitzberger *et al.* (2000) describieron por una parte que los arbustos ejercían un efecto positivo (facilitativo) sobre la regeneración de Ciprés, ya que la sombra de los arbustos mejoraba las condiciones hídricas de los plantines, mientras que por otro lado en plantas de mayor tamaño (aproximadamente 30 cm de altura) estos autores comprobaron un efecto negativo (competitivo), ya que los arbustos suprimían el crecimiento en altura. Este comportamiento ha sido citado para otras coníferas en respuesta a bajas intensidades lumínicas (King 1997). Por otra parte también se ha sugerido que los arbustos podrían facilitar la supervivencia de plantines de *A. chilensis* por el efecto morigerador que estos tienen sobre las bajas temperaturas invernales (Gobbi y Schlichter, 1998).

También para el norte de la Patagonia se ha demostrado que algunas especies arbustivas pueden ejercer efectos facilitativos incluso sobre especies herbáceas y arbustivas que presentan reproducción vegetativa (Raffaele y Veblen 1998), donde las plantas nodrizas tienen la capacidad de modificar la intensidad lumínica de tal forma

que disminuyen la evaporación con el consiguiente incremento del contenido de agua del suelo.

El **objetivo** de esta tesis fue el de estudiar las interacciones positivas y negativas que ejercen los arbustos y otras especies acompañantes sobre el crecimiento temprano de árboles juveniles de *A. chilensis* en la etapa comprendida entre el estadio en que los pequeños plantines ya se encuentran establecidos hasta que sobresalen del dosel del matorral, en un sitio méxico.

Se planteó como **hipótesis general** que el balance neto de la interacción entre *A. chilensis* y los arbustos cambia en relación a:

- a- Las condiciones climáticas durante el período de crecimiento, y
- b- al tamaño relativo del individuo juvenil de *A. chilensis* en relación a los arbustos.

Como **hipótesis particulares** se establecieron las siguientes:

- El balance neto de la interacción tiende a ser de facilitación bajo cuando las condiciones durante el período de crecimiento son xéricas, mientras que por el contrario cuando las condiciones son méxicas la interacción tiende a ser de competencia.
- La intensidad lumínica da lugar a un proceso de aclimatación en *A. chilensis* que resulta en cambios morfológicos y fisiológicos que influyen en el balance de las interacciones.
- La manipulación de la intensidad lumínica, a través de prácticas de manejo de la vegetación resulta en un incremento del crecimiento de *A. chilensis*.

Para alcanzar el objetivo propuesto se desarrollaron tres estudios que dan origen a los capítulos dos, tres y cuatro de esta tesis, estos son:

- Descripción de la respuesta morfológica y fisiológica de *A. chilensis* en relación a condiciones de crecimiento de intensidad lumínica variable (aclimatación).
- Estudio del signo y la intensidad de la interacción en relación a las condiciones climáticas y la importancia relativa de *A. chilensis* y los arbustos.
- Integración de estos conocimientos en un modelo de simulación del crecimiento de plantas individuales en condiciones de sombreado.

1.2 Área de Estudio

El abordaje de los tres estudios mencionados se realizó a partir de dos ensayos. Ambos ensayos fueron instalados en el Campo Forestal Gral. San Martín de INTA, dependiente de la Estación Experimental Agropecuaria Bariloche, Centro Regional Patagonia Norte, del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Este se encuentra en el Paraje las Golondrinas, Pcia. Chubut, (próximo a El Bolsón, Pcia. de Río Negro). Este sitio (42°00' S; 71°30' O) se emplaza en un valle inter montano a una altitud de 440 m sobre el nivel de mar, sobre una terraza (2% pendiente) de origen glaciar, sobre las laderas con orientación oeste del Cerro Piltriquitrón. Todas las investigaciones se desarrollaron a partir de dos ensayos uno de estos se realizó en el vivero forestal y se denominó **experimento 1** y el otro en un sector de la reserva forestal Lotes 9 y 15 (**experimento 2**), ambos dentro del mencionado campo.

El **experimento 1** consistió en manipular artificialmente la intensidad lumínica de plantines de *A. chilensis* en macetas e inducir un proceso de aclimatación para luego evaluar los cambios morfológicos y fisiológicos y su impacto sobre el crecimiento.

En el **experimento 2** se seleccionaron plantas juveniles de *A. chilensis* correspondientes a distintos tamaños relativos a la altura del matorral, en ellos se caracterizó la intensidad lumínica, se midió su crecimiento, se cuantificó la masa foliar y se monitorearon variables microambientales como temperatura del suelo y humedad. Además se aplicaron tratamientos de remoción de la vegetación circundante y se observó la respuesta en crecimiento y supervivencia a dichas prácticas.

El suelo del sitio donde se realizó el **experimento 2** se caracteriza por ser un Andosol franco arenoso desarrollado a partir de cenizas volcánicas del Holoceno bajo un clima údico. En los primeros 20 centímetros de suelo existe una concentración abundante de raíces finas e intermedias, que disminuyen paulatinamente hasta los 60 cm de profundidad. A partir de este punto existe un horizonte arcilloso con evidencias de drenaje impedido, lo que coincide con la presencia de raíces finas muertas. Este material arcilloso corresponde a depósitos glaciares, fluvio-glaciares y lacustres glaciales de la era Pleistocénica, que son los que constituyen el sustrato (c.p. Lic. Carlos López). Aquí la precipitación media anual es de 900 mm (Cordon *et al.*, 1993) concentrada en los meses de invierno, mientras que en verano se observa una alta irradiación solar y baja humedad relativa del aire. La elección de este lugar para la instalación se debe a que por una parte se considera que la estructura de la vegetación permite abordar los objetivos de investigación y probar las hipótesis propuestas, presenta una adecuada accesibilidad

dada la intensidad de mediciones requeridas, y se encuentra próxima a una estación meteorológica que permite caracterizar las condiciones climáticas interanuales. Dado que existen trabajos como los de Kitzberger *et al* (2000) acerca de las interacciones de *A. chilensis* con especies arbustivas se buscó estudiar los efectos de facilitación y competencia en condiciones de crecimiento distintas a las abordadas en tales estudios. Este autor describe que sus estudios se emplazaron en sitios con altitudes (850-900 msnm), pendientes y exposiciones más desfavorables (Norte y Noroeste) que el sitio aquí descrito, sin embargo la precipitación media anual serían similares. Esto resultaría en que las condiciones representadas en Kitzberger *et al* (2000) serían xéricas mientras que por contraste las condiciones en el sitio aquí seleccionado serían méxicas. Esto es particularmente evidente en que algunas de las especies vegetales que componen el citado estudio, que son características de la transición bosque-estepa del norte de la Patagonia no se encuentran representadas en el sitio seleccionado para esta investigación.

De acuerdo al trabajo de Dezotti y Sancholuz, (1991) el bosque de esta reserva forestal se encuadra en la clasificación de bosque compacto donde *A. chilensis* domina las formaciones vegetales, mientras que según la clasificación realizada por Kitzberger (2005), que contempla conceptos de la dinámica del bosque y su tendencia, este sitio esta mejor descrito como “*matorral sucesional con Ciprés disperso*”. Este autor menciona que este tipo forestal es responsable de grandes transiciones matorral-bosque ya que en estas estructuras pueden observarse árboles juveniles que sobrepasaron los arbustos, con fuertes evidencias de supresión del crecimiento y posterior liberación, además de un reclutamiento continuo de plántulas al menos en estadios sucesionales tempranos.

El área seleccionada para establecer el **experimento 2** tiene una superficie aproximada de nueve hectáreas, con una baja densidad de árboles maduros (<50 árboles por hectárea) debido al efecto de antiguos incendios forestales, la enfermedad denominada mal del Ciprés, y a los fuertes vientos de la región. Esta baja densidad de árboles permitió la ocupación espacial y el crecimiento en altura de los arbustos del sotobosque y otras especies arbóreas entre los que se pueden mencionar: *Aristotelia maqui*(L’Herit), *Lomatia hirsuta* (Lam.) Diels y *Maitenus boaria* (Mol). Estos forman matorrales de doseles mayormente continuos de tres (3) a siete (7) metros de altura y con densidades variables de follaje. En este sitio hay una abundante repoblación de árboles juveniles y pequeños renovales y plántulas de *A. chilensis* con tamaños que

oscilaban desde pocos centímetros hasta 5 metros de altura donde estos últimos llegaban a emerger de entre la vegetación.

Dado que distintos aspectos de los **experimentos 1 y 2** fueron utilizados en su conjunto para probar las hipótesis específicas, los detalles de cada experimento son oportunamente descriptos en cada uno de los capítulos.

1.3 Bibliografía

- Badano E.I., Molina-Montenegro M.A, Quiroz C., Caviares L. 2002. Efectos de las plantas en cojín *Oreopulus glaciales* (Rubiaceae) sobre la riqueza y diversidad de especies en una comunidad alto-andina de Chile Central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 757-765.
- Bertness M.D., Ewanchuk P.J. Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes. *Oecologia* 132: 392-401.
- Bran D., Perez A., Barrios D., Pastorino M., Ayesa J. 2003. Mapa de distribución de Ciprés de la Cordillera. Proyecto realizado con el apoyo de la fundación Turner. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Administración de Parques Nacionales.
- Castro J., Zamora R., Hódar J.A., Gómez J.M. 2002. Use of shrubs as Nurse Plants: A new technique for reforestation in Mediterranean Mountains. *Restoration Ecology* Vol. 10 No. 2, pp 297-305.
- Cordón V., Forquera J.C., Gastiazoro J., Barros V. Schmidt I. 1993. Estudio Microclimático del área cordillerana del Sudoeste de la Pcia. de Río Negro, Cartas de precipitación. Facultad de Ciencias Agrarias, Cinco Saltos, Río Negro, pp 19.
- Deirdre A. J., Young D. 2002. Promotion of mid-successional seedling recruitment and establishment by *Juniperus virginiana* in a Coastal environment. *Plant Ecology* 160: 125-135.
- Dezotti A., Sancholuz L.A. 1991. Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bosque* 12:43-52.
- Duncan R.S., Chapman C.A. 2003. Tree-Shrub Interactions during early secondary forest succession in Uganda. *Restoration Ecology* Vol. 11 pp 198-207.

- Egerova J., Profitt C.E., Travis S. E. 2003. Facilitation of survival and growth of *Baccharis halimifolia* L. by *Spartina alterniflora* Loisel in a created Louisiana salt marsh. *Wetlands* Vol. 23 No. 2. pp 250-256.
- Facelli J.M., Temby A. M. 2002. Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid land of South Australia. *Austral Ecology*, 27, pp 422-432.
- Fernández, María Elena. 2003. Influencia del componente arbóreo sobre aspectos fisiológicos determinantes de la productividad herbácea en sistemas silvopastoriles. Tesis para acceder al título de Doctor en Biología, Centro Regional Universitario Bariloche, Univ. Nac. del Comahue.
- Franks S.J. 2003. Facilitation in multiple life-history stages: evidence for nucleated succession in coastal dunes. *Plant Ecology* 168: 1-11
- Glenn-Lewin D., van der Maarel E. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. En: Glenn-Lewin D., Pell R.K., Veblen T.T. (Editores). *Plant Succession, Theory and Prediction*. Chapman & Hall, Chapter 1, pp 352.
- Gobbi M. Schlichter T. 1998. Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. *Forest Ecology and Management* 111, 137-146.
- Goldberg 1990, Components of resource competition in plant communities. En *Perspectives on Plant Competition* Eds: J.B. Grace y D. Tilman
- Holmgren, M., Scheffer, M., Huston, M.H., 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78 (7), 1966–1975.
- King D. 1997. Branch growth and biomass allocation in *Abies amabilis* saplings in contrasting light environments. *Tree Physiology* 17, 251-258.
- Kitzberger T., Steinaker D.F., Veblen T.T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in Northern Patagonia. *Ecology* 81(7), 1914-1924.
- Kitzberger T., 2005. Hacia una tipología forestal basada en procesos dinámicos: El caso Ciprés de la Cordillera. Conferencia dictada en la Primera reunión sobre ecología, conservación y uso de los bosques de ciprés de la cordillera. Esquel. 6 pp.
- Martinez M.L. 2003. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecology*, 168: 333-345.

- McCook L.J. 1994. Understanding ecological community succession: Causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110: 115-147.
- Raffaele E., Veblen T. 1998, Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of vegetation Science* 9: 693-698.
- Rubio- Casal A.E., Castillo J.M, Luque C.J. Figueroa M.E. 2002 Nucleation and facilitation in salt pans in Mediterranean salt marshes. *Journal of Vegetation Science* 12: 761-770.
- Schenk J., Mahall B. 2002. Positive and negative plant interactions contribute to a north-south-patterned association between two desert shrub species. *Oecologia* (132):402-410.
- Walker L.R., Vitousek P.M. 1991. An invader alters germination and growth of a native dominante tree in Hawaii. *Ecology* 72(4), pp 1449-1455.
- Waring, R.H., Schlesinger, W.H., 1985. *Forest Ecosystems. Concepts and Management.* Academic Press, New York, p. 340.

2

Efecto del sombreado sobre la fisiología, morfología y crecimiento de plantines y renovales de *A. chilensis*.

2.1 Introducción

La vegetación reduce la intensidad y calidad de la luz que llega al piso del bosque, ya que los tallos y hojas pueden absorber, reirradiar, reflejar e incluso dispersar la radiación lumínica (Jones 1996). Esta modificación del ambiente lumínico induce cambios en las plantas, que se manifiestan a nivel fisiológico, morfológico y/o anatómico de sus raíces, tallos y hojas (Waring y Schlesinger 1985; Ballaré *et al.*, 1991; Fullbright *et al.*, 1997; Bond *et al.*, 1999; Uemura *et al.*, 2000; Vanninen y Mäkelä 2000; Evans y Poorter 2001; Mizunaga y Umeki 2001; Drever *et al.*, 2001).

Estos cambios que suceden a nivel de individuo, hoja y/o célula, permiten maximizar el crecimiento o supervivencia, dependiendo esto de su tolerancia a la sombra (Bond *et al.*, 1999). Por ejemplo a nivel de planta, los bajos niveles de luz fotosintéticamente activa (LFA, 400-700 nm de longitud de onda) pueden alterar la proporción de biomasa total que esta invierte en hojas a costa de reducir el crecimiento de sus raíces o la producción de semillas resultando en una compensación de la reducción lumínica a través de un aumento del área fotosintética (Waring y Schlesinger 1985; Fullbright *et al.*, 1997). Las hojas también reflejan su aclimatación a la intensidad lumínica en su anatomía interna (Tucker y Emminghan 1977 en Waring y Schlesinger 1985; Sharew *et al.*, 1996; Uemura *et al.*, 2000), resultando en que el área foliar por unidad de biomasa invertida en ellas o área foliar específica (AFE) aumente a valores decrecientes de luz (Bond *et al.*, 1999; James y Bell, 2000; Evans y Poorter 2001). Estas modificaciones tienen también un correlato en la morfología de las hojas.

A. chilensis se caracteriza por presentar hojas opuestas, decusadas y escamiformes, desiguales, siendo las laterales notablemente más grandes y curvadas que las faciales (Dimitri, 1989, Figura Nro. 2.1). Grosfeld (2002) también menciona que esta especie presenta un mayor desarrollo en sus hojas laterales estando estas

comprimidas en su ancho, mientras que las hojas faciales o antero-posteriores son más pequeñas y se encuentran imbricadas y cubiertas por las primeras. Si bien esta descripción es similar tanto para hojas de sol y sombra es posible observar a simple vista que estas difieren entre sí, tanto en su tamaño como en su coloración (Kitzberger c.p.).

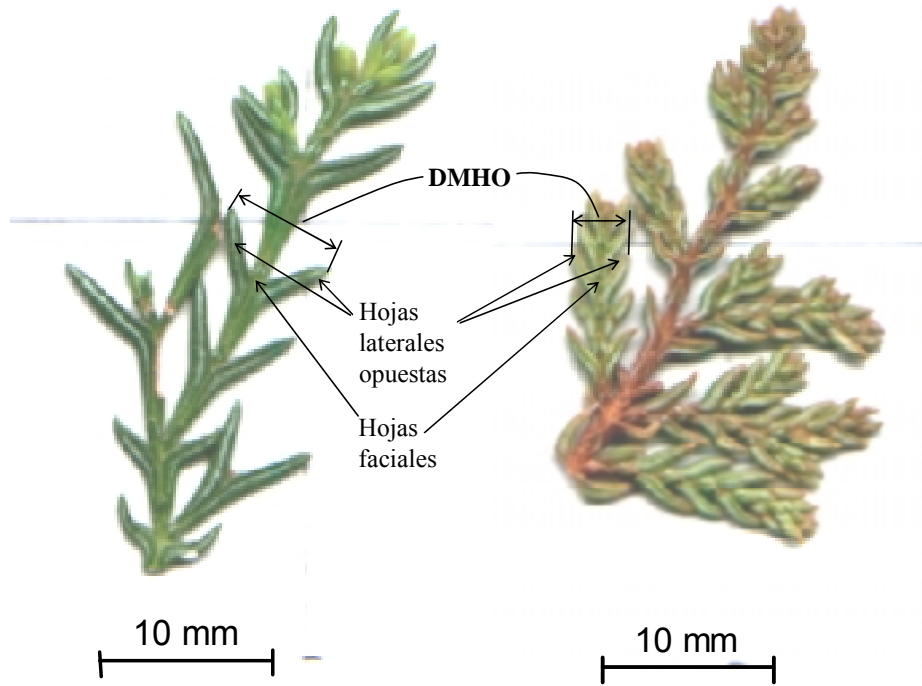


Figura Nro. 2.1. Imagen digitalizada de porciones de ramitas de plantines de *A. chilensis* aclimatadas a sol y sombra.

La modificación de la intensidad lumínica también puede provocar modificaciones en la fisiología fotosintética de las plantas. Por ejemplo, se han observado cambios en la inversión relativa de nitrógeno entre los distintos componentes de la maquinaria fotosintética (Evans y Poorter 2001). La concentración de clorofila en hojas y la fracción de nitrógeno invertida en la captura de la luz pueden incrementarse con una reducción de la radiación, resultando en un aumento de la eficiencia fotosintética (Ninemets *et al.*, 1998). Estos cambios pueden dar lugar a diferencias en las tasas máximas de asimilación de CO₂, la tasa de respiración en oscuridad y el punto de compensación lumínico (Lambers *et al.*, 1998; Grassi y Minotta 2000; Alexander *et al.*, 1995; Sung *et al.*, 1997; Delagrangue *et al.*, 2004; Evans y Poorter 2001; Ninemets *et al.*, 1998). Incluso pueden observarse modificaciones del ciclo de fotoprotección

mediado por carotenoides (Sung *et al.*, 1997). Este ciclo evita que la planta sufra daños permanentes, absorbiendo la energía en exceso cuando se ve sometida a intensidades lumínicas altas, reduciendo así la posibilidad de destrucción del aparato fotosintético.

Por otro lado también pueden observarse cambios y/o adaptaciones en relación a la distribución del follaje sobre los tallos. Por ejemplo, *Abies sp.* puede modificar la masa de hojas contenida por unidad de longitud de ramas (Sprugel *et al.*, 1996; Mori y Takeda 2004), al igual que *Liquidambar styraciflua* (Herrick y Thomas 2003) que varía el número de hojas por tallo. Incluso puede verse afectada la producción de tallos, aumentando esta a medida que se incrementa la intensidad lumínica (Takenaka 2000). Si bien estos indicadores son utilizados a nivel de rama, el mismo efecto puede estudiarse a nivel de árbol o de un bosque, a través del concepto de densidad de follaje, que es el cociente entre el peso de hojas y el espacio que estas ocupan (Vanninen y Mäkelä 2000). Por ejemplo se ha encontrado que la densidad de follaje puede afectar el índice de eficiencia de crecimiento -por efecto de auto sombreado- o la asignación de crecimiento en los tallos (Vanninen y Mäkelä 2000), y también la efectividad con que las hojas interceptan la radiación (Landsberg y Gower 1997). Por ello estos cambios impactan en la productividad de las plantas, ya que están estrechamente correlacionados con la masa de hojas (Vanninen y Mäkelä 2000; Waring 1983).

El ambiente lumínico también puede modificar el desarrollo de los tallos (crecimiento en altura). Por ejemplo, Kitzberger *et al.*, (2000), establecieron que el crecimiento en altura (al igual que el crecimiento en diámetro) de *A. chilensis* era suprimido por efecto de la sombra de los arbustos. Sin embargo las plantas responden no solo a cambios en la intensidad lumínica (King 1997; Drever y Lertzman 2001; Takenaka 2000; Delagrangue *et al.*, 2004), sino también a cambios en la calidad de la luz (R/Rl, rojo/rojo lejano, Ballaré *et al.*, 1991). Esta relación tiene consecuencias en su desarrollo morfológico (Aphalo 2001; Ballaré *et al.*, 1991), y estos efectos son mediados por la acción de pigmentos especiales como los fitocromos, que son sensibles al balance entre R/Rl (Lambers *et al.*, 1998). Por ejemplo, el suministro adicional de luz en el espectro de rojo cercano y lejano (700 nm - 3µm y 3µm - 100 µm de longitud de onda respectivamente) en plantines de *Betula pendula*, tiene un efecto sobre el crecimiento en altura pero no sobre el área foliar (Aphalo y Lehto sin publicar, citado en Aphalo 2001). Por otra parte el efecto sobre el incremento en altura puede ser de corta duración; ya sea porque la planta alcanza un nivel de radiación mayor o por que se

produce una reducción de los fotosintatos disponibles para el crecimiento (Sharew *et al.*, 1996).

A su vez la sombra tiene un fuerte efecto sobre la estabilidad de las plantas ya que condiciona tanto la disponibilidad de fotosintatos como la asignación del crecimiento a componentes estructurales (Mitchell 2003). Willson y Oliver (2000) en un estudio de revisión mencionan que distintos autores utilizan el cociente altura / diámetro (expresados en la misma unidad) como una medida relativa de la resistencia de las plantas a cargas de viento y nieve, presentando valores crecientes de este índice a medida que la estabilidad de los árboles disminuye. Por ejemplo, Gimenez (1993) utilizó este indicador para evaluar la estabilidad de plantas de *A. chilensis*, y estableció que los valores más altos se presentaban en las clases diamétricas inferiores con un alto porcentaje de árboles defectuosos. Mitchell (2000) menciona que al estudiar la firmeza al viento de *Pseudotsuga menziesii* y *Picea sitchensis* estos reducían los valores de cociente altura / diámetro cuando se realizaban raleos, mientras que las plantas testigos continuaban incrementando estos valores. Por otra parte este indicador también puede variar debido a la modificación de ciertas condiciones de crecimiento como fertilización con N, cambios en la concentración de CO₂, cambios en la densidad de plantas y en la disponibilidad de agua (Thornley 1999). El cociente altura/diámetro también puede ser empleado para evaluar la asignación del crecimiento que realizan los árboles (Vanninen y Mäkelä 2000).

2.1.1 *Objetivo:*

Caracterizar el efecto que tiene la intensidad lumínica sobre aspectos fisiológicos y morfológicos que determinan el crecimiento de *A. chilensis*.

Proponer un modelo cualitativo de cómo estos aspectos relacionados con la intensidad lumínica afectan el balance de las interacciones.

Objetivos particulares:

- Establecer una relación entre la morfología de las hojas, el área foliar específica y la intensidad lumínica en plantines del **experimento 1** y renovales del **experimento 2**.
- Analizar la fisiología de la fotosíntesis en plantines del **experimento 1** aclimatados a distintas intensidad lumínicas.
- Establecer relaciones entre la intensidad lumínica y el crecimiento de los plantines del **experimento 1**.

- Estudiar el efecto de la aclimatación a la sombra sobre la densidad del follaje en plantines del **experimento 1** y renovales del **experimento 2**.
- Analizar las consecuencias que tiene la aclimatación a la intensidad lumínica sobre la estabilidad de plantines del **experimento 1** y renovales del **experimento 2**.

2.2 *Materiales y Métodos.*

En el **experimento 1** en vivero se emplearon plantines que fueron reproducidos por siembra en almácigos y luego repicados a macetas. El ensayo consistió en cultivar grupos de plantines en tres intensidades lumínicas marcadamente diferentes (soleadas, sombra moderada y sombra intensa) logradas en dos de estos casos a través dos estructuras de forma cúbica (1m x 1m x 1m), revestidas con mallas media sombra, en cuyo interior se colocaron las plantas. En estas plantas se evaluó la respuesta fotosintética a la saturación lumínica, los cambios morfológicos (a nivel de hoja y de planta) en respuesta a la aclimatación lumínica y su impacto sobre el incremento anual en la materia seca total y, su distribución entre distintos componentes (tallo, raíces, hojas) durante un período de tres años. En estos también se observó el crecimiento en diámetro y en altura. Las plantas fueron irrigadas periódicamente durante las temporadas de primavera y verano. Al momento de iniciar este ensayo los plantines (n=100) tenían 2 (dos) años de edad (1 año de almacigo + 1 año de repicado en maceta). Durante el primer año de ensayo las plantas se mantuvieron en sus envases originales (12 cm de ancho x 26 cm de profundidad), mientras que antes de comenzar la segunda temporada de crecimiento estos fueron trasplantados a macetas de 27 cm x 31 cm y mantenidos en ellos hasta finalizar la experimentación, en ambos casos el sustrato fue de textura franco-limosa.

El **experimento 2** consistió en un diseño factorial con una repetición, donde la variable dependiente o de respuesta fue el crecimiento del tallo de los renovales, considerándose como factores: la condición climática, el tamaño relativo de los renovales respecto de los arbustos y el tratamiento de remoción de la vegetación. Para esto se seleccionaron renovales de entre 15 cm de altura (4-6 años de edad) que se encontraban sumergidos bajo el matorral y aquellos emergentes de hasta 5 m de altura (aproximadamente 30 años de edad total). La selección de este rango de tamaños responde a restringir el estudio de las interacciones al período posterior a la etapa de regeneración y establecimiento de las plántulas, y anterior al comienzo de la

competencia ínter específica de los árboles juveniles emergentes. En total se seleccionaron 159 renovales correspondientes a distintas relaciones de tamaños relativos de *A. chilensis* y arbustos (sumergidos, intermedios y emergentes). De estas se seleccionaron 81 plantas distribuidas entre estas tres clases que se emplearon para evaluar el efecto que tenía el desarbustado, mientras que las restantes se utilizaron como testigos. El desarbustado se aplicó al inicio de cada período de crecimiento mediante el corte al nivel del suelo de todas las especies acompañantes y todo el material se removió depositándose lejos de cada renewal. Dado que algunas de estas especies son rebrotantes se realizaron cortes sucesivos de tal forma de mantener las plantas de *A. chilensis* libres durante todo el período de crecimiento.

2.2.1 Descripción del tratamiento lumínico y de las plantas utilizadas.

En ambos experimentos la intensidad lumínica se definió como la fracción de luz fotosintéticamente activa (LFA), que es el cociente entre la LFA medida a la altura de la mitad de longitud del follaje de las plantas y el valor de fracción de LFA medido a plena luz por encima de la vegetación o por fuera de las estructuras de mallas mediasombras. Las determinaciones de luz se realizaron con el sistema de análisis de canopia Sunscan (Delta-T Devices Ltd, Cambridge U.K.), en el caso de los plantines del **experimento 1** los valores de cada tratamiento son los que se describen en la Tabla Nro. 2.1) y corresponden al promedio de seis (6) mediciones a intervalos de 95' entre las 8 hs y 18 hs de un día soleado durante el mes de Noviembre. Mientras que en el **experimento 2** la intensidad lumínica se midió en condiciones homogéneas de iluminación correspondientes a días totalmente nublados o en horas tempranas por la mañana y los valores de intensidad lumínica abarcan el rango entre 0,01 y 1,0 de fracción de LFA.

Tabla Nro. 2.1. Fracción de LFA obtenida en el **experimento 1** de plantines en vivero.

Cobertura	intensidad lumínica [%]
Alta	8%
Media	41%
Nula	100%

En ambos ensayos se realizaron mediciones del diámetro basal y altura total de cada planta. Para esto se estableció una marca de referencia en la base del tallo de la

planta. Las mediciones de diámetro se realizaron con un calibre digital Mitutoyo con precisión de una centésima de milímetro, mientras que las de altura se realizaron con una cinta métrica con precisión de un milímetro. En el caso de los plantines del **experimento 1** al realizarse el cambio de maceta del primer al segundo año se observó de mantener la marca basal oportunamente establecida.

2.2.2 Determinación del área foliar específica y características morfológicas de la hojas

Descripción morfológica de las hojas.

Para describir las hojas se adoptó un indicador de su morfología, que se definió como la distancia máxima que hay entre los bordes exteriores de las hojas laterales opuestas (DMHO, Figura Nro. 2.1), cuyo valor es mayor en hojas que se desarrollaron en ambiente con baja intensidad lumínica.

Las mediciones de DMHO de los plantines del **experimento 1** se realizaron digitalmente con el programa de computadora MapMaker Pro, utilizándose el promedio de 5 mediciones sobre las mismas ramitas que se emplearon para calcular el área foliar específica. Mientras que en los renovales del **experimento 2** las mediciones a campo de DMHO se utilizó un calibre digital Mitutoyo obteniéndose también hasta 5 mediciones por ramita ubicadas en la misma posición donde se midió la intensidad lumínica.

Definición y cálculo del área foliar específica.

El área foliar específica calculada solo para los plantines del **experimento 1** se definió como el cociente entre el área de la ramita proyectada sobre el plano y su peso seco:

$$AFE \left[\frac{m^2}{kg} \right] = \frac{\text{área foliar proyectada} [m^2]}{\text{peso seco} [kg]} \quad [2.1]$$

Donde:

AFE es el área foliar específica expresada en metros cuadrados por kilogramo de materia seca.

área foliar proyectada: es el área foliar proyectada en el plano expresado en metros cuadrados

peso seco: es el peso seco de la correspondiente ramita expresada en kilogramos de peso seco.

Al finalizar el primer período de crecimiento de los plantines del **experimento 1** se extrajeron las ramitas ubicados en los extremos de las ramas de tal forma que correspondieran a hojas desarrolladas con las condiciones lumínicas de los tratamientos de cobertura aplicados.

En primer lugar se procedió a la digitalización de la ramita en fresco, a través de un escáner Artec AS6E, con una resolución de 250 puntos por pulgada y 256 colores. Cada ramita se digitalizó teniendo como fondo una grilla de dimensiones conocidas. Las imágenes se procesaron con los programas para computadora RubberMap y MapMaker (MapMaker Pro, Carradale, Mull of Kyntire, Scotland, UK). Estos permiten corregir las imágenes de tal manera de reducir las deformaciones introducidas durante el procedimiento de digitalización y, determinar el área de esta a partir del reconocimiento manual de los bordes de la ramita. Si bien en un principio se consideró la utilización de software de reconocimiento automático de imágenes se comprobó que de esta forma se obtenían errores de medición altos. Esto pudo haberse debido a que la compleja geometría de las hojas de *A. chilensis* generaron un área de sombra importante, y esto contribuyó a que la determinación del área foliar fuera poco precisa.

Con posterioridad a la medición de área foliar se estableció el peso seco de cada ramita, utilizando para esto un analizador de humedad MA30 (Sartorius AG, Göttingen, Germany) con una precisión de milésima de gramo. Este dispositivo seca el material fresco empleando una resistencia eléctrica, y se detiene en forma automática cuando la muestra alcanza un peso constante.

Ajuste de la relación Distancia máxima entre hojas opuestas - Área foliar específica (DMHO-AFE)

Para establecer una relación entre el indicador de la morfología de las hojas y el área foliar específica se procedió al ajuste de una ecuación lineal. Para esto se determinaron ambas variables sobre 21 ramitas de plantines del **ensayo 1**, correspondientes a tres niveles de cobertura.

La DMHO se estableció como el valor promedio de 5 mediciones hechas sobre hojas de cada ramita. Estas se realizaron sobre las imágenes digitalizadas y el AFE se estableció como se definió anteriormente (Ver ecuación [2.1]).

El modelo utilizado fue el siguiente:

$$AFE \left[\frac{m^2}{kg} \right] = a * DMHO [mm] + b \quad [2.2]$$

donde:

AFE como se definió en la ecuación Nro. 2.1.

y *DMHO*: como se definió anteriormente en esta sección.

a, *b*: son los parámetros pendiente y ordenada al origen del correspondiente modelo matemático.

Análisis de la relación entre la Distancia máxima entre hojas laterales opuestas (DMHO), e intensidad lumínica en renovales del experimento 2.

Se ajustó un modelo exponencial de manera de relacionar la intensidad lumínica con la morfología de las hojas (*DMHO*) de los renovales:

$$\text{fracción } LFA = a \times e^{(b \times DMHO)} \quad [2.3]$$

donde:

fracción LFA: como se definió en la sección 2.2.1.

a y *b*: parámetros a ajustar

e: es la base del logaritmo natural.

Tabla Nro. 2.2. Distribución de frecuencias de renovales por clases de *fracción LFA*.

Clase de <i>fracción LFA</i>	Nro. de plantas
0.00 - 0.25	29
0.25 - 0.50	8
0.50 - 0.75	6
0.75 - 1.00	2
Total	45

2.2.3 Construcción de curvas de fotosíntesis a saturación de luz

Con el fin de caracterizar el comportamiento fotosintético de los plantines del **ensayo 1** se construyeron curvas de fotosíntesis a saturación de luz para plantas de los tratamientos de cobertura nula (n=4) y alta (n=4).

Las mediciones se realizaron empleando el sistema LI-6200 (LI-COR, Nebraska, USA). En cada planta se marcaron porciones de hojas que se utilizaron para introducir en la cámara de intercambio de gases. Al finalizar las mediciones se cortaron las láminas foliares y se procedió a la determinación de su área según lo descrito en la sección 2.2.2, valor que se utilizó para calibrar las lecturas de fotosíntesis. Las mediciones se realizaron a media mañana de un día soleado, durante el período activo de crecimiento. Se lograron por una parte valores altos de radiación solar, al mismo tiempo que bajos valores de déficit de presión de vapor, de tal manera de permitir la apertura estomática y el intercambio de gases de las hojas. Con la ayuda de distintas gradaciones de mallas se lograron 6 niveles de luz, con un rango de entre 0 (cero) y 2000 μmol fotones m^2/seg . Las plantas fueron mantenidas en cada condición lumínica un lapso de 20' antes de realizarse las mediciones de fotosíntesis.

Con los datos de fotosíntesis de cada planta se ajustó un modelo hiperbólico rectangular de acuerdo a lo descrito por Lambers *et al.* (1998). El modelo fue el siguiente:

$$A = \frac{\Phi \times I + A_{\max} - \sqrt{\{(\Phi \times I + A_{\max})^2 - 4 \times \Theta \times \Phi \times I \times A_{\max}\}}}{2 \times \Theta} - R_d \quad [2.4]$$

donde:

A : fotosíntesis neta en [$\mu\text{mol C m}^2/\text{seg}$].

A_{\max} : tasa bruta de asimilación de CO_2 a saturación de luz. [$\mu\text{mol C m}^2/\text{seg}$].

I : radiación fotosintéticamente activa expresada en densidad de flujo de fotones [μmol fotones m^2/seg].

Φ : eficiencia fotosintética (en base a fotones incidentes o absorbidos).

Θ : factor de curvatura, el que puede variar entre 0 y 1.

R_d : respiración en oscuridad, [$\mu\text{mol C m}^2/\text{seg}$].

Para establecer si existían diferencias en el comportamiento fotosintético entre las plantas de cobertura alta y nula, se procedió a comparar, a través de un test de t , si los parámetros de la ecuación [2.4] ajustada para cada una de las plantas de sol diferían de aquellas aclimatadas a la sombra. También se realizó el ajuste del modelo de Lambers (1998) agrupando las plantas por tratamiento. Estos valores se presentan en la Tabla Nro 2.4.

2.2.4 Determinación del incremento anual en peso seco total de un plantín del ensayo 1 y su relación con el peso de hojas.

Para evaluar como el nivel de cobertura afectaba el crecimiento de los plantines del experimento 1 se realizaron dos pruebas. La primera consistió en determinar, a través de un análisis de varianza, si la masa de hojas de los plantines difería entre tratamientos de cobertura, y la segunda consistió en establecer la correlación entre la masa de hojas y la productividad anual en peso seco total del plantín.

Para esto se seleccionaron aleatoriamente un total de 60 plantines, cuya mitad fueron cosechados al finalizar el primer año de experimento y los restantes al finalizar el segundo, con iguales proporciones de plantas aclimatadas a niveles de cobertura alta, media y nula.

Cada plantín fue separado de su maceta y se eliminó todo resto de sustrato lavando las raíces cuidadosamente para evitar pérdidas de material. Luego se midió el diámetro del tallo y su longitud o altura tomando como referencia la marca basal. Posteriormente, utilizando una tijera de poda, se cortó cada planta y se clasificó el tejido vegetal en términos de raíces, tallos y hojas. Estos fueron secados en horno eléctrico hasta alcanzar peso constante, para lo cual se utilizó una balanza MA30 (Sartorius AG, Göttingen, Germany) con una precisión de una milésima de gramo. El peso total de cada plantín se expresó como la suma de los pesos de raíces, tallos y hojas.

Para calcular el incremento de materia seca de un plantín en primer lugar se estimó su peso seco al inicio y fin de un período de crecimiento, utilizando para esto la ecuación Nro 2.6 y los valores de diámetros correspondientes. De esta forma el incremento se calculó como:

$$incr\ peso = peso\ final_{estimado} - peso\ inicial_{estimado} \quad [2.5]$$

donde:

incr peso: es el incremento anual del peso seco del tejido vegetal total del plantín, expresado en gramos.

peso final_{estimado} y *peso inicial_{estimado}*: peso seco total de tejido vegetal de un plantín al finalizar y al iniciar el segundo período de crecimiento. Los valores de peso fueron estimados a través de una función alométrica que relaciona peso seco total del plantín con el diámetro de su tallo, y que tiene la siguiente forma:

$$peso = a \times diámetro^b \quad [2.6]$$

Donde:

peso: es el peso seco del total del tejido vegetal de un plantín, expresado en gramos

diámetro: es el diámetro del tallo del plantín medido en su base, expresado en milímetros.

a y *b*: parámetros del modelo a ajustar.

Para su ajuste se utilizaron 30 plantines de un año de aclimatación y otros 30 de dos años de aclimatación como se describió anteriormente (Tabla Nro 2.3).

Tabla Nro 2.3. Descripción del tamaño de plantines utilizados para el ajuste de la ecuación Nro. 2.6, n=60.

	Cobertura	Mínimo	Promedio	Máximo
Diámetro [mm]	Alta	1.6	2.7	4.4
	Media	2.2	3.7	5.4
	Nula	2.2	4.1	6.2
Peso Total [gr]	Alta	0.5	1.8	5.1
	Media	1.0	5.4	11.8
	Nula	1.2	6.3	14.7

2.2.5 Determinación de la Densidad de hojas de la copa.

En esta sección se evaluó como varía, en relación a la intensidad lumínica, la densidad de hojas de la copa en plantines del **experimento 1** y renovales del **experimento 2**. Para esto se empleó una modificación del concepto de densidad de

biomasa de follaje de Mizoue y Masutani (2003). Estos autores utilizaron esta variable como estimador del crecimiento de árboles juveniles de *Chamaecyparis obtusa*, y lo definieron como el peso seco del follaje dividido por el área de la superficie de la copa. En el presente estudio se reemplazó la variable área de superficie de copa por el de volumen neto de copa, ya que a los efectos de modelar el crecimiento de la copa esto resulta más sencillo si se hace a partir de las mediciones del crecimiento de las ramas. La densidad de hojas de la copa se calculó de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\text{densidad de hojas de copa} \left[\frac{\text{gr}}{\text{cm}^3} \right] = \frac{\text{peso seco de hojas} [\text{gr}]}{\text{volumen neto de copa} [\text{cm}^3]} \quad [2.7]$$

donde:

densidad de hojas de copa: es el peso seco de hojas contenida por unidad de volumen neto de copa, en $[\text{gr}/\text{cm}^3]$.

peso seco de hojas: es el peso seco de todas las hojas de la planta en gr.

volumen neto de copa: es el volumen de la copa que contiene hojas, en cm^3 .

Para la determinación de la densidad de copa se emplearon 28 plantines de los tratamientos de cobertura alta, media y nula, con un rango de diámetros de 2,6 a 6,2 mm y alturas de 20 a 47 cm. Por otro lado para los renovales se contó con un total de 18 plantas. Estas tenían de 2 a 90 mm de diámetro basal con alturas totales de 20 a 550 cm. La determinación de la intensidad lumínica de los renovales se estimó utilizando la ecuación Nro. 2.3 y valores de DMHO de las correspondientes plantas.

Para establecer el **peso seco de hojas** de los plantines del **experimento 1** se separaron con una tijera las hojas de los tallos. Las hojas fueron colocadas en bandejas de aluminio y secadas a 60 C° , en horno eléctrico, hasta alcanzar peso constante. El peso de todo el material se estableció con una balanza electrónica MA30 (Sartorius, Alemania) con precisión de una milésima de gramo. En el caso de los renovales del **experimento 2** se procedió a separar el material leñoso fino que contenía hojas del resto de la planta. Este material se pesó en fresco con una báscula digital de 30 kg de capacidad (Flaier Plus de Systel, Argentina) y luego se corrigió su peso en húmedo a seco, y se descontó el porcentaje de material leñoso, obteniéndose así una estimación del peso seco de hojas (o ramitas en términos de la Figura Nro 2.1). La corrección se estableció para cada renoval, tomando tres muestras de 30 gramos de material leñoso

fino con hojas. En estos se separó minuciosamente las ramitas (ver Figura Nro 2.1) del material leñoso y se procedió a su secado y pesado.

El **volumen neto de copa** se definió como el volumen correspondiente al espacio foliado de la copa del árbol. El método para calcular esta variable se desarrolla en detalle en anexo Nro. 2.7 de este capítulo.

Una vez definido los valores de densidad de copa se estableció un análisis de varianza para determinar si existían diferencias entre distintos niveles de intensidad lumínica del experimento 1 y 2.

2.2.6 Estudio de la relación área foliar - área tejido conductivo del tallo.

Aquí se estudió a través de un análisis de varianza, si el cociente entre el área foliar de la planta y el área de tejido conductivo difería entre los plantines del **experimento 1** sometidos a distintos tratamientos de cobertura.

Para esto se procedió al análisis destructivo de 29 plantines al finalizar el primer año de aclimatación (10 plantas de cobertura alta, 9 de cobertura media y 10 cobertura nula). Con la ayuda de una tijera se separó la fracción de hojas de los tallos. Luego se procedió al secado de las hojas empleando un horno eléctrico. El peso seco de hojas se determinó por sucesivas pesadas hasta lograr peso constante. Por otro lado a cada plantín se le determinó su área foliar específica (ver sección 2.2.2). El área foliar de cada plantín se calculó como el producto entre el peso seco de sus hojas y su área foliar específica, de acuerdo a la ecuación Nro. 2.8.

$$\text{área foliar [cm}^2\text{]} = \text{peso hojas [gr]} \times AFE \left[\frac{\text{m}^2}{\text{kg}} \right] \times 1E^{+5} \quad [2.8]$$

donde:

área foliar [cm²]: es el área foliar proyectada de una planta, en centímetros cuadrados.

peso hojas [gr]: el peso seco de hojas de la planta, en gramos.

$AFE \left[\frac{\text{m}^2}{\text{kg}} \right]$: según se definió en la ecuación Nro. 2.1.

$1E^{+5}$: equivalencia para transformar las unidades de [m²/kg] a [cm²/gr]

Para el cálculo del área de tejido conductivo se calculó el área de tallo a partir de su diámetro. Dado que los plantines no presentaron duraminización, el área del tallo coincidió con el área de tejido conductivo de las plantas.

$$\text{área tejido conductivo} = \frac{\pi \times d^2}{4} \quad [2.9]$$

donde:

π : es la constante 3,14159

d : es el diámetro del cuello del plantín expresado en milímetros.

área tejido conductivo : es el área del círculo de diámetro d .

$$\text{área foliar} / \text{área tejido conductivo} \left[\frac{m^2}{cm^2} \right] = \frac{\text{Area foliar} [cm^2]}{\text{área tejido conductivo} [mm^2]} \times 1E^{-2} \quad [2.10]$$

Donde:

área tejido conductivo : como se definió en la ecuación Nro. 2.9.

$1E^{-2}$: es la equivalencia para transformar las unidades de $[cm^2/mm^2]$ a $[m^2/cm^2]$.

2.2.7 Asignación de biomasa en raíces, tallos y hojas.

Para estudiar en que grado la intensidad lumínica modificaba la asignación de biomasa por componente de la planta se procedió a comparar, a través de un análisis de varianza, el cociente de biomasa tallo/raíz entre tratamientos de cobertura de los plantines del **experimento 1**. Para esto se cosecharon un total de 30 plantines (10 por tratamiento), a los que se determinó la biomasa por componente de acuerdo a lo descrito en la sección 2.2.4. El cociente tallo/raíz se calculó de acuerdo a la ecuación Nro. 2.11:

$$\text{cociente tallo} / \text{raíz} = \frac{(\text{peso tallos} [gr] + \text{peso hojas} [gr])}{\text{peso raíz} [gr]} \quad [2.11]$$

Donde:

cociente tallo/raíz: es el cociente entre la biomasa aérea y subterránea

peso tallos: es la suma del peso seco del tallo de orden primario y secundario, expresado en gramos de materia seca.

peso hojas: es el peso seco de hojas expresado en gramos.

Peso raíz: es el peso seco de raíces expresado en gramos.

2.2.8 *Análisis del crecimiento en diámetro, altura y del cociente entre ambos.*

Al finalizar el tercer período de crecimiento se comparó a través de un análisis de varianza ($\alpha=0,05$) si existían diferencias en el diámetro, altura y el cociente altura/diámetro de plantines del **experimento 1** correspondientes a los tres niveles de cobertura (n=30, 10 plantas por tratamiento).

El cociente altura/diámetro se calculó de acuerdo a la ecuación Nro. 2.12.

$$\text{cociente altura / diámetro} = \frac{\text{altura [mm]}}{\text{diámetro [mm]}} \quad [2.12]$$

Donde:

cociente altura/diámetro: es el cociente entre la altura total y el diámetro basal del plantín.

diámetro: es el diámetro basal del plantín, expresado en milímetros.

Altura: es la altura total del plantín, expresada en milímetros.

2.3 *Resultados*

2.3.1 *Morfología de la hoja, área foliar específica e intensidad lumínica*

El ensayo de sombreado artificial de los plantines del **experimento 1** permitió comprobar de forma independiente las características morfológicas de las hojas encontradas en renovales del **experimento 2** con sombreado natural. Por ejemplo en la Figura Nro 2.2, se presentan muestras de ramitas de plantas de sol y sombra, en las que se observan diferencias en el tamaño y color de las mismas.

El DMHO (considerado un indicador de la morfología de las hojas) mostró estar inversamente correlacionada con la intensidad lumínica, tanto en los plantines ($r = -0,83$) como en los renovales ($r = -0,67$). También se observó una correlación positiva con el *área foliar específica* (AFE), esta se presenta a través de la ecuación Nro. 2.13.

$$AFE \left[\frac{m^2}{kg} \right] = 5,9 \times DMHO [mm] - 10,8 \quad (r^2=0,89, n=21) \quad [2.13]$$

Los valores de AFE fueron significativamente diferentes entre los tratamientos de cobertura (Tabla Nro 2.4). Los valores promedio de AFE para los tres tratamientos de los plantines fueron $6,7 \pm 1,5 \text{ m}^2/\text{Kg.}$, $8,8 \pm 0,7 \text{ m}^2/\text{Kg.}$ y $21,9 \pm 2,2 \text{ m}^2/\text{Kg.}$ para los tratamientos de cobertura nula, media y alta respectivamente.

La morfología de las hojas (DMHO) de los renovales del **experimento 2** estuvo relacionada con la intensidad lumínica a través de la ecuación [2.14], esta relación se presenta en la Figura Nro. 2.3 y podría emplearse para estimar de forma rápida y sencilla la intensidad lumínica incidente en un renewal de *A. chilensis*.

$$\text{fraccion LFA} = 3,61 \times e^{(-0,704 \times DMHO)} \quad R^2=0,81 \quad n=45 \quad [2.14]$$

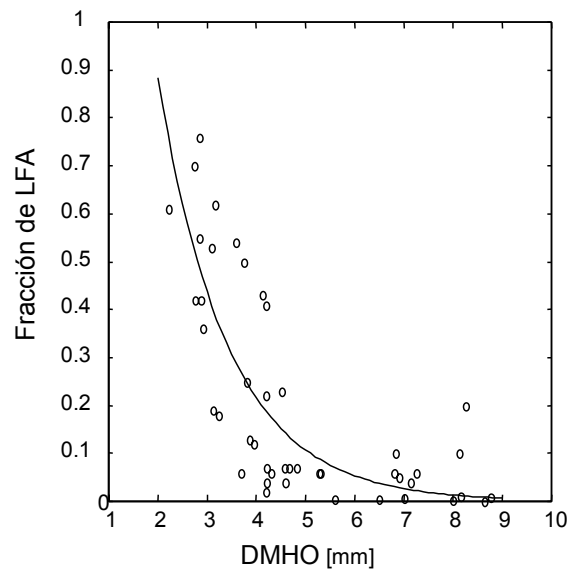


Figura Nro 2.3. Relación entre la intensidad lumínica en las hojas y su morfología (DMHO) en renovales.

*Cobertura
Nula*



10 mm



10 mm

*Cobertura
Alta*



10 mm



10 mm

Figura Nro. 2.2. Fotografías de plantas y porciones de ramitas correspondientes a los tratamientos de cobertura nula y alta, del ensayo de plantines del experimento 1.

2.3.2 *Diferencias fotosintéticas en plantines de sol y sombra*

El ajuste del modelo hiperbólico (Figura nro 2.4) permitió establecer el valor de los parámetros de cada grupo de plantas del **experimento 1**. Estos parámetros tienen una significación biológica y permiten comparar el efecto que tiene la aclimatación en la fotosíntesis. En la tabla Nro 2.4 se presentan los resultados de la comparación estadística de estos parámetros fisiológicos, además de las características morfológicas y de crecimiento correspondientes a plantines aclimatados a distintas intensidades lumínicas.

Se detectaron diferencias con significación estadísticas para la tasa máxima fotosintética (A_{\max}) y la eficiencia fotosintética (Φ). Las plantas de sol tuvieron una tasa fotosintética mayor que las plantas de sombra con valores de $4,3 \pm 0,72 \mu\text{mol C m}^2/\text{seg}$. (promedio y error estándar respectivamente), mientras que en las plantas de sombra este fue de $3,0 \pm 0,38 \mu\text{mol C m}^2/\text{seg}$. (Tabla Nro 2.4). En cuanto a la eficiencia fotosintética, las plantas de sombra fueron más eficientes que las de sol con valores de $0,008 \pm 0,003 [\mu\text{mol C}/\mu\text{mol fotones}]$ para las plantas de sol y de $0,035 \pm 0,021 [\mu\text{mol C}/\mu\text{mol fotones}]$ para las plantas de sombra. Para descartar posibles influencias del cierre estomático sobre la eficiencia se comparó, a través de un análisis de varianza si los valores de déficit de presión de vapor y de conductancia estomática diferían entre plantas de sol y sombra, no obteniéndose evidencias de que estos pudieran estar influenciando los resultados obtenidos ($gl=63$, $F=1,284$, $P=0,242$ para conductancia estomática y $gl=63$, $F=1,768$, $P=0,057$ para déficit de presión de vapor, ambos con $\alpha=0,05$).

No se detectaron diferencias estadísticas en la respiración en oscuridad (R_d) que fue de $0,05 \pm 0,35 \mu\text{mol C m}^2/\text{seg}$ y $0,41 \pm 0,3 \mu\text{mol C m}^2/\text{seg}$ respectivamente.

Tabla Nro 2.4. Parámetros fisiológicos, morfológicos y de crecimiento de plantines de los tratamientos de cobertura alta, media y nula.

Parámetro	Cobertura			Medido al finalizar el periodo de aclimatación Nro:
	Nula	Media	Alta	
Fracción de LFA	100%	41%	8%	-----
AFE[m ² /kg]	6,7 ± 1,5 ^a (8)	8,8 ± 0,7 ^b (10)	21,9 ± 2,2 ^c (10)	1
DMHO [mm]	3,8 ± 1,5 ^a (10)	5,0 ± 0,4 ^b (11)	7,8 ± 0,2 ^c (10)	2
A _{max} [μmol C m ² /seg]	4,3 ± 0,72 ^a (4)	-----	3,0 ± 0,38 ^b (4)	2
R _d [μmol C m ² /seg]	0,05 ± 0,3 ^a (4)	-----	0,41 ± 0,3 ^a (4)	2
Φ eficiencia fotosintética [μ mol C / μ mol fotones]	0,008 ± 0,003 ^a (4)	-----	0,035 ± 0,021 ^b (4)	2
Densidad de Follaje [gr/cm ³]	12,1E ⁻⁰⁴ ± 3,8 E ^{-04 a} (8)	5,1E ⁻⁰⁴ ± 2,3 E ^{-04 b} (10)	1,7E ⁻⁰⁴ ± 0,7E ^{-04 c} (10)	2
Cociente tallo-raiz	1,6 ± 0,7 ^a (8)	2,5 ± 0,8 ^b (12)	3,8 ± 0,7 ^c (12)	3
Peso seco total [gr]	30,3 ± 6,8 ^a (8)	16,7 ± 6,5 ^b (12)	8,4 ± 3,5 ^c (12)	3
Peso seco raíz [gr]	12,2 ± 4,3 ^a (8)	5,3 ± 3,0 ^b (12)	1,8 ± 1,0 ^c (12)	3
Peso seco tallos [gr]	7,0 ± 1,6 ^a (8)	4,2 ± 1,5 ^b (12)	2,2 ± 0,9 ^c (12)	3
Peso Seco Hojas [gr]	11,1 ± 1,7 ^a (8)	7,2 ± 2,4 ^b (12)	4,4 ± 1,8 ^c (12)	3
Área foliar [cm ²]	3500 ± 780 ^a (6)	2800 ± 1200 ^{ab} (12)	2180 ± 920 ^b (12)	3
Área foliar/área tejido conductivo [m ² /cm ²]	0,10 ± 0,002 ^a (10)	0,15 ± 0,02 ^b (9)	0,26 ± 0,03 ^c (10)	3
Diametro [mm]	8,5 ± 0,5 ^a (10)	6,4 ± 0,9 ^b (10)	4,7 ± 0,7 ^c (10)	3
Altura [cm]	32,4 ± 7,1 ^a (10)	36,4 ± 7,6 ^a (10)	51,7 ± 7,7 ^b (10)	3
Cociente altura/diametro	38 ± 8 ^a (10)	57 ± 10 ^b (10)	110 ± 14 ^c (10)	3

Nota Tabla Nro 2.4: Se indican los valores promedios ± un desvío estándar. Entre paréntesis se informa el número de plantines empleados para la comparación. Distintas letras en supra índice indican diferencias estadísticamente significativas (P<=0,05). También se señala el año de medición de cada parámetro.

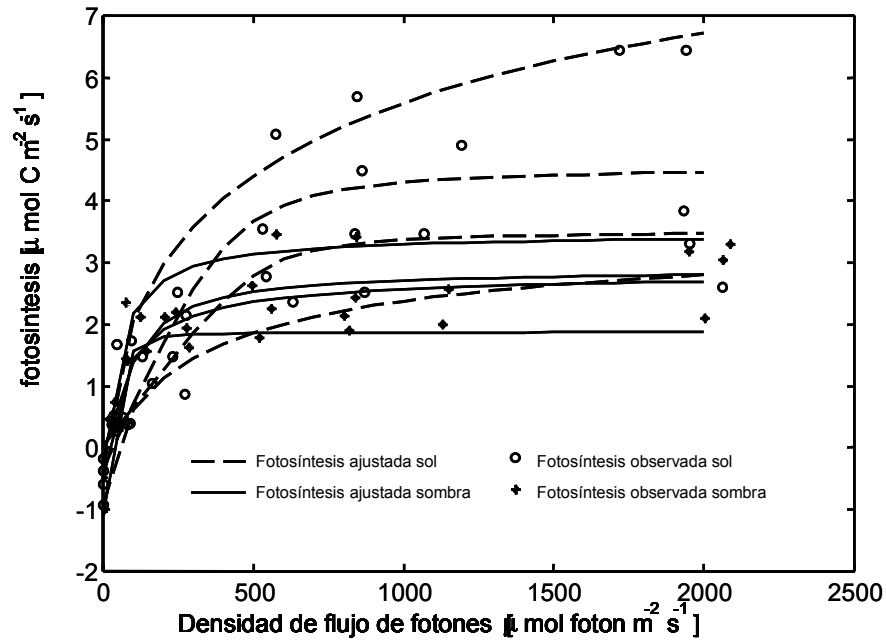


Figura Nro 2.4. Relación entre fotosíntesis e intensidad lumínica para plantines del experimento 1, aclimatados al sol y sombra.

Nota Figura Nro 2.4. Los círculos vacíos y llenos hacen referencia a los datos observados de fotosíntesis en plantines de sombra y sol. Sin embargo las curvas ajustadas se presentan para cuatro plantines de sol y cuatro de sombra.

2.3.3 Incremento total en biomasa en relación al peso seco de hojas.

Al finalizar el tercer año de aclimatación de los plantines del **experimento 1** pudo observarse que el peso de hojas por planta difería significativamente ($\alpha=0,05$) entre los tres niveles de cobertura (Tabla Nro 2.4). Las plantas de sol tuvieron $11,1 \pm 1,7$ gr. de peso seco de hojas (promedio y desvío estándar), mientras que las de cobertura intermedia y alta fueron de $7,2 \pm 2,2$ gr. y $4,4 \pm 1,8$ gr. de hojas respectivamente. Estas diferencias también se reflejaron en los diámetros, donde los plantines de sol presentaron tallos de mayor grosor que los de cobertura alta (Tabla Nro 2.4).

Estas diferencias en diámetros tuvieron una correspondencia con el peso total de los plantines a través de la ecuación Nro. 2.15 (Figura Nro 2.5) y esto permitió establecer que existe una correlación entre el peso de hojas y el crecimiento de las plantas (Figura Nro 2.6).

$$peso [gr] = 0,125 \times diametro [mm]^{2,65} \quad R^2=0,91, n=60. \quad [2.15]$$

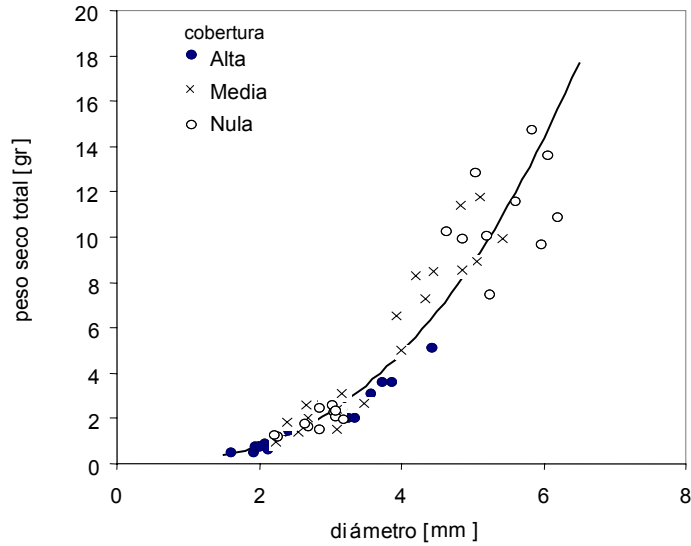


Figura Nro 2.5. Ajuste de la relación diámetro - peso total de la planta para 3 niveles de cobertura (alta, media y nula) en plantines del experimento 1.

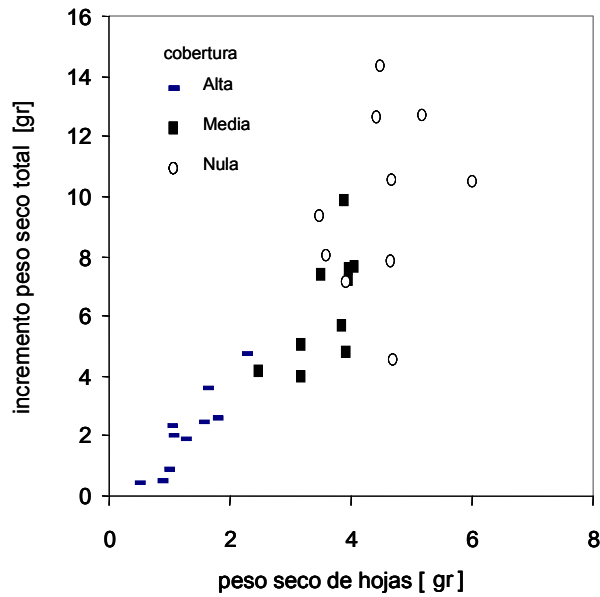


Figura Nro 2.6. Incremento anual en peso de plantines del experimento 1 en relación a su peso de hojas, para tres niveles de cobertura (Nula, media y alta).

Nota Figura Nro 2.6 Gráfico confeccionado con datos de crecimiento correspondientes al segundo período de aclimatación. Coeficiente de correlación $r=0,85$ $n=30$.

2.3.4 Densidad de hojas de la copa

El análisis de correlación de Pearson permitió establecer que la densidad de hojas de la copa en plantines del experimento 1 estuvo positivamente correlacionado con la intensidad lumínica ($r=0,79$), mientras que no fue así en el caso de los renovales del experimento 2 ($r=0,38$).

Los plantines del **experimento 1** presentaron densidades de $12,04E^{-04} \pm 6,4 E^{-04}$ gr/cm^3 para la cobertura nula (promedio y desvío estándar), de $5,1 E^{-04} \pm 2,3 E^{-04}$ gr/cm^3 para cobertura media y $1,7 E^{-04} \pm 0,7 E^{-04}$ gr/cm^3 bajo cobertura alta. De acuerdo a los análisis de varianzas ($\alpha=0,05$) estos tres niveles de densidad de follaje fueron significativamente diferentes entre si (Tabla Nro 2.4, Figura Nro 2.7).

Por otra parte, los renovales del **experimento 2** presentaron $6,0 E^{-04} \pm 4,7 E^{-04}$ gr/cm^3 para cobertura natural nula, $5,0 E^{-04} \pm 2,0 E^{-04}$ gr/cm^3 en cobertura intermedia y de $2,2 E^{-04} \pm 1,3 E^{-04}$ gr/cm^3 . Estos valores de densidad de la copa de los renovales se correspondieron con intensidades lumínicas (*fracción LFA*) de $0,80 \pm 0,04$ para cobertura nula, $0,50 \pm 0,04$ para cobertura media y $0,02 \pm 0,01$ para cobertura alta. El análisis de varianza realizado para estudiar si existían diferencias entre estos grupos de renovales estableció que entre los de cobertura alta e intermedia existían diferencias significativas ($P=0,0221$), y por el contrario eran similares entre los de cobertura alta y nula ($P=0,1494$), mientras que entre los de cobertura media y nula no pudo establecerse diferencias ($P=0,8894$) (Figura Nro 2.7).

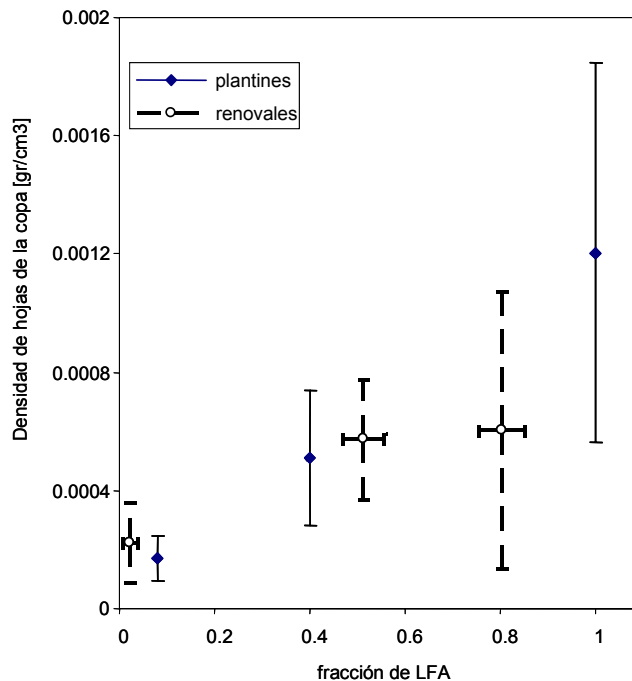


Figura Nro. 2.7. Densidad de hojas de la copa en relación a la intensidad lumínica (*Fracción LFA*).

Nota Figura Nro 2.7: Se muestra valor promedio y desvío estándar de plantines del experimento 1 y renovales del experimento 2.

2.3.5 *Relación Área foliar-área de tejido conductivo*

La cantidad de área foliar que soporta un plantín del **experimento 1** por unidad de área de tejido conductivo fue significativamente diferente (Tabla Nro 2.4), con valores promedios y de desvios estándar de $0,10 \pm 0,002 \text{ m}^2/\text{cm}^2$, $0,15 \pm 0,02 \text{ m}^2/\text{cm}^2$ y $0,26 \pm 0,03 \text{ m}^2/\text{cm}^2$ para los tratamientos de cobertura nula, media y alta respectivamente.

2.3.6 *Asignación de biomasa por componente (raíces, tallos y hojas)*

La asignación de biomasa que realizaron los plantines del **experimento 1** fue diferente entre tratamientos de cobertura. Al cabo de tres años las plantas de cobertura nula asignaron una menor proporción de la biomasa producida a la parte aérea en relación a los tratamientos de cobertura media y alta, con cocientes tallo / raíz de $1,6 \pm 0,7$; $2,5 \pm 0,8$ y $3,8 \pm 0,7$ respectivamente. Esta mayor asignación de biomasa en componentes aéreos en plantas sombreadas es el resultado de un incremento tanto de la proporción de biomasa de tallos como de hojas (Tabla Nro 2.4).

2.3.7 *Análisis del efecto de la sombra en el crecimiento y en el cociente altura / diámetro de plantines.*

Análisis del crecimiento en diámetro y altura.

Los valores de diámetro de los plantines del **experimento 1** muestran que al cabo de tres años de aclimatación a la sombra, se produjeron diferencias significativas con diámetros de $8,5\text{mm} \pm 0,5$; $6,4\text{mm} \pm 0,9$ y $4,7\text{mm} \pm 0,7$ para los tratamientos de cobertura nula, media y alta respectivamente (Tabla Nro. 2.4, Figura Nro. 2.8). Sin embargo el efecto de la sombra sobre la altura fue contrario, con alturas de $32,4 \text{ cm} \pm 7,1$; $36,4 \text{ cm} \pm 7,6$ y $51,7 \text{ cm} \pm 7,7$ (Figura Nro 2.9) para los tratamientos de cobertura nula, media y alta respectivamente.

En cambio en los renovales del **experimento 2** se pudo observar un efecto positivo de la intensidad lumínica sobre el crecimiento en altura, con un coeficiente de correlación $r = 0,77$. En el Capítulo Nro. 4, Sección 4.3.1, Figura Nro. 4.1 se presenta esta relación y se discute sus alcances.

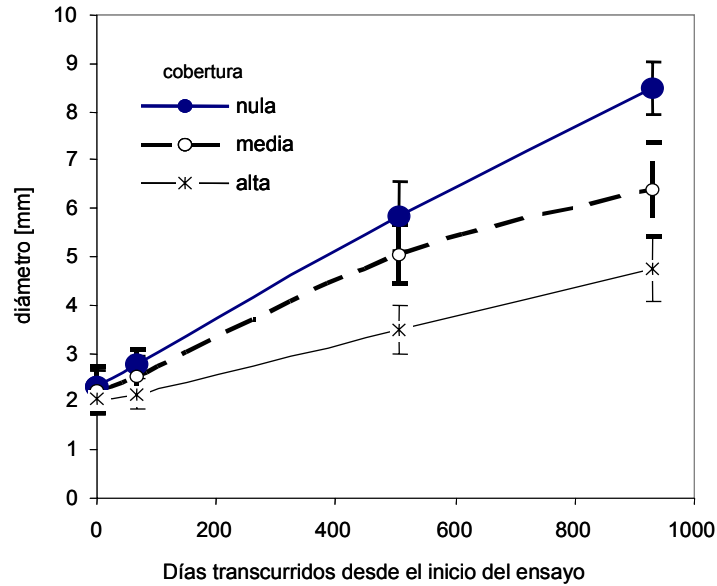


Figura Nro 2.8. Evolución del diámetro promedio de plantines del **experimento 1** por cobertura (alta, media y nula) durante tres años de aclimatación.

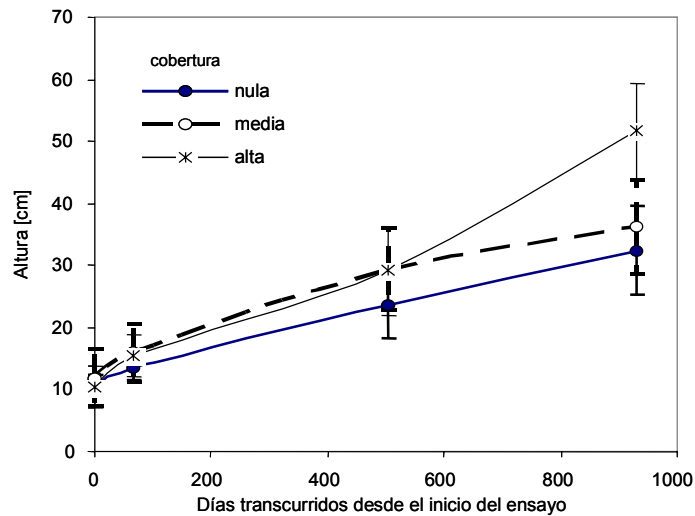


Figura Nro 2.9. Evolución de la altura promedio de plantines del **experimento 1** por cobertura (alta, media y nula) durante tres años de aclimatación.

Análisis del cociente altura / diámetro

En el **experimento 1** esta relación se estableció antes de comenzar los tratamientos y luego de tres años de permanencia de los mismos. La aclimatación a la sombra indujo cambios en la relación altura/diámetro. Al inicio se observaron valores similares entre las plantas asignadas a los distintos tratamientos (Figura Nro 2.10), mientras que al finalizar el tercer año de aclimatación estos valores fueron significativamente diferentes con valores de 38 ± 8 , 57 ± 10 y 110 ± 14 (Tabla Nro. 2.4)

para los tratamientos de cobertura nula, media y alta respectivamente. Los valores responden a las diferencias observadas tanto a nivel de diámetro como de altura de las plantas. Por ejemplo, en los plantines de cobertura alta se observa que por un lado la sombra inhibe el crecimiento en diámetro y por otra promueve el crecimiento en altura resultando la combinación de estos dos efectos en un notable incremento del cociente altura / diámetro. Asimismo el cambio lumínico produce en el cociente altura / diámetro en renovales desarbustados del **experimento 2** una reducción de esta relación, ya que la eliminación de los arbustos promueve el crecimiento en diámetro (Figura Nro 2.11).

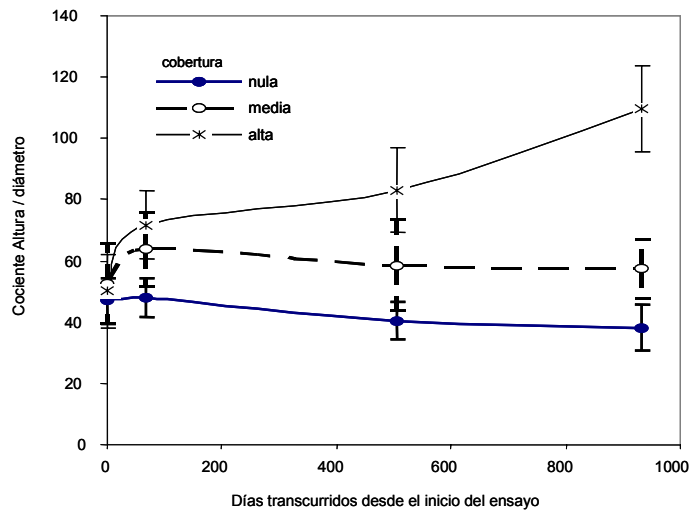


Figura Nro 2.10. Evolución de la relación altura \ diámetro durante tres años de aclimatación de los plantines del **experimento 1** a la cobertura artificial.

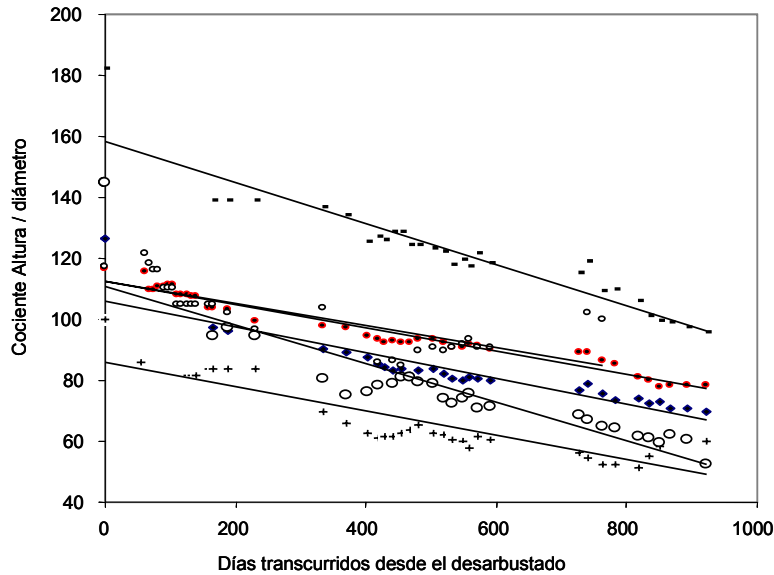


Figura Nro 2.11. Evolución del cociente altura/diámetro posterior al desarbustado en renovales de *A. chilensis* del **experimento 2**.

Nota Figura Nro 2.11: Cada serie de datos corresponde a la evolución del cociente altura/diámetro de un renewal del experimento 2. En cada caso se ajustó una ecuación lineal, obteniéndose valores de R^2 de entre 0,60 a 0,95. Confeccionado con plantas con diámetros basales de 10 ± 7 mm y una altura total de $1,30 \pm 0,9$ m.

2.4 Discusión

La aclimatación de las plantas de ambos ensayos a distintos niveles de intensidad lumínica produjo efectos sobre su morfología, fisiología y crecimiento.

La variable elegida para representar la respuesta foliar a la luz (DMHO) demostró sensibilidad y por lo tanto utilidad para describir la aclimatación de las hojas a esta. La morfología de las hojas (DMHO) de los plantines de cobertura alta (8 % de fracción de LFA) del **experimento 1** difirió considerablemente, siendo un 106% mayor que las hojas de sol. (Tabla Nro 2.4). Cambios similares se observaron para los renovales del **experimento 2**, que redujeron el tamaño de las hojas a medida que creció la intensidad lumínica (Figura Nro 2.3).

Por otro lado el área foliar específica (AFE) de los plantines del **experimento 1** fue significativamente diferente entre los distintos tratamientos de cobertura (Tabla Nro 2.4), presentando las plantas de sombra valores 230% más altos que las del tratamiento de cobertura nula. Esta variación en relación a la intensidad lumínica, también ha sido citada para otras especies de coníferas de bosques templados, con distintos grados de tolerancia a la sombra. Por ejemplo Bond *et al.*, (1999) establecieron que en *Pinus ponderosa*, *Pseudotsuga menziesii* y *Tsuga heterophylla* los valores de AFE variaban

entre 50 y 100% en relación a una gradación de su microambiente lumínico, generada esta por la intercepción del follaje en un perfil vertical dentro del dosel. Esta reducción del área foliar específica en las hojas más expuestas respondería a un cambio interno en el grosor de la lámina de la hoja debido a que estas presentarían una mayor cantidad de tejido del mesófilo en empalizada (Tucker y Emminghan 1977 en Waring y Schlesinger 1985; Sharew *et al.*, 1996; Uemura *et al.*, 2000). Esto resulta en un mayor grosor en las hojas más expuestas a la luz en comparación con las de sombra (Sprugel *et al.*, 1996), y por ello en las primeras se genera un incremento en el volumen interno de aire en la hoja. Esto podría tener un efecto positivo sobre la eficiencia del uso de agua (Mediavilla *et al.*, 2001), ya que aumentaría la conductividad de CO₂ desde los estomas hasta los sitios de fotosíntesis.

A su vez la morfología de las hojas de los plantines del **experimento 1** mostró estar relacionada con el área foliar específica (DMHO vs. AFE) a través de la ecuación Nro. 2.13. De esta manera es posible a través de una medición relativamente simple (DMHO) estimar una variable de determinación mucho más trabajosa como el AFE.

En cuanto al comportamiento fotosintético, los test de “t” para comparar los parámetros de las curvas ajustadas muestran que existen diferencias en A_{max} y en Φ (eficiencia fotosintética), entre las plantas de sol y de sombra. Las plantas de sol tendieron a tener valores de A_{max} levemente mayores que las plantas de sombra (4,3 $\mu\text{mol C m}^2/\text{seg.}$, Tabla Nro 2.4), mientras que estas últimas presentaban saturación a niveles inferiores de radiación que las de pleno sol (3,0 $\mu\text{mol C m}^2/\text{seg.}$). Por otra parte las plantas de sombra parecieran ser más eficientes que aquellas aclimatadas a pleno sol (0,035 y 0,008 respectivamente, Tabla Nro 2.4). Sin embargo esta mayor eficiencia no alcanzaría para compensar la disminución de la intensidad lumínica y por lo tanto los plantines a la sombra crecen menos que a pleno sol, tal como lo indica el crecimiento de estos grupos de plantas del **experimento 1**.

Estas modificaciones de la fisiología de la fotosíntesis, por efecto de la aclimatación de las plantas al ambiente lumínico, han sido citadas también para otras coníferas como *Picea abies* (Grassi y Minotta 2000), *Picea rubens* (Alexander *et al.*, 1995), y latifoliadas como *Prunus serotina* (Abrams *et al.*, 1992), *Acer sacharum* Marsh., y *Betula alleghaniensis* Britt (Delagrangue *et al.*, 2004).

La sombra también tiene un efecto negativo sobre el crecimiento, a través de la acumulación de masa foliar. En este sentido Vaninen y Mäkelä (2000) establecieron, para *Pinus sylvestris*, que las magnitudes del incremento anual de hojas y del crecimiento total de las plantas, con distintos grados de dominancia, estaban en relación con la masa de hojas que presentaba cada una de ellas. De similar forma el crecimiento anual en peso seco de los plantines del **experimento 1** estuvo correlacionado ($r=0,85$ $n=30$) con la masa de hojas (Figura Nro 2.6), y esta a su vez presentaron diferencias significativas entre tratamientos de cobertura. La acumulación de masa de hojas se incrementó con la intensidad lumínica de los plantines y se observó también un aumento de la variabilidad de los crecimientos (Figura Nro 2.6). Esto último podría ser el resultado de la variación, entre plantas, de alguna condición crítica relacionada con el micrositio o incluso genética que se manifiesta cuando la luz ya no es un factor limitante. En relación a esto, los valores de A_{max} de los plantines de sol del **experimento 1** (Figura Nro. 2.4), y de densidad de hojas de la copa en plantines y renovales de ambos experimentos mostraron un comportamiento similar (Figura Nro. 2.7), detectándose una mayor variación de los mismos en relación a las plantas de sombra.

El concepto de densidad de hojas de la copa está estrechamente relacionado con la masa de hojas acumulada por las plantas, ya que resulta del cociente entre esta y un volumen definido por la longitud de sus tallos. En este sentido los plantines de sol del **experimento 1** acumularon más peso de hojas, pero en un volumen menor del que lo hicieron los de sombra. Mientras que los de sombra acumularon menos hojas que la de sol, pero en un volumen mayor. Esto da origen a que existan marcadas diferencias en densidad de hojas de la copa. Esta característica visualmente perceptible en las plantas puede ser utilizada como un indicador del potencial de crecimiento de un plantín. En relación a la densidad de hojas de los renovales del **experimento 2** existen indicios de que también la intensidad lumínica puede modificar esta característica, sin embargo no es posible ser concluyentes ya que el número de la muestra es pequeño y las plantas de cobertura nula presentan una alta variabilidad en la densidad de hojas.

En relación al crecimiento en altura cuando se comparan los plantines del **experimento 1** con los renovales del **experimento 2**, surgen diferencias acerca de cual es el efecto de la sombra en el crecimiento de los tallos. En los plantines del

experimento 1, la reducción de los niveles de luz produjo un aumento del crecimiento en altura (Tabla Nro 2.4 y Figura Nro 2.9), mientras que en los renovales del **experimento 2** los valores crecientes de luz estuvieron correlacionados con el crecimiento anual en altura ($r=0,77$). Ambos efectos han sido citados en la literatura. Por ejemplo, Ballaré *et al.* (1991), menciona que la utilización de mallas plásticas negras (que solo reducen la tasa de flujo de fotones, pero no modifica su distribución espectral entre 400 y 800 nm, efecto neutro), como las utilizadas en el **experimento 1** incentiva la elongación de los entrenudos de las plantas que resulta en un mayor crecimiento en altura. El uso de este tipo de mallas puede presentar efectos similares sobre las plantas al que tendrían si se aplicara un cambio en la distribución espectral de rojo / rojo - lejano (0,7 –1000 μm , Ballaré *et al.*, 1991). Por el contrario en condiciones naturales de sombreado, como las observadas en el **experimento 2**, se ha visto que la reducción de los niveles lumínicos puede producir una disminución del crecimiento en altura (King 1997; Drever *et al.*, 2001; Takenaka 2000; Delagrange *et al.*, 2004). En este caso la limitante sería la cantidad fotones que enmascararía posibles alteraciones de la calidad de la luz.

El efecto combinado de la luz sobre el crecimiento en altura y diámetro, tiene consecuencias sobre la estabilidad tanto de los plantines del **experimento 1** (Figura Nro 2.10) como de los renovales del **experimento 2**, el cual se puede evaluar a través del cociente altura/diámetro. En los renovales del **experimento 2**, si bien el crecimiento en altura cuando crecen a la sombra no es promovido como en el **experimento 1**, su bajo crecimiento en diámetro hace que las plantas tiendan a ser delgadas. Esto genera que tengan dificultad para auto-soportarse cuando se remueven los arbustos. Por el contrario la acción de remoción de la vegetación promueve el inmediato crecimiento de su diámetro y no así en altura, lo cual resulta en una disminución del cociente altura/diámetro incrementándose por lo tanto su estabilidad (Figura Nro 2.11). Resultados similares se han encontrado para *Picea sitchensis* y *Pseudotsuga mensiezii* (Mitchell, 2000). Si bien el cambio lumínico generado por el manejo (desarbustado), debiera incentivar el incremento anual en altura de los renovales, esto parecería no ser perceptible hasta por lo menos transcurridos 3-4 períodos de crecimiento (datos no mostrados). En consecuencia la relación altura / diámetro muestra una recuperación de la estabilidad de los renovales rápidamente.

2.5 Conclusiones

En las plantas de *A. chilensis*, la intensidad lumínica induce un proceso de aclimatación que se refleja en cambios a nivel morfológico y fisiológico con impacto sobre la productividad y por ello en el balance de las interacciones, tal como se planteo en la hipótesis particular del capítulo 1. La luz modifica la forma en que la planta distribuye el crecimiento anual entre los distintos componentes (hojas, tallos y raíces) y determina cambios en la fisiología de la fotosíntesis. Además induce cambios anatómicos en las hojas, que se reflejan en su morfología, que incluso podría tener repercusiones en el modo en que las plantas usan el agua.

Por ello cuando los plantines de *A. chilensis* crecen a la sombra estos disminuyen la tasa máxima neta de fotosíntesis y aumentan la inversión relativa de crecimiento anual en hojas. Bajo estas condiciones los plantines presentarían un aumento de las condiciones propicias para el estrés hídrico debido al incremento sustancial de la relación que hay entre la superficie transpirante y el tejido conductivo o con la masa de raíces. En este sentido sería conveniente realizar investigaciones que tiendan a estudiar o conocer si la facilitación por sombra compensa la menor resistencia al estrés hídrico de las plantas. En la Figura Nro 2.12 se presenta un modelo conceptual que integra los resultados de este capítulo, y que muestra de qué forma la intensidad lumínica puede determinar las condiciones propicias para que ocurra estrés hídrico, afectando así la interacción de los arbustos con *A. chilensis*.

En relación a la variabilidad observada en A_{\max} , el incremento anual del peso de plantín y la densidad de hojas de su copa, es necesario realizar estudios tendientes a establecer las principales causas (nutricionales, hídricas y/o genéticas) que restringirían la expresión de la productividad potencial de esta especie.

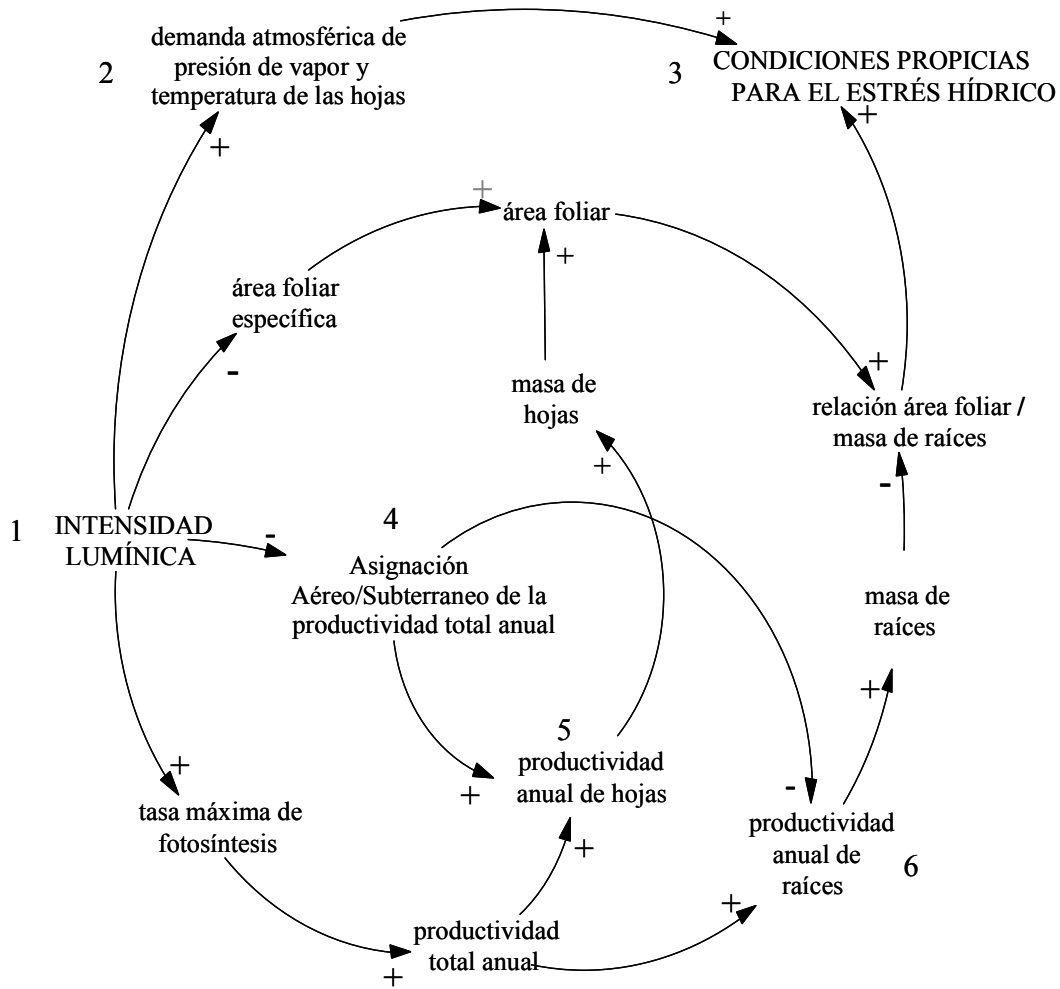


Figura Nro. 2.12. Diagrama de influencias de la intensidad lumínica sobre el crecimiento y fisiología de un plantín de *A. chilensis* y su efecto sobre las condiciones propicias para que ocurra el estrés hídrico.

El diagrama de la Figura Nro 2.12 debe leerse de la siguiente forma: cuando la intensidad lumínica incidente sobre un plantín aumenta (1), produce un incremento de la demanda atmosférica de presión de vapor, además de elevar la temperatura de las hojas (2), y esto a su vez da lugar a un aumento de las condiciones propicias para el estrés hídrico. Por el contrario cuando la intensidad lumínica disminuye (1) también lo hace la demanda atmosférica y la temperatura de las hojas (2), con la consiguiente reducción de las condiciones propicias para el estrés hídrico (3). En ambos ejemplos existe una relación directamente proporcional entre los elementos mencionados del diagrama, manifestado a través de los signos positivos (+) junto a las flechas.

Por otra parte cuando aumenta la intensidad lumínica (1), se produce una disminución de la asignación de biomasa foliar en relación a las raíces (4), mermando

la productividad anual de hojas (5) e incrementando la de raíces (6). Por el contrario cuando disminuye la intensidad lumínica (1), aumenta la proporción de asignación de biomasa a hojas (5) y disminuye la de raíces (6). Es decir que la relación que existe entre la intensidad lumínica (1) y la asignación aéreo / subterráneo de la productividad total anual (4) es inversamente proporcional. En el diagrama esta relación se expresa a través del signo menos (-) ubicada junto a las flechas.

2.6 Bibliografía

- Abrams M.D., Kloeppe B.D., Kubiske M.E. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. *Tree Physiology*. Vol 10(343):355.
- Alexander J., Donnelly J.R., Shane J., 1995. Photosynthetic and transpirational response of red spruce understory trees to light and temperature. *Tree Physiology* 15, 393-398.
- Aphalo P.J. 2001. Light signals and the growth and development of plants- a gentle introduction. Draft of May 21, 2001. The Plant Photobiology Notes I, Department of Biology and Faculty of Forestry, University Joensuu, Joensuu, Finland.
- Avery, T.E., Burkhardt H.E. 1994. *Forest Measurements*, 4th ed. McGraw-Hill, pp 408.
- Ballare C.L., Scopel A.L., Sánchez R.A., 1991. Photocontrol os stem elongation in plant neighbourhoods: effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. *Plant, Cell and Environment* 14, 57-65.
- Bond, B.J., Farnsworth, B.T., Coulombe, R.A., Winner, W.E., 1999. Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. *Oecologia*, 120, 183-192.
- Delagrange S., Messier C., Lechowicz M.J., Dizengremel P. 2004. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology* 24, 775-784.
- Dimitri, M.J. 1989. *Iconografía dendrológica: Árboles exóticos e indígenas de la Argentina*. Consejo Profesional de Ingeniería Agronómica - Orientación Gráfica Editora. pp 91.

- Drever C.R., Lertzman K. 2001. Light-growth responses of Coastal Douglas-Fir and western redcedar saplings under different regime of soil moisture and nutrients. *Canadian Journal of Forest Research*. 31:2124-2133.
- Evans, J.R., Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, Vol (24), pp 755-767.
- Fullbright T.E, Kuti J.O., Tipton A.R. 1997. Effect of nurse-plant canopy light intensity on shrub seedling growth. *Journal of Range Management* 50(6) 607-610.
- Gimenez D.J. 1993. Evaluación de raleos en bosquetes juveniles de Ciprés de la Cordillera (*Austrocedrus chilensis*). En la reserva forestal “ El Guadal”. El Bolsón, Río Negro. Práctica Laboral. Universidad Nacional del Comahue. Asentamiento Universitario San Martín de los Andes. 38 pp.
- Grassi G., Minotta G. 2000. Influence of nutrient supply on shade-sun acclimation of *Picea abies* seedlings: effects on foliar morphology, photosynthetic performance and growth. 2000. *Tree Physiology* 20, 645-652.
- Grosfeld J. 2002. Análisis de la Variabilidad morfológica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic. Serm. et Bizarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M. Jhonst., *Pilgerodendron uviferum* (D.Don) Florin Y *Cupressus sempervirens* L. Tesis para optar el grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Univ. Nac. Comahue. Centro Regional Universitario Bariloche. pp 250.
- Herrick J.D., Thomas R.B. 2003. Leaf senescence and late-season net photosynthesis of sun and shade leaves of overstory sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) grown in elevated and ambient carbon dioxide concentrations. *Tree Physiology* 23, 109-118.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Huston, M.H., 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78 (7), 1966–1975.
- James S.A., Bell D.T. 2000. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances. *Tree Physiology* 20, 1007-1018.
- Jones H.G. 1996. *Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. Second Edition. Cambridge University Press. Pp 413.
- King D. 1997. Branch growth and biomass allocation in *Abies amabilis* saplings in contrasting light environments. *Tree Physiology* 17, 251-258.

- Kitzberger, T., Steinaker, D.F., Veblen, T.T., 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81 (7), 1914–1924.
- Kikuzawa K., 1991. A cost-benefit habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *The American Naturalist*. Vol. 138 No. 5 pp 1250-1263.
- Lambers, H., Stuart Chapin, F., Pons, T.L., 1998. *Plant Physiological Ecology* Springer, Berlin. p 540.
- Landsberg J.J., Gower S.T. 1997. *Applications of Physiological Ecology to Forest Management*. Academic press. San Diego, CA. 354 pp
- Mediavilla S., Escudero A. Heilmeyer H. 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology* 21, 251-259.
- Mitchell S.J. 2000. Stem growth responses in Douglas-Fir and Sitka Spruce following thinning: implications for assessing wind-firmness. *Forest Ecology and Management* 135:105-114.
- Mitchell S.K. 2003. Effects of mechanical stimulus, shade, and nitrogen fertilization on morphology and bending resistance in Douglas-Fir seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1602-1609.
- Mizunaga H., Umeki T. 2001. The relationships between tree size and spatial distribution of foliage mass within crowns of Japanese cedars (*Cryptomeria japonica*) in young plantation. *Forest Ecology and Management*, vol 149 (1-3): 129-140.
- Mizoue N., Masutani T. 2003. Image analysis measure of crown condition, foliage biomass and stem growth relationships of *Chamaecyparis obtusa*. *Forest Ecology and Management* 172, pp 79-88.
- Mori A., Takeda H. 2004. Functional relationships between crown morphology and within-crown characteristics of understory saplings of three codominant conifers in a subalpine forest in central Japan. *Tree Physiology* 24, 661-670.
- Nininemets U., Kull O., Tenhunen J. 1998. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology* 18, 681-696.
- Sharew, H., Grace, J., Legg C., 1996. Response of two Afri-montane coniferous tree species to light and nutrient supply. *Tree Physiology* 16, pp 617-626.

- Schoettle A.W. 1991. Interrelation between shoot characteristics and solar irradiance in the crown of *Pinus contorta* ssp. *latifolia*. *Tree Physiology* 9, pp 245-254.
- Sprugel D.G. Brooks J.R., Hinckley T.M. 1996. Effects of light on shoot geometry and needle morphology in *Abies amabilis*. *Tree Physiology* 16, 91-98.
- Sung S.S., Xu D., Kormanik P.P., Black C.C. 1997. Photosynthesis and the Xanthophyll cycle-mediated photoprotection in leaves of *Quercus rubra* and *Q. alba* seedlings of different light environments. 288-297. En *Diversity and Adaptation in oak species*, Editores Steiner, Kim C. Proceedings of the second meeting of working party 2.08.05. Genetics of *Quercus*, of the International Union of Forest Research Organizations. October 12-17, University Park (State College), PA, Pennsylvania State University.
- Takenaka A. 2000. Shoot growth responses to light microenvironment and correlative inhibition in tree seedlings under forest canopy. *Tree physiology* 20, 987-991.
- Thornley J.H.M. 1999. Modelling stem height and diameter growth in plants. *Annals of Botany* 84: 195-205.
- Uemura A., Ishida A., Nakano T., Terashima I., Tanabe H., Matsumoto Y. 2000. Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances. *Tree Physiology* 20, 945-951.
- Vanninen P., Makela A. 2000. Needle and stem wood production in Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees of different age, size and competitive status. *Tree Physiology* 20, 527-533.
- Waring., R.H. 1983. Estimating Forest Growth and Efficiency in Relation to Canopy Leaf Area. *Advances in Ecological Res.* Vol 13, pp 328-354.
- Waring, R.H., Schlesinger, W.H., 1985. *Forest Ecosystems. Concepts and Management.* Academic Press, New York, p. 340.
- Wilson J.S. Oliver C.D. 2000. Stability and density management in Douglas-Fir plantations *Can J. For. Res.* 30:910-920.

2.7 Anexo Metodología para el cálculo del volumen neto de copa.

En este anexo se desarrolla el concepto y metodología para el cálculo del volumen de copa de plantines y renovales. Para esto se siguió la descripción realizada por Baldwin y Peterson (1997). Estos autores describieron para pino ellioti un volumen de copa que

está definido por los extremos de sus ramas, en el que se encuentra a su vez contenida una porción que puede no presentar follaje (Figura Nro 2.13), El tamaño de esta porción sin hojas, producto de la muerte seguida por su caída puede estar condicionada por distintos factores. Uno de los principales es el sombreado que ejercen las hojas ubicadas en las porciones más iluminadas de las ramas (Kikuzawa, 1991; Schoettle y Smith 1991). En la presente tesis se definió como **volumen bruto** al volumen total de la copa y como **volumen no foliado** a aquella sección que no presenta hoja (Figura Nro 2.13 C). En el caso de la porción no foliada esta puede variar en tamaño pudiendo incluso ser prácticamente inexistente como en el caso del plantín de *A. chilensis* que se muestra en la Figura Nro 2.13 A.

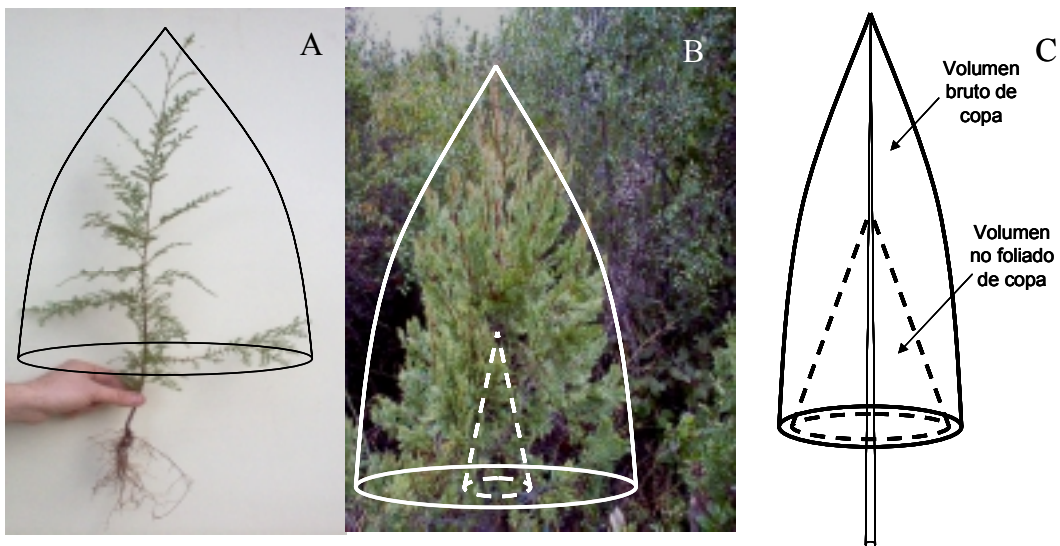


Figura Nro 2.13. Fotografías de plantas y esquema simplificado mostrando el concepto de volumen de copa en plantines y renovales de *A. chilensis*.

Nota Figura Nro 2.13. En A y B se muestra un plantín y un renoval con la superposición del espacio definido como volumen de copa. En C se muestra un esquema de este concepto con el detalle de la porción no foliada de la copa ubicada en el interior de esta y próxima al tallo. En el plantín (A) todo el volumen de su copa presenta hojas. En el renoval (B) este tiene una porción no foliada, que se muestra en línea entrecortada.

Otro término asociado es el de volumen neto de copa, y es aquel volumen de la copa que contiene hojas y se calcula como la diferencia entre el volumen bruto y el volumen no foliado. Este concepto se empleó tanto para estimar el peso de hojas de una planta como para el cálculo de la densidad de hojas de su copa. A continuación se desarrolla la metodología para el cálculo del volumen bruto y no foliado. En la Figura Nro 2.14 se muestra el detalle de las mediciones necesarias para el cómputo de estas variables.

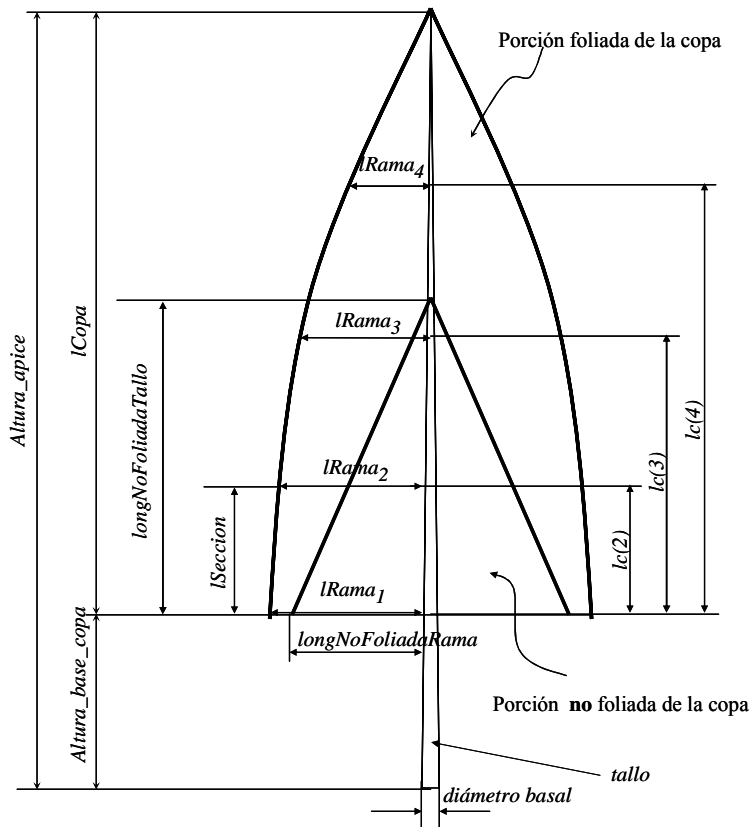


Figura Nro 2.14. Esquema de las mediciones de la copa realizadas en los plantines y renovales de Ciprés de la Cordillera, utilizadas para computar el volumen neto de copa. Nota Figura Nro 2.14 Este esquema corresponde a un corte transversal de la Figura Nro 2.13 C.

Estimación del volumen bruto de copa

El volumen bruto de copa se definió como la sumatoria de volúmenes brutos parciales de igual longitud (ver Figura Nro 2.14):

$$vol_brt_copa = \sum_0^i VolBrtSeccion_i \quad [2.16]$$

Donde:

vol_brt_copa: es el volumen bruto total de copa de una planta en cm^3 .

VolBrtSeccion_i: es el volumen bruto de copa de la sección de copa número *i*

i: es la cantidad total de secciones de copa empleadas para estimar el volumen bruto de copa. Para los plantines y renovales se emplearon 3 y 4 secciones respectivamente.

El volumen bruto de copa de cada sección se calculó de acuerdo a la fórmula de cubicación de Smalian (Avery y Burkhart, 1994, Ecuación Nro 2.17):

$$volBrtSeccion_i = \frac{\pi \times \left[2 \times \left(\frac{(lRama_i + lRama_{i+1})}{2} \right) \right]^2}{4} \times lSeccion \quad [2.17]$$

donde:

$volBrtSeccion_i$: es el volumen de copa correspondiente a la sección de copa i .

π : es la constante 3.14159

$lRama_{i, i+1}$: es la longitud total de una rama promedio ubicada en la base de la sección i o la base de la sección $i+1$. La multiplicación por dos (2) de la longitud de la rama en la ecuación Nro 2.17 responde al supuesto de simetría de la copa.

$lSeccion$: es la longitud de la sección i , en cm, y se calcula de acuerdo a la ecuación Nro 2.18 :

$$lSeccion = \frac{lCopa}{nroSecciones} \quad [2.18]$$

donde:

$lSeccion$: longitud de una sección de la copa, en cm

$lCopa$: es la longitud de copa, que está comprendida entre la base de esta y el ápice del árbol. La base de la copa se estableció como el punto inferior de la copa con al menos tres ramas verdes.

$nroSecciones$: es el número de secciones, o segmentos de copa y coincide con el número de ramas que se miden en una planta.

La última sección próxima al ápice se calculó como el volumen de un cono empleado la ecuación Nro. 2.19.

$$volBrtSeccion_i = \frac{\pi \times [2 \times lRama_i]^2}{3} \times lSeccion \quad [2.19]$$

donde:

Como se definió anteriormente.

Estimación del volumen de copa no foliado

El volumen no foliado de la copa se calculó como el volumen de un cono de acuerdo a la ecuación Nro. 2.18:

$$vol\ copa\ no\ foliado = \frac{\pi \times [2 \times longNoFoliadoRama]^2}{4} \times \frac{longNoFoliadaTallo}{3} \quad [2.20]$$

donde:

vol copa no foliado: es aquel volumen de copa descrito a través de un cono y que en su interior no contiene hojas.

longNoFoliadoRama: es la longitud sobre una rama basal de la copa que no presenta follaje.

longNoFoliadaTallo: es la longitud sobre el tallo principal de la planta, y que se encuentra comprendida entre la base de la copa y el punto de inserción de la primera rama de la copa que se encuentra totalmente foliada en toda su extensión.

3

Efecto del tamaño del árbol y las condiciones climáticas en el balance de la interacción entre *A. chilensis* y las especies arbustivas.

3.1 Introducción

El estudio de las interacciones entre plantas puede contribuir a comprender la dinámica de las poblaciones, que determinan los cambios sucesionales en comunidades de bosques, y a diseñar recomendaciones de manejo de vegetación adecuadas (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992).

La facilitación y la competencia son dos interacciones comúnmente observadas en las plantas. Estas pueden ocurrir simultáneamente (Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997), y por eso ser difícil aislar una de la otra. Por ello la mayoría de los estudios suelen informar resultados relacionados con el balance de ambas interacciones.

Este balance puede variar de facilitación a competencia o viceversa como consecuencia de cambios en los factores y condiciones involucrados. El efecto de la presión abiótica sobre el estrés de las plantas, y distintos estadios de vida de las plantas involucradas (por Ej. Semilla, plántula, juvenil, adulto, adulto senescente) han sido citados como modificadores del balance de la interacción.

Por ejemplo, en relación a las condiciones ambientales, Bertness y Ewanchuk (2002) relacionaron los cambios del balance neto, de plantas creciendo en pantanos salinosos en los Estados Unidos de Norteamérica, con cambios climáticos y variaciones latitudinales. Ellos encontraron un balance positivo cuando las condiciones ambientales fueron extremas, y un efecto negativo ante condiciones intermedias. También Pugnaire y Luque (2001) mostraron que el efecto neto de la interacción entre *Retama sphaerocarpa* y sus especies del sotobosque asociadas cambiaba en un gradiente de productividad en el sudeste semi-árido de España.

Kitzberger *et al.* (2000), trabajando en el ecotono bosque-estepa en el Norte de la Patagonia, mostraron que la emergencia y establecimiento de plantines de un año edad de *A. chilensis* estuvo asociado con el síndrome de planta nodriza inducido por la presencia de los arbustos. Estos autores relacionaron la intensidad del efecto facilitativo con la variabilidad climática. En *A. chilensis*, este síndrome nodriza fue también asociado con la supervivencia invernal de los plantines, probablemente por evitar el congelamiento (Gobbi y Schlichter, 1998).

Pero a pesar del efecto positivo de los arbustos sobre la emergencia y establecimiento de *A. chilensis*, Kitzberger *et al.* (2000) reportaron que los arbustos pueden suprimir el crecimiento de los árboles juveniles.

Si bien se dispone de conocimientos acerca de la interacción entre arbustos y *A. chilensis*, este no es suficiente para inferir cuales son las condiciones que hacen que los arbustos tengan un efecto positivo o negativo sobre los árboles juveniles.

En este sentido conocer la influencia que tienen las condiciones climáticas y el manejo de la vegetación sobre el momento en que las plantas culminan su crecimiento anual, permitiría mejorar la comprensión de las interacciones que ocurren entre los arbustos y los árboles juveniles de *A. chilensis*. Por ejemplo Bréda *et al.* (1995) mencionan que una reducción de la competencia, por aplicación de raleos, puede mejorar el crecimiento de *Quercus petraea* (Matt.) Liebl, ya que disminuye el efecto de la sequía de verano, prolongando el período de crecimiento.

En relación a estos antecedentes existen algunos modelos conceptuales que describen de que forma puede verse modificada el balance de la interacción en relación a los factores mencionados (Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997).

Por ejemplo el modelo de Callaway y Walker (1997) expresa que para una determinada relación tamaño – densidad de la planta nodriza el incremento de las condiciones desfavorables para el crecimiento genera un aumento del efecto facilitativo, mientras que para condiciones abióticas más benignas, un mayor tamaño de la planta nodriza podría inducir un incremento del efecto competitivo de estas.

Por otra parte Holmgren *et al.* (1997) representan el efecto positivo que tiene la planta nodriza sobre la planta objeto de estudio, como la consecuencia de la intersección entre micro gradientes ambientales (luz y humedad) y la respuesta fisiológica de la planta a estas condiciones de crecimiento. Estos autores concluyeron que las condiciones requeridas para que la facilitación ocurra son que la mejora de un factor ambiental (por Ej. Agua, nutrientes o herbivoría) bajo el dosel de la planta nodriza debe

exceder el incremento de la demanda de aquel factor que se ve deteriorado por la existencia de la nodriza (por ejemplo luz). Estos autores argumentan que las limitaciones lumínicas son más preponderantes que las limitaciones hídricas en condiciones méxicas, negando el posible efecto favorable de una mejora en humedad bajo la canopia de las plantas. Al contrario una limitación hídrica sería más importante que la limitación lumínica en condiciones xéricas, de tal forma que una disminución de la intensidad lumínica sería compensada por un incremento proporcional de la humedad del suelo.

3.1.1 Objetivo

- Desarrollar una metodología para cuantificar el balance de la interacción entre *A. chilensis* y los arbustos.
- Establecer el signo e intensidad de la interacción entre arbustos y juveniles de *A. chilensis*, correspondientes a distintos tamaños relativos de estos dos componentes, con condiciones climáticas contrastantes.

3.1.2 Hipótesis

Se plantea como hipótesis que el balance neto de la interacción cambia en relación a:

- Las condiciones climáticas durante el período de crecimiento, y
- al tamaño relativo del individuo juvenil de *A. chilensis* en relación a los arbustos.

De tal forma que cuando las condiciones climáticas son adversas el efecto neto tendería a ser de facilitación, mientras que si sucede lo contrario la competencia dominaría la interacción.

Por otra parte cuando la importancia de Ciprés en relación a los arbustos es pequeña, el balance de la interacción sería de facilitación, mientras que si esta importancia relativa aumenta el balance sería de competencia.

3.2 *Materiales y métodos*

3.2.1 *Definición del ensayo para establecer el signo e intensidad de la interacción.*

El estudio del efecto del tamaño del árbol y las condiciones climáticas sobre el balance de las interacciones se abordó a través del **experimento 2** (ver sección 1.2), definido en las secciones 1.2 y 2.2 de esta tesis.

El concepto del tamaño de las plantas se representó a través de la posición que ocupan los renovales en relación al dosel del matorral, y se estableció como el cociente entre la altura de *A. chilensis* y la altura del dosel de los arbustos. Esta definición en términos relativos se debe a que la altura del matorral no es homogénea para toda el área de estudio. Por ello el mismo tamaño de renewal podría no ser representativo de la misma condición de sombreado al que se encuentra sometido y por lo tanto no serían comparables en su respuesta. Bajo este criterio se establecieron tres clases de posición relativa, a las que se las denominó: sumergida, intermedia y emergente. La primera clase está comprendida por aquellas plantas cuya altura es menor a la mitad de la altura del arbustal. El tamaño intermedio su altura es mayor a la mitad del arbustal, pero menor que la altura de la vegetación. Y la clase emergente son aquellas plantas cuya altura sobrepasa la canopia de los arbustos. Del total de renovales se seleccionaron aleatoriamente 33 plantas para utilizarse como testigos, mientras que otras 69 se utilizaron para aplicar tratamientos de remoción de la vegetación o desarbustado. Este tratamiento se aplicó en forma escalonada, es decir un desarbustado por año durante los tres años del experimento. De esta forma se evaluó el efecto que tenía la variación climática interanual sobre la respuesta de las plantas a la exposición total al sol, con un total de 18 plantas en la temporada 2000-2001, 24 plantas en 2001-2002 y 27 plantas en 2002-2003.

Las plantas testigos, las desarbustadas y un número adicional de plantas se emplearon para el estudio de la culminación del período del crecimiento durante los tres períodos de crecimiento. Dado que este análisis requiere de un gran volumen de mediciones y de gran precisión, no siempre las mismas plantas testigos se encontraron disponibles todos los años para su análisis debido a pérdidas en la calidad de los datos de algunas de estas plantas. El número de plantas utilizadas se indica en las tablas donde se presentan los resultados de las comparaciones de medias.

Para evaluar el balance de las interacciones se realizaron tres análisis.

- Comparación de medias del incremento anual en volumen del tallo y de la fecha de culminación del crecimiento para plantas testigos y desarbustadas en cada una de los tres años climáticos.
- Análisis del efecto de las condiciones climáticas sobre el crecimiento de las plantas testigos.
- Análisis del cambio en el balance neto de la interacción en relación al tamaño de las plantas y a la condición climática.

El incremento anual en volumen se cálculo según las ecuaciones 3.4 y 3.5, mientras que la determinación del momento de culminación del crecimiento se estableció de acuerdo a lo descrito en las secciones que a continuación se detallan. Las comparaciones estadísticas de medias entre grupos se realizaron a través de análisis de varianza y covarianza a un nivel de significancia de $\alpha=0.05$. En los análisis de covarianza se empleó el volumen del tallo como covariable.

Para cuantificar los cambios en el tipo e intensidad de la interacción, se empleó una modificación del índice de intensidad relativa de competencia (Goldberg *et al.*, 1999). Este índice compara, para una determinada clase de tamaño de las plantas, la tasa relativa de crecimiento entre los individuos testigos y aquellos a los que se removió la vegetación circundante.

3.2.2 Determinación de la fecha de culminación de crecimiento en diámetro de plantas testigos y desarbustadas.

Para establecer la fecha en que las plantas culminan su crecimiento estacional, fue necesario disponer de una gran cantidad de datos correspondientes al período primavera-verano. Para esto se realizaron mediciones de diámetros y alturas de cada planta testigo y desarbustada, con una frecuencia de 20 días, obteniéndose aproximadamente 10 registros de tamaño por planta y temporada de crecimiento.

Además de disponer de esta información fue necesario establecer un criterio que permitiera fijar el momento de culminación del crecimiento. Para esto se probaron tres metodologías, una donde la fecha de culminación se determina a partir de la visualización de los datos, y dos que emplean un criterio cuantitativo. En los tres casos

la implementación se realizó a través de un programa de computadora desarrollado a tal efecto, utilizando el programa MATLAB (www.mathworks.com) El método visual consistió en establecer de forma manual una fecha aproximada de culminación a partir de la interpretación de un gráfico que muestra la marcha del tamaño de la planta durante el periodo Septiembre-Mayo. En el caso de los métodos cuantitativos, la culminación del crecimiento se estableció como el momento en que se alcanzaba el 85% del incremento total de la temporada. Deducido este a partir de una curva ajustada por planta y temporada de crecimiento. El valor de 85% del crecimiento anual fue elegido de manera arbitraria. Las curvas ajustadas fueron el modelo logístico de Richards y un polinomio de tercer grado.

Si bien los métodos cuantitativos son más objetivos que el método visual, los primeros no mostraron representar adecuadamente las diferencias en la culminación del crecimiento entre años y entre plantas. El uso del modelo logístico de Richards mostró que la culminación del crecimiento de todas las plantas estaba concentrada en tan solo una quincena. Dada la variabilidad de micrositios y tamaños de plantas no se consideró este resultado como correcto. Por otra parte la flexibilidad del polinomio de tercer grado, permitió visualizar incluso una segunda fase de crecimiento en algunas plantas. Si bien este patrón pudo observarse en los datos no es claro que respondiera a alguna de las variables observadas (Por Ej. Tamaño, tratamiento o condiciones climáticas). De acuerdo a esto se optó por el empleo del método visual para la determinación de la culminación del crecimiento.

3.2.3 Desarrollo del índice de intensidad relativa de facilitación (IRF)

El Índice relativo de competencia está definido según Goldberg *et al.* (1999) como:

$$IRC = \frac{(TRC_{remocion} - TRC_{testigo})}{TRC_{remocion}} \quad [3.1]$$

Donde:

$TRC_{testigo}$: es la tasa relativa de crecimiento de plantas creciendo en condiciones naturales, y $TRC_{remocion}$ es la tasa relativa de crecimiento de las plantas a las que se les

removió la vegetación, que presumiblemente puede ejercer competencia con el individuo objeto de análisis.

Los valores de este índice pueden interpretarse como:

“...una reducción proporcional en el rendimiento de una planta, por la presencia de la vegetación asociada” (Goldberg *et al.*, 1999).

De acuerdo a esto el índice no puede calcular el signo o valor de la interacción, si se considera que una planta muerta luego de la remoción tiene un crecimiento relativo igual a cero. Esto resultaría en valores indeterminados de *IRC*.

Para salvar este inconveniente se invirtieron los términos que componen la ecuación Nro. 3.1. Por analogía se resolvió denominar a este indicador como el opuesto de *IRC*, es decir índice de **I**ntensidad **R**elativa de **F**acilitación (*IRF*).

Esta modificación del índice responde a la necesidad de describir la respuesta de las plantas a cambios abruptos en las condiciones de crecimiento introducidos por un desarbustado intenso. En oportunidad de asistir al curso de postgrado Ecosistemas forestales, análisis a múltiples escalas (San Carlos de Bariloche, 2001), dictado por el Dr Richard Waring, de la Universidad del Estado de Oregon, Corvallis de EEUU, este sugirió que los desarbustados abruptos eran apropiados cuando se dispone con un tiempo relativamente corto para la experimentación, tal como es el caso de esta tesis.

En definitiva la expresión del índice quedo establecido a través de la ecuación Nro. 3.2.

$$IRF = \frac{(TRC_{testigo} - TRC_{remocion})}{TRC_{testigo}} \quad [3.2]$$

Donde:

IRF: índice de intensidad relativa de facilitación.

TRC_{testigo} y *TRC_{remocion}* corresponden a las anteriores definiciones.

Por lo tanto *IRF* expresa “un incremento proporcional en el rendimiento de las plantas debido a la presencia de los asociados”.

Si *IRF* es positivo el balance neto de la interacción corresponde a facilitación, mientras que si los valores son negativos entonces el resultado de la interacción es de competencia.

Para el cálculo de este índice (*IRF*) se agruparon las respuestas de las plantas por clases de tamaño. Dado que el rango de valores del volumen del tallo entre las plantas sumergidas y emergentes es de varios ordenes de magnitud y que las comparaciones estadísticas se realizaron en términos del logaritmo del crecimiento se definieron tres clases de tamaños cuyos límites fueron el logaritmo natural de 1×10^0 , $1 \times 10^{2.5}$ (diámetro = 2mm, altura =30 cm), 1×10^5 (diámetro = 16 mm, altura =150 cm) y $1 \times 10^{7.5} \text{ mm}^3$ (diámetro = 145 mm, altura = 550 cm) para las clases 1, 2 y 3 respectivamente.

El término tasa de crecimiento relativo (*TRC*) incluido en la ecuación Nro. 3.2 se definió como la tasa relativa de crecimiento anual en volumen del tallo. Para esto se empleó el diámetro basal y la altura total de cada planta. *TRC* se calculó de acuerdo a la ecuación Nro 3.3:

$$TRC = \frac{(V_1 - V_0)}{V_0} \quad [3.3]$$

Donde:

TRC: es la tasa relativa de crecimiento anual en volumen, y representa la fracción de incremento en volumen del tallo observado en una temporada de crecimiento, en relación con el volumen al inicio de dicho período.

V_0 y V_1 son el volumen del tallo en milímetros cúbicos, correspondientes al inicio y fin de un período de crecimiento activo de las plantas.

El volumen del tallo se estimó a partir de las ecuaciones Nro 3.4 y 3.5:

$$V_0 = \frac{\pi \times d_0^2 \times a_0}{3} \quad [3.4]$$

Y

$$V_1 = \frac{\pi \times d_1^2 \times a_1}{3} \quad [3.5]$$

Donde:

π . es la constante numérica 3.141519

d_0 , d_1 , y a_0 , a_1 refieren al diámetro basal de la planta y la altura de su ápice al inicio y fin de la temporada respectivamente. Para establecer con precisión cual había sido el crecimiento de cada individuo se establecieron mediciones sucesivas a intervalos cortos de tiempo, durante el período de Septiembre – Mayo.

3.2.4 Caracterización de las condiciones climáticas.

Para caracterizar las condiciones climáticas durante los tres períodos de crecimiento, se utilizó la sumatoria de déficit de presión de vapor ($I_{DPV_{max}}$), utilizando una modificación de la ecuación propuesta por Myers (1988) para determinar estrés hídrico. La ecuación propuesta calcula la sumatoria del valor máximo diario de déficit de presión de vapor (DPV) durante el período de interés. Este puede ser estimado de t mediciones del máximo DPV a intervalos de n días por medio de ecuación Nro.3.6:

$$I_{DPV_{max}} = \left| \sum_0^t (\overline{DPV_{max_{t,t+1}}} - c) \times n \right| \quad [3.6]$$

Donde:

t : es la cantidad de días transcurridos desde el 1ero de Septiembre al 1ero de Febrero (153 días en total)

c : es el valor máximo de DPV_{max} registrado en dicho período.

$\overline{DPV_{max_{t,t+1}}}$: es el valor promedio de DPV_{max} para cualquier intervalo $t,t+1$,

Para n se utilizó el valor uno (1), que significa que DPV_{max} se computa diariamente.

Los valores de DPV se calcularon en a partir de registros de temperatura y humedad relativa con base horario de acuerdo a (Castellví *et al* 1996). Los datos de temperatura del aire y humedad relativa fueron tomados por la estación meteorológica

METOS, instalada a 1000 metros, también dentro del Campo Forestal Gral. San Martín INTA, con una localización de similar altitud, exposición y pendiente a la del sitio de ensayo. Los registros de temperatura consistieron de series de datos que comprendían el período 1ero de Septiembre al 1ero de Febrero, para los tres años de experimento.

También se calculó la precipitación acumulada para el mismo período. Para esto se utilizaron lecturas semanales de precipitación, empleando un pluviómetro ubicado en el mismo sitio que la estación meteorológica. La precipitación acumulada se calculó como:

$$\text{Precipitación acumulada [mm]} = \sum_0^t \text{precipitación semanal acumulada [mm]} \quad [3.7]$$

Donde:

Precipitación acumulada: es la suma de las lecturas semanales durante el periodo comprendido entre el 1ero de Septiembre y el 1ero de Febrero, expresada en milímetros.

Precipitación semanal acumulada: es la precipitación acumulada en el lapso de una semana, expresada en milímetros.

Luego se procedió a comparar estos valores de precipitación con aquellos correspondientes a series históricas. Estas series correspondían al período de años 1962-1969 y por otra parte al período 1987-2002. El período 1969-1987 no fue incluido en la comparación por no disponerse de una serie completa.

3.2.5 Efecto de la remoción de los arbustos en el contenido de agua y temperatura del suelo.

Para estudiar el efecto del dosel de los arbustos sobre el ambiente de las plantas, se midió el contenido de agua del suelo en los sectores de plantas testigos y desarbustadas. Esta variable se midió con una frecuencia aproximada de 20 días durante el período 2001-2002 y 2002-2003 utilizando un equipo TDR (Time Domain Reflectometry) con sensores de 160 mm de longitud, (IMKO, Micromodultechnik, GMBH, Ettlingen, Germany).

También se enterraron sensores de temperatura del tipo termocuplas a 1, 5, 10, 25 y 50 centímetros de profundidad. La temperatura del suelo se monitoreo varias veces durante la temporada de crecimiento 2001-2002 utilizando un datalogger Luftman T200 (Buenos Aires, Argentina).

3.3 *Resultados*

3.3.1 *Condiciones climáticas*

De acuerdo a las series históricas de precipitación las condiciones climáticas de los tres años de ensayo se definieron como húmeda (2000-2001, 271 mm de precipitación), seca (2001-2002, 61 mm) y muy húmeda (2002-2003, 422 mm). Para el período 1962-1969 el valor mínimo, medio y máximo fue de 103, 226 y 403 mm de lluvia (1ero Sept – 1ero Feb), mientras que para el período 1987 - 2002 estos fueron de 61, 122 y 422 mm respectivamente. En este último caso el valor mínimo y máximo correspondió a los años de ensayo 2001-2002 y 2002-2003 respectivamente. Esto ejemplifica que en las estaciones de crecimientos analizadas se verificaron situaciones ubicadas en el rango de precipitaciones observadas en un período de al menos 22 años.

La temperatura del suelo (10 cm de profundidad), durante el período 2001-2002 (año seco) a comienzos del mes de Septiembre presento valores entre 10 y 15°C, manteniéndose constante hasta Noviembre. A partir de mediados de Noviembre se incrementó fuertemente hasta Enero, alcanzando los 22,5°C, En Febrero la temperatura descendió a los mismos valores del mes de Septiembre (Figura Nro 3.1). Este patrón se verificó tanto para las plantas testigos como desarbustadas. Durante este período se calculó que la demanda de vapor de agua del aire fue superior al de los otros años, con un $I_{DPV_{max}} = 476$ KPa. El contenido de agua en el suelo fue de 35% a inicio del mes de Septiembre, y luego a partir de Noviembre este disminuyó fuertemente, hasta alcanzar un 8% al inicio del mes de Febrero (Figura Nro. 3.2). Tanto en el sitio de plantas testigos como desarbustadas los patrones de evolución del contenido de agua en el suelo fueron similares ($n = 239$, $F = 0.267$, $P = 0.606$, $\alpha = 0.05$).

Para el año 2000-2001 (condiciones climáticas húmedas) no se dispuso de información del contenido de agua del suelo, ni de su temperatura, pero de acuerdo a la comparación de las precipitaciones con los otros dos períodos se considera que la evolución del agua en el suelo habría estado en valores intermedios a los descriptos para

las condiciones climáticas secas y muy húmedas. En este caso la integral del déficit de presión de vapor, $I_{DPV_{max}}$ fue de 333 KPa (Figura Nro 3.3).

Durante el año 2002-2003 (condiciones climáticas muy húmedas) la temperatura del suelo estuvo comprendida entre 5 y 10°C al inicio del mes de Septiembre, luego creció en forma lineal hasta alcanzar los 15 - 22°C a inicios del mes de Enero para luego descender (Figura Nro 3.1), con un $I_{DPV_{max}} = 338$ KPa. El contenido de agua en el suelo fue de 50% el 1ero de Septiembre, y se mantuvo constante hasta el mes de Diciembre. Momento a partir del cual comenzó a descender levemente hasta alcanzar un 39% al inicio del mes de Febrero (Figura Nro 3.2).

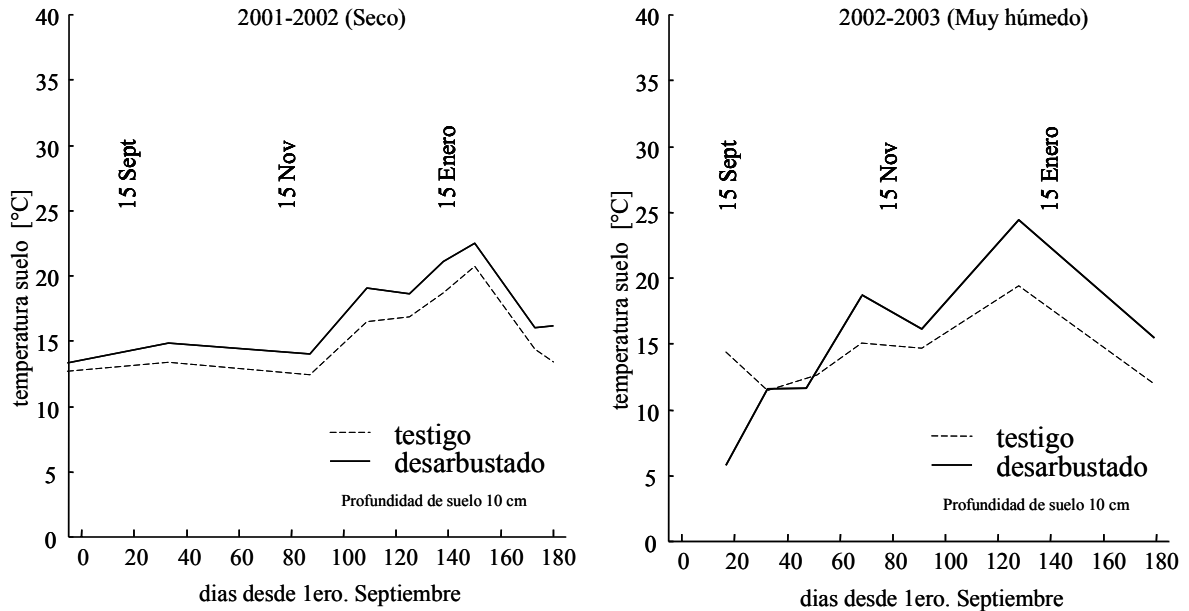


Figura Nro 3.1. Evolución de la temperatura del suelo a 10 cm de profundidad en sitios testigos y desarbastados, para las temporadas de crecimiento con condiciones climáticas secas y muy húmedas.

Cuando se comparó la temperatura del suelo (entre testigo y desarbastado) durante el año seco se pudo observar que esta era menor en el sitio testigo, independientemente de la profundidad del suelo. Por ejemplo, la máxima diferencia porcentual, fue de 100%, 70%, 14%, 1% y 4% para 1, 5, 10, 25 y 50 centímetros de profundidad del suelo respectivamente.

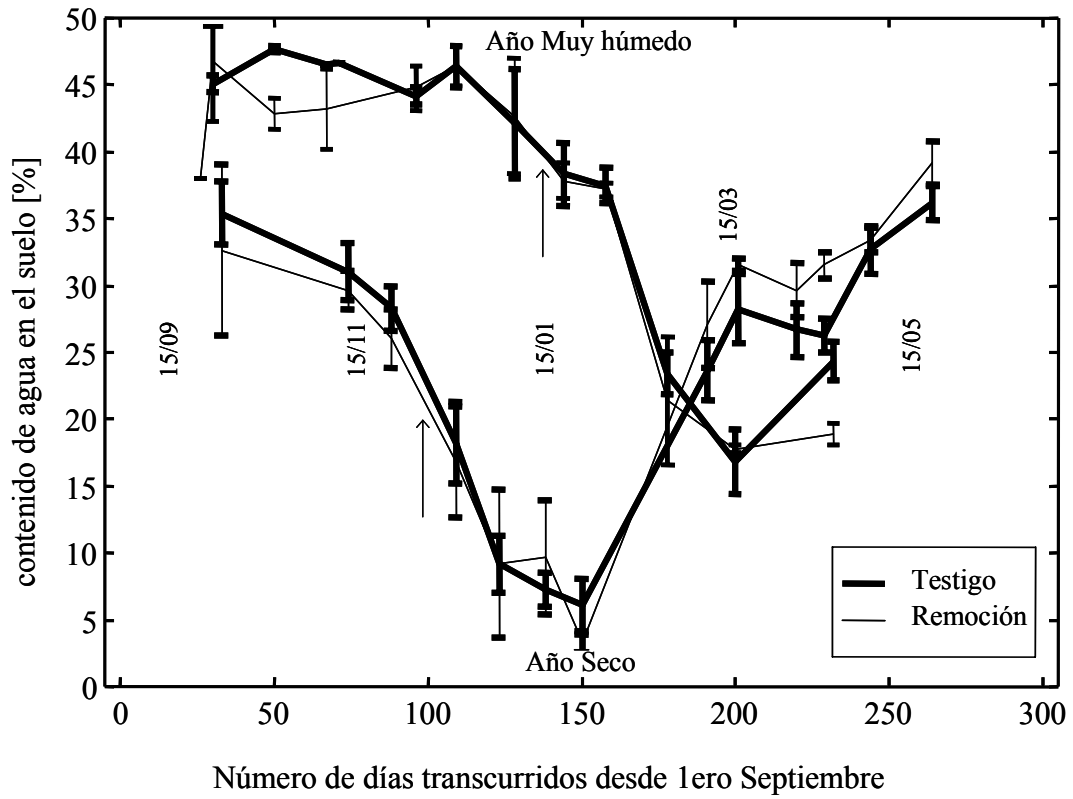


Figura Nro 3.2. Evolución del contenido de humedad del suelo en sitios testigos y con remoción de vegetación, para el año seco y muy húmedo.
 Nota Figura Nro 3.2: Las flechas indican el día en que las plantas testigos culminan en promedio su crecimiento en diámetro.

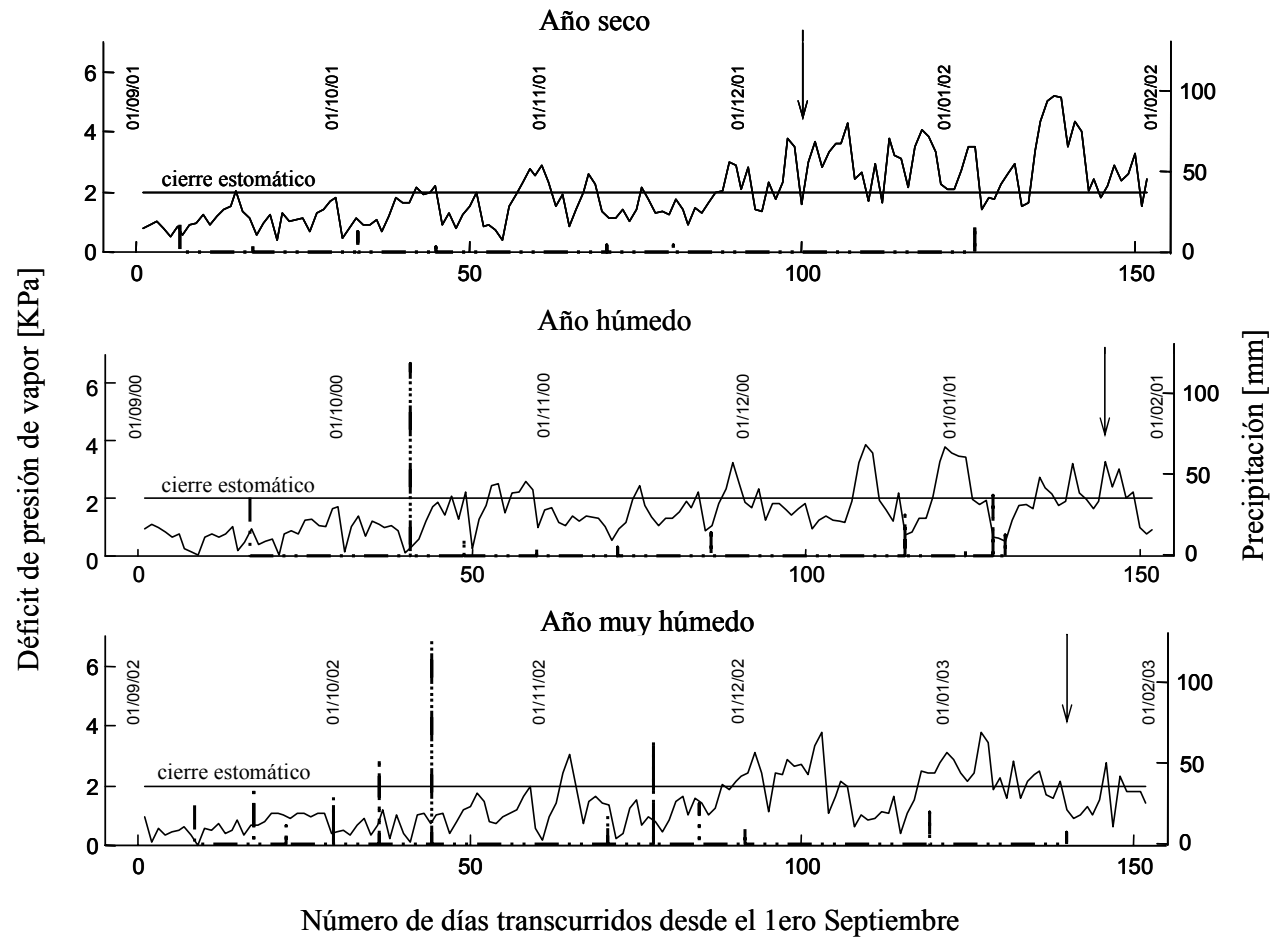


Figura Nro 3.3. Evolución del déficit de presión de vapor máximo diario y precipitación para el período de crecimiento correspondiente a los tres años de ensayos.

Nota Figura Nro 3.3: La línea continua muestra la evolución del déficit de presión de vapor máximo diario. Las flechas indican el día en que las plantas testigos culminan en promedio su crecimiento en diámetro. La línea horizontal muestra el límite de déficit de presión de vapor ante el cual *A. chilensis* cerraría sus estomas (c.p. Gyenge J.). Las líneas verticales (raya, punto, raya) muestran la magnitud de los eventos de precipitación semanales.

3.3.2 *Intensidad del desarbustado en relación al tamaño de las plantas.*

En condiciones de arbustales de similar altura, las plantas más pequeñas se encontraban en condiciones más sombreadas que las plantas de mayor tamaño. Se verificó una correlación directamente proporcional (coeficiente de correlación de Pearson $r=0,67$, $n=34$) entre el tamaño y la intensidad lumínica medida a la mitad de su longitud de copa. Por ello la aplicación de remoción total de la cobertura vegetal indujo un cambio mucho mayor en el ambiente lumínico de las plantas pequeñas en comparación con las de tamaños intermedios y grandes ($r=-0,76$, $n=18$).

El desarbustado tuvo un fuerte efecto sobre las hojas sombreadas, originando en parte su amarillamiento e incluso la muerte de porciones de ramitas con hojas. Sin embargo en las temporadas de crecimiento posteriores al desarbustado pudo observarse que las plantas sobrevivientes desarrollaron hojas nuevas, cuyas características morfológicas se corresponden con aquellas identificadas como de sol (Ver capítulo Nro 2, Figura Nro 2.1).

3.3.3 *Efecto del desarbustado sobre el crecimiento en comparación con los árboles testigos.*

El crecimiento absoluto en volumen de las plantas desarbustadas superó a los testigos solo en el año húmedo (análisis de covarianza, $gl=32$, $F=5,02$, $P=0,032$, $\alpha=0.05$). Mientras que durante el año seco ($gl=35$, $F=2,29$, $P=0,139$, $\alpha=0.05$) y muy húmedo ($gl=36$, $F=1,72$, $P=0,198$, $\alpha=0.05$) el incremento anual en volumen fue similar (Tabla Nro. 3.1) entre ambos grupos de plantas ([Ver anexo tablas de resultados estadísticos 3.7.1](#)).

Durante el año húmedo, la tasa de crecimiento relativo difirió entre las plantas testigos y desarbustadas, principalmente en la clase de tamaño 2 ($gl=23$, $\alpha=0,05$, $F=4,14$, $P=0,044$), mientras que para las de clase de tamaño 3, no pudo establecerse diferencia alguna ($gl=11$, $\alpha=0.05$, $F=1.23$, $P=0.29$). En la clase de tamaño 1, no se pudo establecer comparación debido a la mortalidad que se presentó en las desarbustadas (Tabla Nro 3.3, [Ver anexo tablas de resultados estadísticos 3.7.5](#)).

Como se mencionó, en el año muy húmedo la magnitud del incremento anual en volumen no fue significativamente diferente, entre testigos y desarbustados. Sin embargo, si se observaron diferencias en la fecha de culminación del crecimiento entre estos grupos de plantas ($gl=29$, $F=8.03$, $P=0.008$). Un resultado similar se obtuvo para

el año húmedo, donde las plantas desarbustadas también difirieron su momento de culminación en relación a las testigos ($gl=59$, $F=24.04$ $P=0.000$). Por el contrario, en el año seco ($gl=63$, $F=0.78$, $P=0.381$) la fecha de culminación fue similar ([Ver anexo 3.7.2 tablas de resultados estadísticos y 3.73](#)).

Tabla Nro 3.1 Fecha de culminación del crecimiento en diámetro, de acuerdo a las condiciones climáticas y tratamiento.

Culminación del crecimiento en diámetro, expresada en días transcurridos desde el 1ero de Septiembre		
Condiciones climáticas	Testigo	Desarbustado
Seco	100 ± 21, n=48 a	95 ± 24 n=17 a
húmedo	145 ± 38, n=20 b	185 ± 33 n=10 c
Muy húmedo	138 ± 29 n=47 b	183 ± 36 n=14 c
Culminación del crecimiento en diámetro, expresado como fecha. día/mes		
Condiciones climáticas	Testigo	Desarbustado
Seco	10-Dic ± 19-Nov al 31-Dic	05-Dic ± 11-Nov al 29-Dic
húmedo	24-Ene ± 17-Dic al 03-Mar	05-Mar ± 31-Ene al 07-Abr
Muy húmedo	17-Ene ± 19-Dic al 15-Feb	03-Mar ± 02-Feb al 01-Mar

Nota Tabla Nro 3.1: Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($\alpha=0,05$). La comparación de las fechas de culminación del crecimiento se realizó a través de análisis de varianzas.

3.3.4 Efecto de las condiciones climáticas sobre el crecimiento de las plantas testigos.

Al comparar, a través de test de t de muestras pareadas, el incremento anual en volumen, de las mismas plantas, para las distintas condiciones climáticas, resultó que el incremento anual en volumen promedio de 21 plantas difería significativamente entre el año seco y muy húmedo (Tabla Nro. 3.2), siendo mayor en este último. Mientras que la comparación para las condiciones secas con húmedas, y húmedas con muy húmedas no arrojó diferencias estadísticamente significativas.

Tabla Nro 3.2 Incremento anual en volumen promedio (n=21) para plantas testigos en las tres condiciones climáticas ([Ver anexo 3.7.4 tablas de resultados estadísticos](#))

Condiciones climáticas	Incremento anual en volumen [mm ³]
Seco	66800 a
húmedo	70600 a b
Muy húmedo	91500 b

Nota Tabla Nro 3.2: Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($\alpha=0,05$). La comparación del incremento anual en volumen se realizó a través de test de t de muestras pareadas.

Tabla Nro 3.3 Tasas relativas de crecimiento en volumen del tallo por clase de tamaño y condición climática.

Condición climática		Clase de tamaño		
		1 ($0-10^{2,5}$ mm ³ volumen del tallo)	2 ($10^{2,5} - 10^5$ mm ³ volumen del tallo)	3 ($10^5 - 10^{7,5}$ mm ³ volumen del tallo)
Húmedo	Desarbustado	0,81±1,62 (1) a	1,58±1,42 (8) a	0,55±0,33 (5) a
	Testigo	2,171±0,91 (10) a	0,978±0,55 (16) b	0,391±0,17 (7) a
Seco	Desarbustado	n/d (0) murieron todas	0,157±0,25 (3) a	0,34±0,16 (11) a
	Testigo	1,764±0,39 (2)	0,51±0,31 (18) a	0,344±0,17 (14) a
Muy Húmedo	Desarbustado	n/d (0) murieron todas	0,493±0,61 (15) a	0,393±0,324 (3) a
	Testigo	0,878 ±0,22 (2)	0,43±0,27 (17) a	0,349±0,17 (13) a

Nota Tabla Nro 3.3. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($\alpha=0,05$). Las comparaciones se realizaron entre tratamientos para cada condición climática. En el año seco y muy húmedo no pudieron realizarse comparaciones para la clase de tamaño 1 ya que todas las plantas murieron con posterioridad al desarbustado.

También se detectaron diferencias en la fecha de culminación del crecimiento en diámetro, entre las condiciones climáticas seca y muy húmeda, a través de un test de t muestras pareadas de 27 plantas testigos ($t=6,71$, $P=0,000$).

Según los análisis realizados, la culminación promedio de las plantas testigos para las condiciones secas se produjo el día 10 de Diciembre, mientras que para las condiciones húmeda y muy húmeda fueron los días 24 Enero y 17 de Enero respectivamente (Tabla Nro 3.1). Un comportamiento similar tuvo la culminación del crecimiento anual en altura que fue el 31 de Diciembre para el año seco y el 2 de Febrero para el año muy húmedo ($n=27$, $t=8,97$, $P=0,000$). La culminación del crecimiento en altura en el año húmedo no pudo establecerse debido a que las mediciones no fueron suficientemente precisas para detectar tales diferencias.

3.3.5 Mortalidad de las plantas desarbustadas

Durante el período de crecimiento seco murió el 37 % (10 de un total de 27) de las plantas desarbustadas, mientras que en el año húmedo la mortalidad fue del 24% (4 plantas de un total de 18) y en el año muy húmedo del 41% (10 plantas de un total de 24). En general la mortalidad de plantas desarbustadas estuvo concentrada en las clases de tamaños más pequeñas (clase de tamaño 1 y 2), aunque en el año seco también se observó mortalidad en la clase de tamaño más grande. Por el contrario la mortalidad de las plantas testigos fue de 0% durante los tres años de ensayo. En todas las plantas muertas pudo observarse una pérdida paulatina de vigor, manifestado a través del cambio de color de su follaje llendo desde un verde intenso pasando luego por el amarillo hasta tornarse de una coloración rojiza-amarronada. Todos los desarbustados fueron aplicados en el período comprendido entre mediados del mes de Septiembre e inicio del mes de Octubre. La evidencia de pérdida de vigor se notó en las plantas más pequeñas con mayor rapidez que la de tamaños intermedios, y en todos los casos las plantas murieron antes de comenzado el mes de Enero.

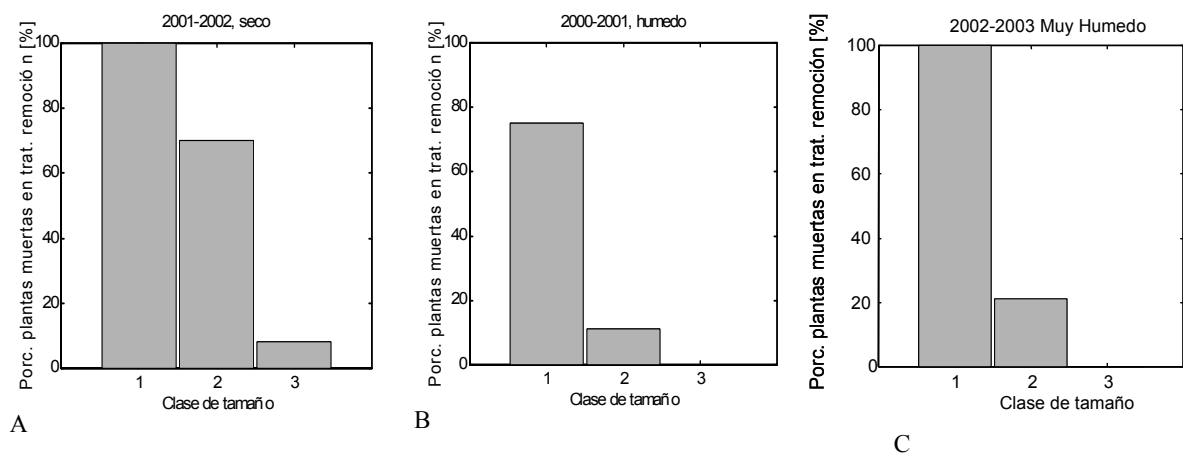


Figura Nro. 3.4. Porcentaje de plantas muertas por clase de tamaño, posterior al desarbustado bajo condiciones climáticas secas, húmedas y muy húmedas.

Nota Figura Nro 3.4: los gráficos se ordenaron de tal forma que las condiciones climáticas favorables crecen de izquierda a derecha, sin respetar la cronología de los años de medición.

3.3.6 El balance neto de la interacción

Considerando el balance de las interacciones (valores de IRF), cuando las condiciones climáticas fueron adversas hubo un incremento del efecto positivo que tienen los arbustos sobre los árboles juveniles de *A. chilensis*. Sin embargo, para las

clases de tamaño más pequeñas, el efecto de facilitación ocurrió para todas las condiciones climáticas. Este efecto de facilitación (expresado por el *IRF*) se debió a la mortalidad de plantas pequeñas al ser desarbustadas. Por otra parte para el período húmedo las clases de tamaños 2 y 3, mostraron un efecto neto de competencia. Esto resulta por el menor crecimiento de las plantas testigos durante el período húmedo. En el caso del año muy húmedo el efecto de competencia es menor al del año húmedo, ya que incluso se registró mortalidad en la clase 2. Y las diferencias en crecimiento entre plantas desarbustadas y testigos no fue tan notable como en el año húmedo.

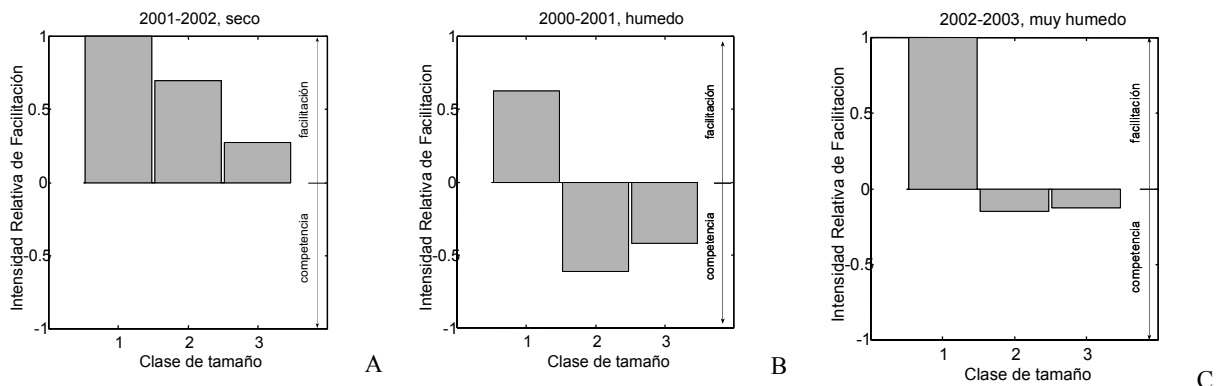


Figura Nro 3.5. Valores del índice de Intensidad Relativa de Facilitación por clase de tamaño, para condiciones climáticas seca, húmeda y muy húmeda.

Nota Figura Nro 3.5: Los valores positivos de IRF indican un efecto de facilitación de los arbustos sobre *A. chilensis*. Mientras que los valores negativos indican una interacción de competencia. Los gráficos se ordenaron de tal forma de que las condiciones climáticas favorables crece de izquierda a derecha, sin respetar la cronología de los años de medición.

3.4 Discusión

3.4.1 Condiciones climáticas

De acuerdo a los valores obtenidos en el cómputo de las variables para caracterizar climáticamente los tres años de ensayo, las condiciones de ensayo fueron marcadamente contrastantes (Ver sección 3.1).

Tanto la magnitud de los eventos de precipitación como de su distribución en el período de crecimiento influyen sobre la marcha del déficit de presión de vapor y sobre la evolución del contenido de agua en el suelo. Por ejemplo en situaciones de lluvias intensas se producen fuertes reducciones de déficit de presión de vapor (Figura Nro 3.3), mientras que en lluvias de intensidad leve la reducción de esa variable es menor

(Figura Nro 3.3). Si bien es posible relacionar algunos de estos patrones de reducciones de déficit de presión de vapor con los patrones de precipitación, también se observan reducciones en el DPV que podrían estar gobernados por otras situaciones (Por ej. nubosidad) que modifican la temperatura del aire y su humedad relativa.

La evolución del déficit de presión de vapor durante el período de crecimiento es un factor preponderante en el crecimiento de Ciprés. Gyenge *et al.* (2005) mencionan que *A. chilensis* puede controlar fuertemente su consumo de agua a través del comportamiento de sus estomas, evitando el embolismo de los elementos conductores de agua en el tallo. Esto tiene como consecuencia que la planta reduzca sus tasas fotosintéticas y por consiguiente su crecimiento ante condiciones de DPV desfavorables.

3.4.2 El crecimiento en relación a la condición climática (seca – húmeda – muy húmeda)

Tanto las plantas testigos como las desarbustadas presentaron diferencias significativas en la culminación del crecimiento de acuerdo a las características climáticas del año. El incremento de la precipitación acumulada de 61 mm a 422 mm (2001-2002 y 2002-2003 respectivamente) estuvo acompañado de un diferimiento en la culminación del crecimiento en diámetro de 100 a 138 días (10/12 a 17/01) en las plantas testigos (tabla Nro 3.1) y de 95 a 183 (05/12 a 03/03) días en plantas desarbustadas (Tabla Nro 3.1). Por otra parte no se detectaron diferencias en la culminación del crecimiento en diámetro tanto de plantas testigos como desarbustadas cuando la precipitación acumulada creció de 270mm (145 días, 24/01) a 422mm (138 días, 17/01, tabla Nro 3.1).

Durante el año seco el estrés hídrico inducido por el alto déficit de presión de vapor y el bajo contenido de agua del suelo podría haber influido sobre el detenimiento temprano del crecimiento de las plantas, especialmente por control estomático Gyenge *et al* (2005). En las plantas testigos esto podría haber causado la disminución del crecimiento anual del volumen del tallo en comparación con las condiciones húmedas-muy húmedas (Tabla Nro 3.2).

El estrés hídrico puede influenciar el crecimiento no solo a través del cierre estomático que restringe la tasa de fijación de CO₂ (Panek y Goldstein 2001). Se ha observado que bajo estas condiciones puede verse afectada la síntesis de proteínas que intervienen en la división y elongación celular e incluso en el proceso de lignificación

de las paredes de estas dando lugar a la formación del leño tardío (Costa et al 1998). Este tipo de leño se forma al finalizar el período de crecimiento anual y se caracteriza por tener lúmenes pequeños y paredes celulares con un mayor engrosamiento en comparación con las células componentes del leño temprano (Plomion et al 2001).

En el caso de *A. chilensis*, podría especularse que la formación del leño tardío y posterior detenimiento del crecimiento se adelanta bajo condiciones climáticas secas y se retrasa cuando las condiciones climáticas son favorables tal como se observó en los experimentos realizados (Tabla Nro 3.1)

En relación al periodo de crecimiento de esta especie Gyenge (2005) determinó que en árboles menores a 2,5 m y mayores a 8 m el período de crecimiento estaba comprendido entre el período Septiembre-Octubre a Febrero-Marzo. Este autor menciona que la ocurrencia del crecimiento a fines del verano estaría condicionada por la demanda atmosférica y/o las precipitaciones. En el presente trabajo también se observó que, durante el otoño, un pequeño porcentaje de plantas reinició su crecimiento con posterioridad a la culminación del crecimiento en verano. Sin embargo no pudo establecerse que el tratamiento, el tamaño de las plantas, o incluso las condiciones climáticas estuvieran correlacionados con esta segunda fase de crecimiento. Es posible que condiciones de micrositio que propicien un mayor contenido de agua en el suelo, incentiven nuevamente el crecimiento. Al respecto Abe *et al.* (2003), comprobaron a través del análisis anatómico del leño de *Cryptomeria japonica*, que esta podía generar leño temprano (traqueideas de gran tamaño) posterior a la formación de leño tardío en respuesta a una rehidratación de las plantas, con posterioridad a una sequía inducida. También se ha observado que tanto plantines (Gobbi y Schlichter, 1998) como árboles (Villalba y Veblen, 1997) de *A. chilensis* pueden crecer durante el período invernal, aunque esto último podría estar relacionado con la temperatura y no con la disponibilidad de agua en el suelo, ya que durante esta época, esta última no sería un factor limitante.

3.4.3 El crecimiento en relación al tratamiento (testigo - desarbustadas)

Los resultados muestran que las plantas desarbustadas demoraron la culminación del crecimiento en diámetro en relación a las testigos durante el año húmedo y muy húmedo. Sin embargo esto no se vio reflejado de la misma forma sobre la magnitud del crecimiento del tallo, ya que solo durante el año húmedo las plantas desarbustadas crecieron más que las testigos. Por otra parte las plantas testigos crecieron más durante

el año muy húmedo en contraste con el seco. Por lo tanto surge la pregunta: ¿Si las plantas desarbustadas en el año muy húmedo demoraron su culminación en relación a las testigos, por que su crecimiento no fue mayor que estas?

Existen distintos factores que pueden estar dando lugar a estos resultados. La acción brusca de remover la vegetación en la forma que aquí se realizó, el grado de aclimatación a la sombra previo al desarbustado, y las condiciones climáticas del período de crecimiento actual y anterior (Villalba y Veblen, 1997), pueden estar ejerciendo algún grado de influencia. Por ejemplo, la magnitud del crecimiento de las plantas está relacionada con su masa de hojas, y si bien el incremento de la intensidad lumínica induce un aumento de la tasa máxima fotosintética (Ver Capítulo Nro. 2), también produce la muerte de parte de las hojas aclimatadas a la sombra, resultando en una compensación de efectos positivos y negativos sobre el crecimiento de esta. A su vez las condiciones climáticas del año anterior, correspondieron al período seco y esto también podría haber afectado la respuesta de las plantas. Aunque las plantas testigos también estuvieron sometidas a las mismas condiciones. Es necesario recordar que estos resultados corresponden al período de crecimiento inmediatamente posterior al desarbustado, que están muy influenciados por el cambio de las condiciones de crecimiento. En años posteriores las plantas desarbustadas experimentaron mayores crecimientos que los individuos testigos, sin embargo también se observó mortalidad de plantas desarbustadas hasta 1 y 2 años después de haberse aplicados los desarbustados.

3.4.4 El balance neto de la interacción.

El cambio en el balance neto de la interacción entre *A. chilensis* y los arbustos asociados, concuerda con la predicción hecha por Callaway y Walker (1997), acerca del incremento de la intensidad de facilitación cuando el estrés abiótico es más severo. Cambios similares en la intensidad de la interacción -entre *A. chilensis* y los arbustos- ha sido citado para estadios más tempranas de desarrollo (Kitzberger *et al.*, 2000), y para otras especies creciendo en diferentes ecosistemas (Pugnaire *et al.*, 1996; ver revisión en Holmgren *et al.*, 1997; Callaway y Walker, 1997; Pugnaire y Luque, 2001; Bertness y Ewanchuck, 2002).

Por otra parte como se demuestra en el Capítulo Nro. 4, un incremento en el tamaño de los arbustos o de su densidad da lugar a una reducción del crecimiento de *A. chilensis*, y por lo tanto a un aumento del efecto competitivo de los arbustos.

Los resultados relacionados con la respuesta de *A. chilensis*, en términos de crecimiento y mortalidad, así como los relacionados con el proceso de aclimatación a la sombra permiten analizar los alcances de los cambios de interacción y realizar recomendaciones de manejo de la vegetación.

Como se demostró en secciones anteriores, el crecimiento estuvo influenciado por las condiciones climáticas. Bajo condiciones climáticas húmedas las plantas crecieron más que durante el año seco, o demoraron la culminación de su crecimiento. Villalba y Veblen (1998), utilizando series dendrocronológicas y datos meteorológicos también encontraron que pueden ocurrir cambios en el crecimiento radial de *A. chilensis* en relación a la variación interanual de precipitación y temperatura.

Las condiciones climáticas también afectaron la respuesta de *A. chilensis* a la remoción de arbustos. Durante el período húmedo, las plantas tratadas que sobrevivieron el shock de desarbustado crecieron más que las plantas testigos, mientras que durante el año seco no hubo diferencias en crecimiento. Esta respuesta diferenciada de *A. chilensis* a la remoción de arbustos resalta el efecto competitivo de los arbustos bajo condiciones húmedas, y por el contrario el efecto protector bajo condiciones secas.

La mortalidad de las plantas tratadas también fue afectada por las condiciones climáticas. Durante el año húmedo y muy húmedo la mortalidad habría sido menor que en el período seco, aunque no se estableció un test estadístico al respecto. Efectos similares del clima sobre la mortalidad de las plantas también fueron reportados por Villalba y Veblen (1998). Ellos encontraron que la muerte de plantas (no sometidas a remociones) estaba asociada con condiciones extremas de cortas sequías.

Es necesario realizar la salvedad que si bien se encontraron diferencias significativas en el efecto que tiene las condiciones climáticas y la aplicación de los tratamientos, el diseño estadístico utilizado no permitió establecer estadísticamente que las distribuciones de la Figura Nro 3.5 difieren entre sí.

3.4.5 Aplicación del conocimiento de las interacciones para el manejo de la vegetación

En relación al tamaño de las plantas e independientemente de las condiciones climáticas, el resultado de una mayor mortalidad en las clases de tamaños más pequeñas puede estar relacionado con las características morfológicas y fisiológicas impuestas por el proceso de aclimatación a distintas intensidades lumínicas (Waring y Schlesinger,

1985; Kozlowski y Pallardy, 1997; Lambers *et al.*, 1998, Bond *et al.*, 1999; Shipley y Menziane, 2002). Tal como se describió en el capítulo Nro 2, estas modificaciones ocurren en plantines de *A. chilensis* cuando crecen a la sombra. En el caso aquí presentado, esto podría tener un efecto negativo sobre la absorción de agua de *A. chilensis*, cuando se remueven los arbustos, especialmente en los años secos, debido a que un incremento en la superficie transpirante en relación a la cantidad de raíces, afecta la susceptibilidad a la sequía (Holmgren *et al.*, 1997). En la sección 2.5 de esta tesis se describe en detalle como estas modificaciones en la morfología y fisiología de los plantines pueden afectar su susceptibilidad a la sequía.

Por otra parte, Gyenge *et al.* (2005) sostiene la hipótesis de que un cierre temprano de los estomas debido a un bajo contenido de agua en el suelo, o a una alta demanda atmosférica, permitiría conservar agua a los plantines de *A. chilensis* en condiciones de sequía, sin embargo esto involucra una disminución en la eficiencia del sistema de refrigeración de la plantas, lo que podría afectar su supervivencia.

Kolb y Robberecht (1996) describieron este efecto sobre plantines de pino ponderosa cuando estuvieron sometidos a un incremento en la temperatura superficial del suelo. Estos autores sugieren que una alta transpiración indirectamente refrigera los tallos de los plantines por medio del aumento del flujo de agua a través del xilema. Por ello, plantines cuya transpiración esta restringida por una baja disponibilidad de agua en el suelo o por el cierre estomático, podrían tener una capacidad limitada para enfriar sus tallos, y por lo tanto ser más susceptibles al estrés por calor. Existen indicios de que la temperatura en las capas más superficiales del suelo (1-5 cm) podría ser mayor en las plantas desarbustadas, pudiendo afectar su supervivencia, especialmente en plantas pequeñas. Sin embargo las diferencias en el tamaño de la plantas sugieren que la magnitud en que el sistema de raíces exploran el suelo, podría afectar la capacidad de extracción de agua de las plantas, y por lo tanto su respuesta ante una brusca demanda atmosférica cuando se remueve la vegetación.

En relación a los cambios abruptos de intensidad lumínica, se observó que la exposición a la luz plena de las hojas sombreadas, produjo en la mayoría de los casos el amarillamiento de las mismas y su posterior muerte. Resultados similares fueron reportados por Kitzberger *et al.*, (2000) para plantines de 1 (un) año de edad de *A. chilensis*. Este efecto puede estar relacionado con la foto inhibición, que ocurre cuando hojas sombreadas son expuestas a niveles varias veces superiores al de su punto de saturación de luz (Lambers *et al.*, 1998; Lichtenhaler y Burkart, 1999). Además los

efectos negativos de la foto inhibición pueden incrementarse si las plantas están sujetas a sequías severas (Epron, 1997).

Desde la perspectiva de manejo, dado que las plantas más pequeñas son las más sombreadas debería evitarse la remoción abrupta de los arbustos. A pesar de esto un pequeño incremento en la luz del ambiente tendría efectos positivos sobre el crecimiento (Ver capítulo Nro. 4). La liberación de las plantas debería ser implementada en varias etapas de tal forma de aclimatar gradualmente las plantas a niveles de luz y demandas atmosféricas más elevadas. De esta forma los efectos adversos de las condiciones climáticas pueden ser amortiguadas por la protección de los arbustos, y al mismo tiempo puede incrementarse la tasa de crecimiento de las plantas. Dada la poca estabilidad de las plantas sombreadas de tamaños intermedios (Ver sección 2.3.7, Figuras Nro 2.10 y 2.11), la remoción abrupta de los arbustos produce una pérdida de soporte mecánico, produciendo su caída y deformación permanente del tallo.

En las plantas más grandes, la remoción de los arbustos podría implementarse con mayor rapidez, debido a que tienen una menor cantidad de hojas con características de sombra, aunque podrían ocurrir algunos efectos negativos si las condiciones climáticas son adversas, como las reportadas aquí. Sin embargo la liberación parcial de las plantas de mayor tamaño, que están cerca de emerger totalmente sus copas del dosel del arbustal, tendrá un efecto menor sobre su crecimiento.

La utilización de la morfología de la hoja puede ser muy útil para identificar el ambiente lumínico de las plantas (Ver sección Nro. 2.3.1, Figura Nro 2.3), y esto permitiría mejorar las instrucciones que guíen las operaciones de desarbustado.

Como la respuesta de las plantas a la remoción de los arbustos puede cambiar con las condiciones climáticas, debiera considerarse la coordinación entre el momento de aplicación del manejo de la vegetación y el clima.

3.5 Conclusiones

Los resultados de este estudio concuerdan con las predicciones del modelo conceptual de Callaway y Walker (1997), el cual establece que el balance neto entre competencia y facilitación depende de la intensidad de las condiciones de estrés bajo las que la planta se encuentra creciendo. En este caso, las diferentes condiciones de estrés pueden ser relacionadas con las condiciones climáticas, donde la habilidad de las plantas para soportar el estrés ambiental parecería estar relacionada con su tamaño.

Pero, debido a la relación entre el tamaño de la planta y el ambiente lumínico, es posible que características morfológicas y fisiológicas relacionadas con la aclimatación a la luz, también intervengan en determinar el resultado de la interacción. Además, dado que existen fluctuaciones climáticas interanuales, la intensidad de facilitación sobre *A. chilensis* puede variar entre años, y el efecto de facilitación podría prolongarse en el tiempo.

A pesar que las condiciones climáticas dieron lugar a contenidos de agua del suelo, marcadamente distintos, existen indicios de que el estrés térmico podría ser el factor más relacionado con la muerte de las plantas desarbustadas. Nuevas investigaciones deberían dirigirse para clarificar las relaciones que el agua en el suelo y la sombra tienen sobre el cierre estomático y la temperatura de las hojas, de manera de comprender el proceso involucrado en la facilitación bajo los arbustos.

El análisis de la culminación del crecimiento de los individuos juveniles de *A. chilensis* en relación a las condiciones climáticas y los tratamientos, indican que existiría una influencia de estos factores sobre el crecimiento. Sin embargo no se observó de la misma forma una correspondencia entre estos factores y la magnitud del crecimiento medido en los distintos grupos de plantas, especialmente entre los individuos desarbustados durante los años húmedos y muy húmedos. Por ello debería investigarse la relación que existe entre el inicio y culminación del crecimiento con la magnitud del incremento anual, de tal forma de mejorar las recomendaciones de manejo de la vegetación en relación al clima.

Con el fin de generalizar estos resultados, los experimentos deben ser replicados para otras localizaciones a lo largo del gradiente de precipitación, en el cual se han observado el efecto nodriza de los arbustos sobre *A. chilensis*. Además es necesario continuar con las mediciones durante varios años, con distintas condiciones climáticas y diferentes intensidades de remoción, de manera de asegurar las recomendaciones sobre la relación tamaño mínimo de planta, condiciones climáticas e intensidad de remoción de los arbustos.

3.6 Bibliografía

- Abe H., Nakai T., Utsumi Y., Kagawa A. 2003. Temporal and water deficit and wood formation in *Cryptomeria japonica*. *Tree Physiology* 23, 859-863.
- Bertness, M.D., Ewanchuk, P.J., 2002. Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes. *Oecologia* 132, 392-401.
- Bond, B.J., Farnsworth, B. T., Coulombe, R. A., Winner, W. E., 1999. Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. *Oecologia*, 120, 183-192.
- Bréda N., Granier A., Aussenac G. 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology* 15, 295-306.
- Callaway, R.M., Walker, L. 1997., Competition and Facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7), 1958-1965.
- Castellví F. Perez, P.J., Villar J.M., Rossell J.I. 1996. Análisis of methods for estimating vapor pressure deficits and relative humidity. *Agricultural and Forests Meteorology*, Vol 82, pp 29-45.
- Cordon, V., Forquera, J.C., Gastiazoro, J., Barros, V., Schmidt, I., 1993. Estudio microclimático del área cordillerana del Sudoeste de la Pcia. de Río Negro. *Cartas de precipitación*. Facultad de Ciencias Agrarias. Cinco Saltos. Río Negro.
- Costa P., Bahrman N., Frigerio, J., Kremer A., Plomion, C., 1998. Water- deficit-responsive proteins in maritime pine, *Plant Molecular Biology*, 38, 4, pp 587-596,
- Epron, D., 1997. Effects of drought on photosynthesis and on the thermotolerance of photosystem II in seedlings of cedar (*Cedrus atlantica* and *C. libani*). *Journal of Experimental Botany*, 48(315), 1835-1841.
- Glenn-Lewin, D., van der Maarel, E., 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. Chapter 1. In: Glenn-Lewin, D. Peel, R.K., Veblen T.T. (Eds.), *Plant sucesion, Theory and prediction*. Chapman & Hall. London.
- Gobbi, M., Schlichter, T., 1998. Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. *For. Ecol. Manage.* 111, 137-146.

- Goldberg, D.E, Rjaniemi, T., Gurevitch, J., Stewart-Oaten A., 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology*, 80(41), 1118-1131.
- Gyenge J, Fernandez M.E, Dalla Salda G. Schlichter T. 2005. Leaf and whole- plant water relations of the Patagonian conifer *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic. Ser. et Bizarri: implications on its drought resistance capacity.
- Gyenge J. 2005. Uso del agua y resistencia a la sequía de pino ponderosa y ciprés de la cordillera. Tesis Doctoral, CRUB-UNCOMA. 170 pp.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Huston M.H., 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1966-1975.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F., Veblen, T.T., 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology*, 81(7), 1914-1924.
- Kolb, P.F., Robberecht, R., 1996. High temperature and drought stress effects on survival of *Pinus ponderosa* seedlings. *Tree Physiology*, 16, 665-672.
- Kozlowski, T. T., Pallardy, S.G., 1997. *Growth Control in Woody Plants*. Academic Press.
- Lambers, H., Stuart Chapin, F., Pons, T.L., 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer.
- Lichtenthaler, H., Burkart, S., 1999. Photosynthesis and high light stress. *Bulg.J. Plant Physiol.* 25(3-4), 3-16.
- Myers, B.J., 1988. Water stress integral-a link between short-term stress and long-term growth. *Tree Physiology*, 4, 315-323.
- Panek J.A., Goldstein A.H. 2001 Response of stomatal conductance to drought in ponderosa pine: implications for carbon and ozone uptake *Tree Physiology* 21, 337-344.
- Plomion C., Leprovost G., Stokes A. 2001. Update on wood formation. *Plant Physiology*, Vol. 127, pp. 1513-1523.
- Pugnaire, F.I, Haase, P., Puigdefabregas, J., 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 77(5), 1420-1426.
- Pugnaire, F.I., Luque M., 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *OIKOS*, 93, 42-49.

- Shipley, B. S., Meziane, D. 2002. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, 16, 326-331.
- Villalba, R., Veblen, T.T. 1997. Spatial and temporal variation in *Austrocedus* growth along the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. *Can. J. For. Res.* 27:580-597.
- Villalba, R., Veblen, T.T. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology*, 79(8), 2624-2640.
- Waring, R.H., Schlesinger, W.H. 1985. *Forest Ecosystems. Concepts and management.* Academic Press.

3.7 Anexo Tablas de resultados estadísticos

3.7.1 Comparación del incremento anual en volumen entre tratamiento para cada condición climática.

Análisis para determinar si el incremento anual en volumen entre testigos y desarbustados difiere en condiciones climáticas secas.

Data for the following results were selected according to:

(CLIMA\$= "seco")

Effects coding used for categorical variables in model.

Categorical values encountered during processing are:

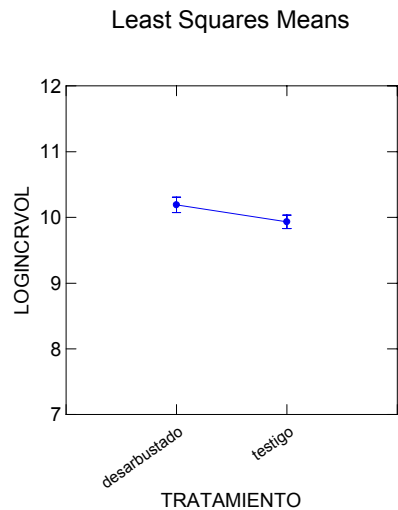
TRATAMIENTO\$ (2 levels)

desarbustado, testigo

Dep Var: LOGINCRVOL N: 38 Multiple R: 0.992 Squared multiple R: 0.985

Analysis of Variance

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
TRATAMIENTO\$	0.383	1	0.383	2.289	0.139
LOGVOLINICIO	221.044	1	221.044	1321.713	0.000
Error	5.853	35	0.167		



Durbin-Watson D Statistic 2.268

First Order Autocorrelation -0.141

Análisis para determinar si el incremento anual en volumen entre testigos y desarbustados difiere en condiciones climáticas húmedas.

Data for the following results were selected according to:

(CLIMA\$= "humedo")

Effects coding used for categorical variables in model.

Categorical values encountered during processing are:

TRATAMIENTO\$ (2 levels)

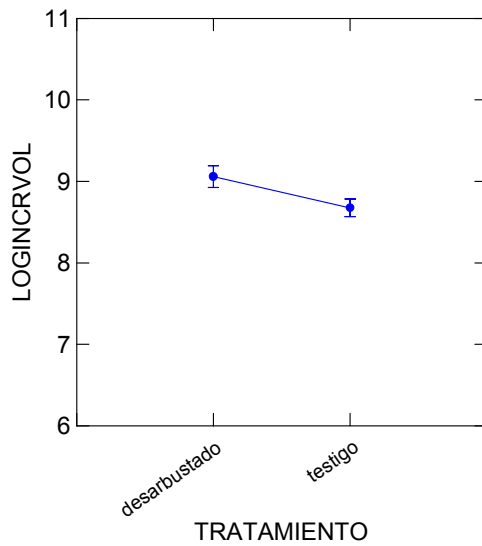
desarbustado, testigo

Dep Var: LOGINCRVOL N: 35 Multiple R: 0.988 Squared multiple R: 0.976

Analysis of Variance

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
TRATAMIENTO\$	1.208	1	1.208	5.024	0.032
LOGVOLINICIO	294.540	1	294.540	1225.072	0.000
Error	7.694	32	0.240		

Least Squares Means



Durbin-Watson D Statistic 2.088

First Order Autocorrelation -0.095

Análisis para determinar si el incremento anual en volumen entre testigos y desarbustados difiere en condiciones climáticas muy húmedas.

Data for the following results were selected according to:

(CLIMA\$= "muyhumedo")

Effects coding used for categorical variables in model.

Categorical values encountered during processing are:

TRATAMIENTO\$ (2 levels)

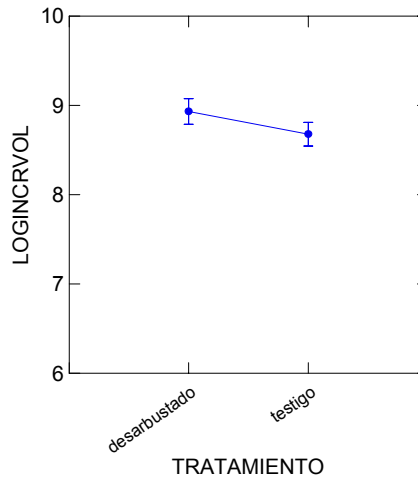
desarbustado, testigo

Dep Var: LOGINCRVOL N: 39 Multiple R: 0.969 Squared multiple R: 0.939

Analysis of Variance

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
TRATAMIENTO\$	0.631	1	0.631	1.723	0.198
LOGVOLINICIO	198.153	1	198.153	541.503	0.000
Error	13.174	36	0.366		

Least Squares Means



Durbin-Watson D Statistic 2.124

First Order Autocorrelation -0.078

3.7.2 Comparación de las fechas de culminación del crecimiento en diámetro entre tratamientos para una determinada condición climática.

Test para verificar si existen diferencias entre tratamientos, en la culminación de crecimiento en diámetro para una condición climática seca.

Data for the following results were selected according to:

(CLIMA\$= "seco") AND (VARIABLE\$= "diametro")

Effects coding used for categorical variables in model.

Categorical values encountered during processing are:

TRATAMIENTO\$ (2 levels)

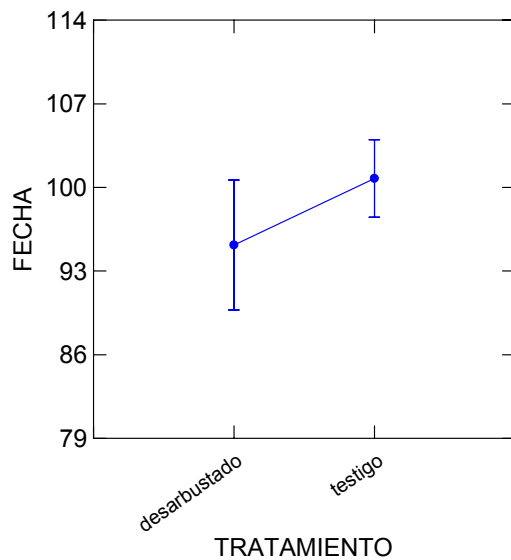
desarbustado, testigo

Dep Var: FECHA N: 65 Multiple R: 0.110 Squared multiple R: 0.012

Analysis of Variance

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
TRATAMIENTO\$	391.024	1	391.024	0.779	0.381
Error	31635.044	63	502.144		

Least Squares Means



Test para verificar si existen diferencias entre tratamientos, en la culminación de crecimiento en diámetro para una condición climática húmeda.

Data for the following results were selected according to:

(CLIMA\$= "humedo") AND (VARIABLE\$= "diametro")

Effects coding used for categorical variables in model.

Categorical values encountered during processing are:

TRATAMIENTO\$ (2 levels)

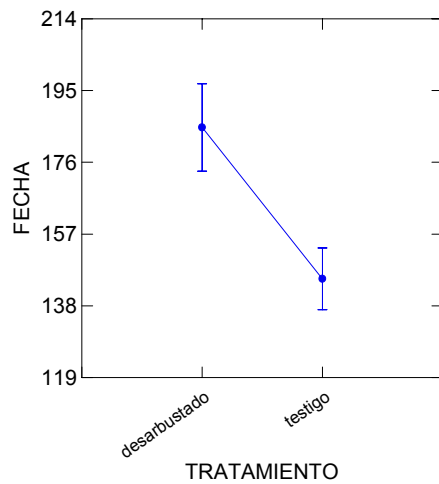
desarbustado, testigo

Dep Var: FECHA N: 30 Multiple R: 0.472 Squared multiple R: 0.223

Analysis of Variance

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
TRATAMIENTO\$	10718.195	1	10718.195	8.029	0.008
Error	37377.464	28	1334.909		

Least Squares Means



Test para verificar si existen diferencias entre tratamientos, en la culminación de crecimiento en diámetro para una condición climática muy húmeda.

Data for the following results were selected according to:

(CLIMA\$= "muyhumedo") AND (VARIABLE\$= "diametro")

Effects coding used for categorical variables in model.

Categorical values encountered during processing are:

TRATAMIENTO\$ (2 levels)

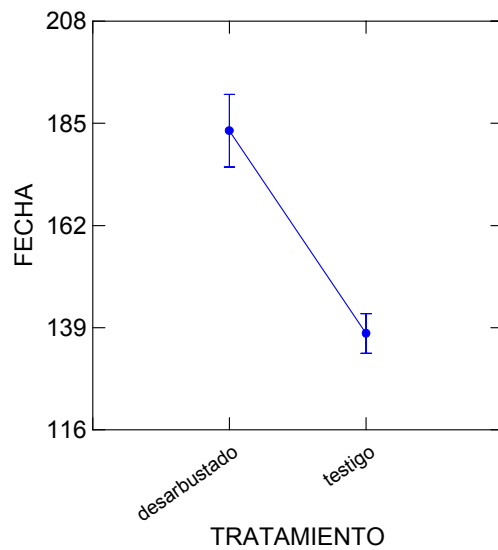
desarbustado, testigo

Dep Var: FECHA N: 61 Multiple R: 0.538 Squared multiple R: 0.289

Analysis of Variance

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
TRATAMIENTO\$	22422.313	1	22422.313	24.038	0.000
Error	55034.388	59	932.786		

Least Squares Means



Test para verificar si existen diferencias entre tratamientos, en la culminación de crecimiento en altura para una condición climática seca.

Data for the following results were selected according to:

(CLIMA\$= "seco") AND (VARIABLE\$= "altura")

Effects coding used for categorical variables in model.

Categorical values encountered during processing are:

TRATAMIENTO\$ (2 levels)

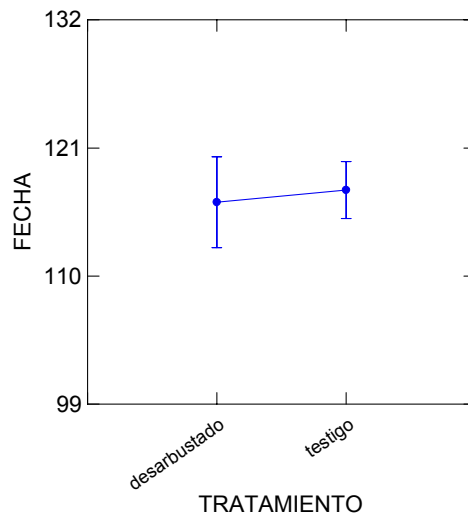
desarbustado, testigo

Dep Var: FECHA N: 74 Multiple R: 0.027 Squared multiple R: 0.001

Analysis of Variance

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
TRATAMIENTO\$	16.505	1	16.505	0.052	0.821
Error	22994.287	72	319.365		

Least Squares Means



Test para verificar si existen diferencias entre tratamientos, en la culminación de crecimiento en altura para una condición climática húmeda.

Data for the following results were selected according to:

(CLIMA\$= "humedo") AND (VARIABLE\$= "altura")

Effects coding used for categorical variables in model.

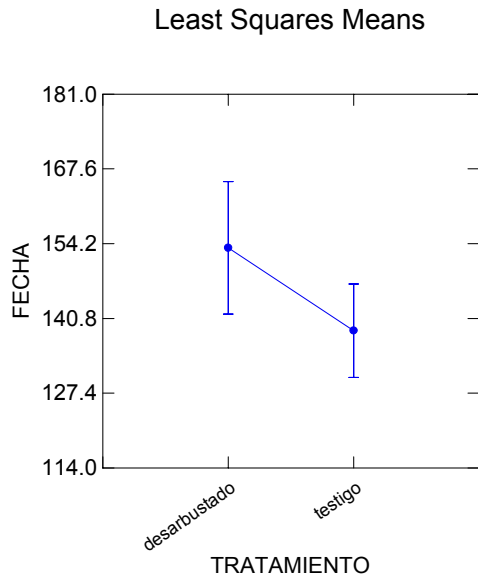
Categorical values encountered during processing are:

TRATAMIENTO\$ (2 levels)

desarbastado, testigo

Dep Var: FECHA N: 27 Multiple R: 0.200 Squared multiple R: 0.040

Analysis of Variance					
Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
TRATAMIENTO\$	1322.739	1	1322.739	1.046	0.316
Error	31625.142	25	1265.006		



Test para verificar si existen diferencias entre tratamientos, en la culminación de crecimiento en altura para una condición climática muy húmeda.

Data for the following results were selected according to:

(CLIMA\$= "muyhumedo") AND (VARIABLE\$= "altura")

Effects coding used for categorical variables in model.

Categorical values encountered during processing are:

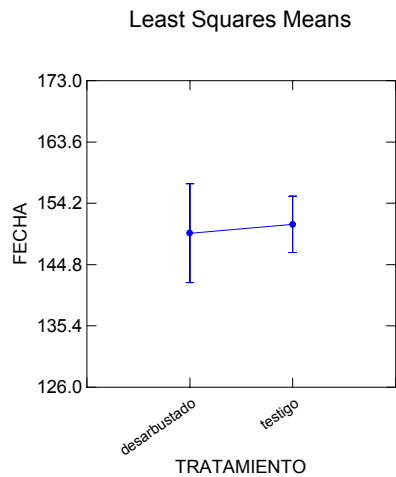
TRATAMIENTO\$ (2 levels)

desarbustado, testigo

Dep Var: FECHA N: 53 Multiple R: 0.021 Squared multiple R: 0.000

Analysis of Variance

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
TRATAMIENTO\$	17.370	1	17.370	0.023	0.879
Error	38090.270	51	746.868		



3.7.3 Comparación de las fechas de culminación del crecimiento en diámetro y altura para el mismo tratamiento según la condición climática.

Test para verificar si existen diferencias, por condiciones climáticas en la culminación de crecimiento en diámetro de plantas testigos.

Data for the following results were selected according to:

(TRATAMIENTO\$= "testigo") AND (VARIABLE\$= "diametro")

Effects coding used for categorical variables in model.

Categorical values encountered during processing are:

CLIMA\$ (3 levels)

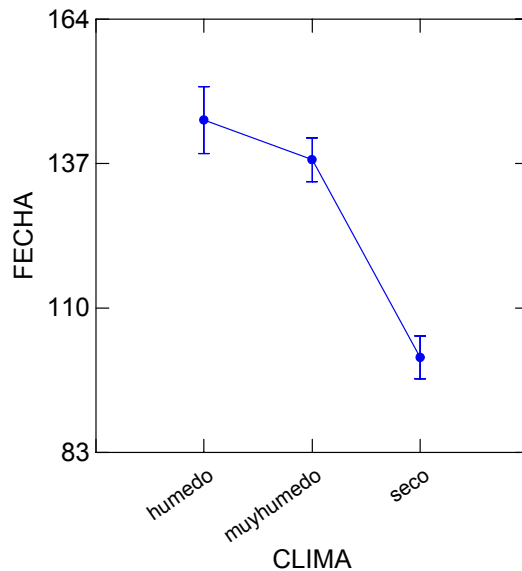
humedo, muyhumedo, seco

Dep Var: FECHA N: 115 Multiple R: 0.577 Squared multiple R: 0.333

Analysis of Variance

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
CLIMA\$	43709.611	2	21854.806	28.016	0.000
Error	87369.783	112	780.087		

Least Squares Means



Test para verificar si existen diferencias, por condiciones climáticas en la culminación de crecimiento en altura de plantas testigos.

Data for the following results were selected according to:

(TRATAMIENTO\$= "testigo") AND (VARIABLE\$= "altura")

Effects coding used for categorical variables in model.

Categorical values encountered during processing are:

CLIMA\$ (3 levels)

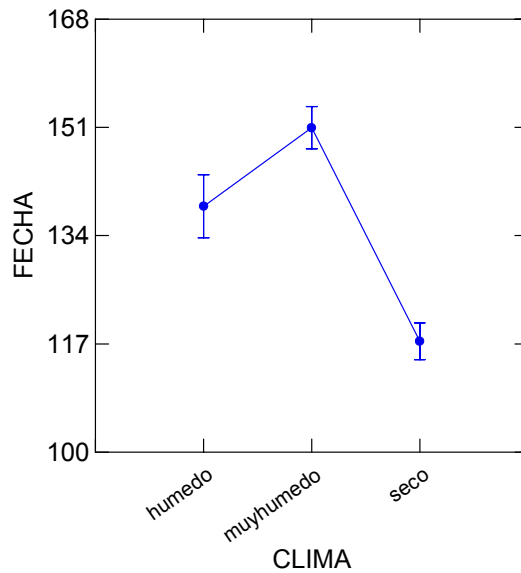
humedo, muyhumedo, seco

Dep Var: FECHA N: 111 Multiple R: 0.597 Squared multiple R: 0.356

Analysis of Variance

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
CLIMA\$	26354.286	2	13177.143	29.914	0.000
Error	47574.444	108	440.504		

Least Squares Means



Test para verificar si existen diferencias, por condiciones climáticas en la culminación de crecimiento en diámetro de plantas desarbustadas.

Data for the following results were selected according to:

(TRATAMIENTO\$= "desarbustado") AND (VARIABLE\$= "diametro")

Effects coding used for categorical variables in model.

Categorical values encountered during processing are:

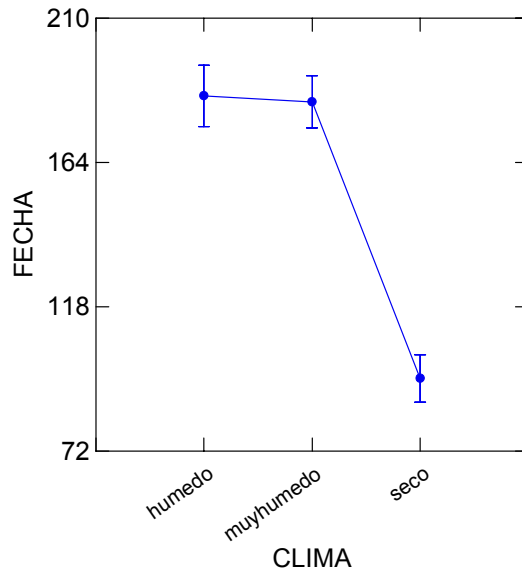
CLIMA\$ (3 levels)

humedo, muyhumedo, seco

Dep Var: FECHA N: 41 Multiple R: 0.826 Squared multiple R: 0.682

Analysis of Variance					
Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
CLIMA\$	78746.354	2	39373.177	40.793	0.000
Error	36677.113	38	965.187		

Least Squares Means



Test para verificar si existen diferencias, por condiciones climáticas en la culminación de crecimiento en altura de plantas desarbustadas.

Data for the following results were selected according to:

(TRATAMIENTO\$= "desarbustado") AND (VARIABLE\$= "altura")

Effects coding used for categorical variables in model.

Categorical values encountered during processing are:

CLIMA\$ (3 levels)

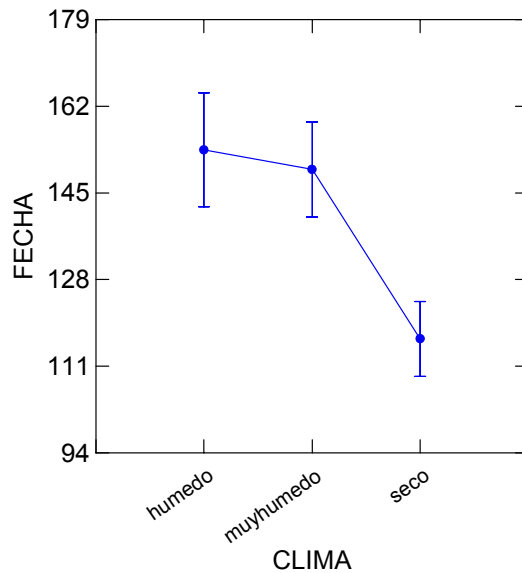
humedo, muyhumedo, seco

Dep Var: FECHA N: 43 Multiple R: 0.475 Squared multiple R: 0.225

Analysis of Variance

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	F-ratio	P
CLIMA\$	13118.141	2	6559.070	5.813	0.006
Error	45135.255	40	1128.381		

Least Squares Means



3.7.4 Comparación entre condiciones climáticas del incremento anual en volumen para las mismas plantas testigos.

Comparación del incremento anual en volumen para el año seco humedo y muy humedo, observados sobre las mismas plantas

Prueba t para medias de dos muestras emparejadas

	<i>seco</i>	<i>muy humedo</i>
Media	66796.6452	91457.8019
Varianza	2.8549E+10	4.1212E+10
Observaciones	21	21
Coefficiente de correlación de Pearson	0.97577052	
Diferencia hipotética de las medias	0	
Grados de libertad	20	
Estadístico t	-2.12767666	
P(T<=t) una cola	0.02299627	
Valor crítico de t (una cola)	1.724718	
P(T<=t) dos colas	0.04599253	
Valor crítico de t (dos colas)	2.08596248	

	<i>humedo</i>	<i>muy humedo</i>
Media	70629.1829	91457.8019
Varianza	2.2691E+10	4.1212E+10
Observaciones	21	21
Coefficiente de correlación de Pearson	0.9797755	
Diferencia hipotética de las medias	0	
Grados de libertad	20	
Estadístico t	-1.51295997	
P(T<=t) una cola	0.07296611	
Valor crítico de t (una cola)	1.724718	
P(T<=t) dos colas	0.14593222	
Valor crítico de t (dos colas)	2.08596248	

	<i>seco</i>	<i>humedo</i>
Media	66796.6452	70629.1829
Varianza	2.8549E+10	2.2691E+10
Observaciones	21	21
Coefficiente de correlación de Pearson	0.96826971	
Diferencia hipotética de las medias	0	
Grados de libertad	20	
Estadístico t	-0.3976002	
P(T<=t) una cola	0.34756833	
Valor crítico de t (una cola)	1.724718	
P(T<=t) dos colas	0.69513666	
Valor crítico de t (dos colas)	2.08596248	

3.7.5 Análisis de varianza para establecer diferencias en el crecimiento relativo en volumen del tallo por clase de tamaño entre árboles testigos y desarbustados.

Año 2000-2001 Humedo						Año 2001-2002 Seco					
Clase de tamaño 1 ANOVA Table						Clase de tamaño 1 no se pudo calcular por mortalidad de plantas desarbustadas					
Source	SS	df	MS	F	Prob>F						
Groups	1.0548	1	1.0548	1.2819	0.28681						
Error	7.4053	9	0.82281								
Total	8.46	10									
Clase de tamaño 2 ANOVA Table						Clase de tamaño 2 ANOVA Table					
Source	SS	df	MS	F	Prob>F	Source	SS	df	MS	F	Prob>F
Groups	3.401	1	3.401	4.1467	0.043929	Groups	0.0001023	1	0.000102	0.00119	0.97279
Error	18.0436	22	0.82016			Error	1.6275	19	0.085657		
Total	21.4446	23				Total	1.6276	20			
Clase de tamaño 3 ANOVA Table						Clase de tamaño 3 ANOVA Table					
Source	SS	df	MS	F	Prob>F	Source	SS	df	MS	F	Prob>F
Groups	0.078663	1	0.078663	1.2313	0.29313	Groups	0.031369	1	0.031369	1.5203	0.23002
Error	0.63887	10	0.063887			Error	0.47456	23	0.020633		
Total	0.71754	11				Total	0.50593	24			
Año 2002-2003 Muy Húmedo											
Clase de tamaño 1 no se pudo calcular por mortalidad de plantas desarbustadas											
Clase de tamaño 2 ANOVA Table											
Source	SS	df	MS	F	Prob>F						
Groups	0.30477	1	0.30477	1.3634	0.25215						
Error	6.7063	30	0.22354								
Total	7.011	31									
Clase de tamaño 3 ANOVA Table											
Source	SS	df	MS	F	Prob>F						
Groups	0.004931	1	0.004931	0.12581	0.7281						
Error	0.5487	14	0.039193								
Total	0.55363	15									

4

Modelo de simulación del crecimiento de renovales de *A. chilensis*, basado en condiciones naturales de sombreado.

4.1 Introducción

Los renovales de *A. chilensis* crecen durante un periodo variable de años en condiciones de sombreado, debido a la interceptación de la radiación solar por parte de los arbustos. Esto tendría consecuencias sobre distintos aspectos del crecimiento de las plantas, los que a su vez se encuentran interrelacionados entre sí, y en su conjunto pueden determinar su productividad. Dentro de estos aspectos parecería surgir con fuerza la relación que existe entre la importancia relativa entre los arbustos y árboles juveniles, el crecimiento de estos y la dinámica foliar.

Por ejemplo, Kitzberger *et al.* (2000) establecieron que el crecimiento en altura de *A. chilensis* era suprimido cuando crecía a la sombra de los arbustos, dependiendo su magnitud de la especie del arbusto nodriza. En este mismo sentido Drever y Lertzman (2001) encontraron que: la sombra reducía el incremento anual en altura de renovales de *Pseudotsuga mensiezii* y *Thuja plicata* (Donn ex D. Don), por debajo del valor potencial, para un determinado régimen hídrico y nutricional. También King (1997) demostró que *Picea amabilis* podía experimentar un comportamiento similar. Sin embargo, la supresión del crecimiento en altura ocurría solo por debajo de un cierto nivel de intensidad lumínica de entre 40% y 60% de la luz total (Drever y Lertzman, 2001; King 1997).

La estimación de la productividad de las plantas está relacionada con su capacidad fotosintética, ya sea que esta se exprese como volumen de copa (Mitchell, 1975), cociente de copa (Biging y Dobbertin, 1992), área foliar (Botkin, 1993) o peso de hojas (Vanninen y Makelä, 2000). Pero para poder predecir como la productividad cambia en el tiempo, es necesario poder establecer los factores que determinan la dinámica foliar. En este sentido, las ramas de las plantas crecen anualmente sumando

hojas a las ya existentes, incrementando así su capacidad fotosintética. Sin embargo este proceso acumulativo también da lugar a una reducción de la masa foliar, ya que disminuye la intensidad lumínica de las hojas más sombreadas, las que finalmente mueren. Por ejemplo Schoettle y Smith (1991) establecieron que para *Pinus contorta* ssp. *Latifolia*, la caída de hojas de las porciones internas de la copa, estaba determinada por un umbral lumínico. Este umbral podría estar relacionado con el balance costo-beneficio en la asimilación de carbono de las hojas (Kikuzawa 1991), pudiendo variar según condiciones limitantes de nutrición y estado hídrico de las plantas (Schoettle y Smith, 1991). Esta pérdida de hojas se manifiesta tanto en las porciones interiores de la copa (Doruska y Mays, 1998; Baldwin y Peterson, 1997), como así también en sus ramas inferiores, dando lugar a un proceso paulatino de muerte de ramas (Zumrawi y Hann 1989; Osawa 1990). Esto determina que el follaje sea producido y retenido en las regiones más iluminadas de la copa, mientras que en las partes más sombreadas las hojas mueren y caen (Schoettle y Smith, 1991; Medhurst y Beadle, 2001).

Por otra parte, la vegetación intercepta la radiación solar y determina su distribución por debajo de la canopia. Por ejemplo a través de la ley de Beer (Jones, 1992) se puede expresar la atenuación de la luz de un canopeo. Esta representa matemáticamente la atenuación lumínica a través de un cuerpo homogéneo en función de un coeficiente de extinción lumínico. Donde este coeficiente depende de la especie, la disposición de las hojas y tallo, la altura de la vegetación (Jones, 1992).

$$\ln (I_z / I_0) = -k \times \sum IAF \quad [\text{Expresión matemática de la ley de Beer}]$$

Donde:

$\ln (I_z/I_0)$: es el logaritmo natural de la fracción de luz transmitida (I_z) en relación a la recibida por encima de la canopia (I_0).

k : es el coeficiente de extinción lumínico.

$\sum IAF$: es el índice de área foliar acumulado entre el canopeo de la vegetación y el punto donde se estima I_z .

De esta forma, la distribución lumínica debajo de la canopia puede utilizarse para estimar la distribución del área foliar de la vegetación debajo de ella (Waring, 1985).

Puede establecerse entonces que existe una interrelación de causalidad entre factores como: estructura de la vegetación - intensidad lumínica - crecimiento en altura - crecimiento y muerte de hojas - posición de la copa en relación a la estructura de la vegetación. El entendimiento de estas relaciones complejas que de alguna forma son recurrentes sobre sí mismas, puede ser abordado a través del enfoque de dinámica de sistemas. Esta es una disciplina científica que surgió a partir de los trabajos de Jay Forrester del MIT (Richmond, 1994), y que además se relaciona con otros enfoques de sistemas como el de la cibernética desarrollada por Wiener (1965) e incluso la teoría general de sistemas (von Bertalanffy, 1968) entre otros.

La Dinámica de Sistemas, vista como disciplina, estudia las relaciones recursivas (retroalimentaciones) que existen entre un grupo de elementos. Las retroalimentaciones pueden expresarse empleando diagramas de causas circulares, donde se representa la red de las distintas influencias entre los elementos que componen el sistema (Haraldsson 2001). Sin embargo para describir con precisión la dinámica de este es necesario identificar los elementos y/o relaciones que cambian en el tiempo (flujos), o que simplemente reflejan la acumulación de estos flujos (Richardson 1986, Roberts 2001, Sverdrup y Haraldsson 2001). Estos pueden ser representados gráfica y operativamente a través de programas de computadora diseñados para construir modelos de simulación dinámicos. Los programas facilitan la tarea de considerar distintas condiciones, analizar los resultados de la simulación y evaluar si los supuestos formulados a través de la estructura y del comportamiento del modelo propuesto explican lógicamente y racionalmente la dinámica del sistema.

4.1.1 Objetivos

Dado que la dinámica del crecimiento de los árboles juveniles puede estar determinada por la interrelación que existe entre la estructura del arbustal, la intensidad lumínica debajo de la canopia de estos y por la respuesta de *A. chilensis* a esta última, se plantea desarrollar un modelo que avance de lo cualitativo hacia lo cuantitativo de estos aspectos, de tal forma que posibilite organizar el manejo de la vegetación.

Para esto se procedió a:

- Identificar los elementos y relaciones que intervienen en determinar el crecimiento de los renovales hasta la emergencia de estos de entre los arbustos, y representarlos a través de diagramas de causas circulares.

- Desarrollar un modelo de simulación dinámico por computadora, utilizando la notación de flujos y acumulaciones.
- Evaluar el comportamiento del modelo de simulación.

4.2 *Materiales y métodos*

4.2.1 *Conceptualización, formulación, prueba e implementación del modelo.*

Para la construcción del modelo dinámico de simulación se utilizaron las cuatro etapas descritas por Randers (1980), que son: conceptualización, formulación, prueba e implementación.

En el paso denominado **conceptualización** se definió el motivo del modelo, sus límites para encontrar las variables claves y entender la dinámica de su comportamiento. En esta etapa además se describen los modos de referencia de cada variable, y se intenta entender los mecanismos del sistema representado a través de causas circulares.

En el paso de **formulación** se procedió a convertir los diagramas de causas circulares en lenguaje gráfico de flujos y acumulaciones y se ajustaron los parámetros de las ecuaciones necesarias para convertir el modelo cualitativo en un modelo cuantitativo.

La etapa de **prueba** consistió en realizar por un lado un análisis de sensibilidad a cambios en alguno de los parámetros ajustados en la etapa de formulación y por otra en evaluar la respuesta del modelo al utilizar distintas condiciones de crecimiento de los renovales.

En la etapa de **implementación** se realizaron dos simulaciones: una representando una situación potencial de manejo de la vegetación y otra donde se introducía, en forma artificial, la dinámica de crecimiento de los arbustos. Luego se compararon la lógica de ambas respuestas.

4.2.2 *Conceptualización del modelo*

Para establecer las relaciones entre los componentes del sistema se emplearon diagramas de causas circulares de acuerdo a lo descrito por Haraldsson (2000). Este tipo de diagrama muestra las retroalimentaciones entre los componentes (Figura Nro. 4.1). Se dice que existe retroalimentación cuando la causa inicial se traslada a través de una cadena de causalidad afectando finalmente a si misma (Martin, 1997).

Existen dos tipos de retroalimentaciones: las positivas (+) y las negativas (-). Las retroalimentaciones positivas se encuentran en sistemas que amplifican o refuerzan dando lugar a un comportamiento exponencial, denominándose las también como disruptivas. Por otro lado las retroalimentaciones negativas dan lugar a sistemas que presentan comportamientos asintóticos u oscilantes y también se las denomina estabilizantes (Haraldsson, 2000).

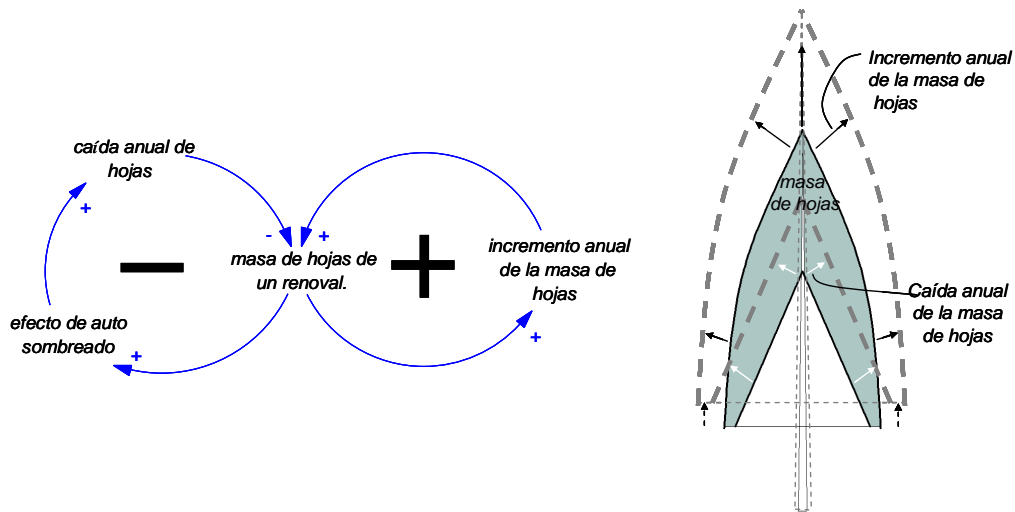


Figura Nro 4.1. Ejemplo de un diagrama de causas circulares, donde se muestra las retroalimentaciones positivas y negativas entre la masa de hojas de la planta, su crecimiento y la pérdida de hojas por autosombreado.

Nota Figura Nro 4.1: A su derecha se ejemplifica esta situación utilizando un esquema simplificado de un renovo. En el diagrama, los signos positivos y negativos pequeños, junto a las puntas de las flechas, indican relaciones directa o inversamente proporcionales entre elementos del sistema, mientras que los signos grandes señalan el tipo de retroalimentación.

Como ejemplo en la Figura Nro 4.1, el incremento anual de la masa de hojas produce un aumento de la masa de hojas de la planta, y por ello se genera un efecto de retroalimentación positiva (signo positivo grande). Pero por otra parte esta producción de nuevas hojas en la corona exterior de la copa y en otras porciones interiores de esta, provoca una disminución de luz utilizable por las hojas ubicadas en las partes más proximas al tallo principal, donde estas mueren y caen. Esta pérdida parcial de hojas contribuye a reducir la masa foliar (retroalimentación negativa), balanceando así el efecto positivo de la expansión anual de la copa.

Bajo estos conceptos se realizó el diagrama de causas circulares, donde se describe de que forma la intensidad lumínica influye en el crecimiento de los renovales (Figura Nro 4.2).

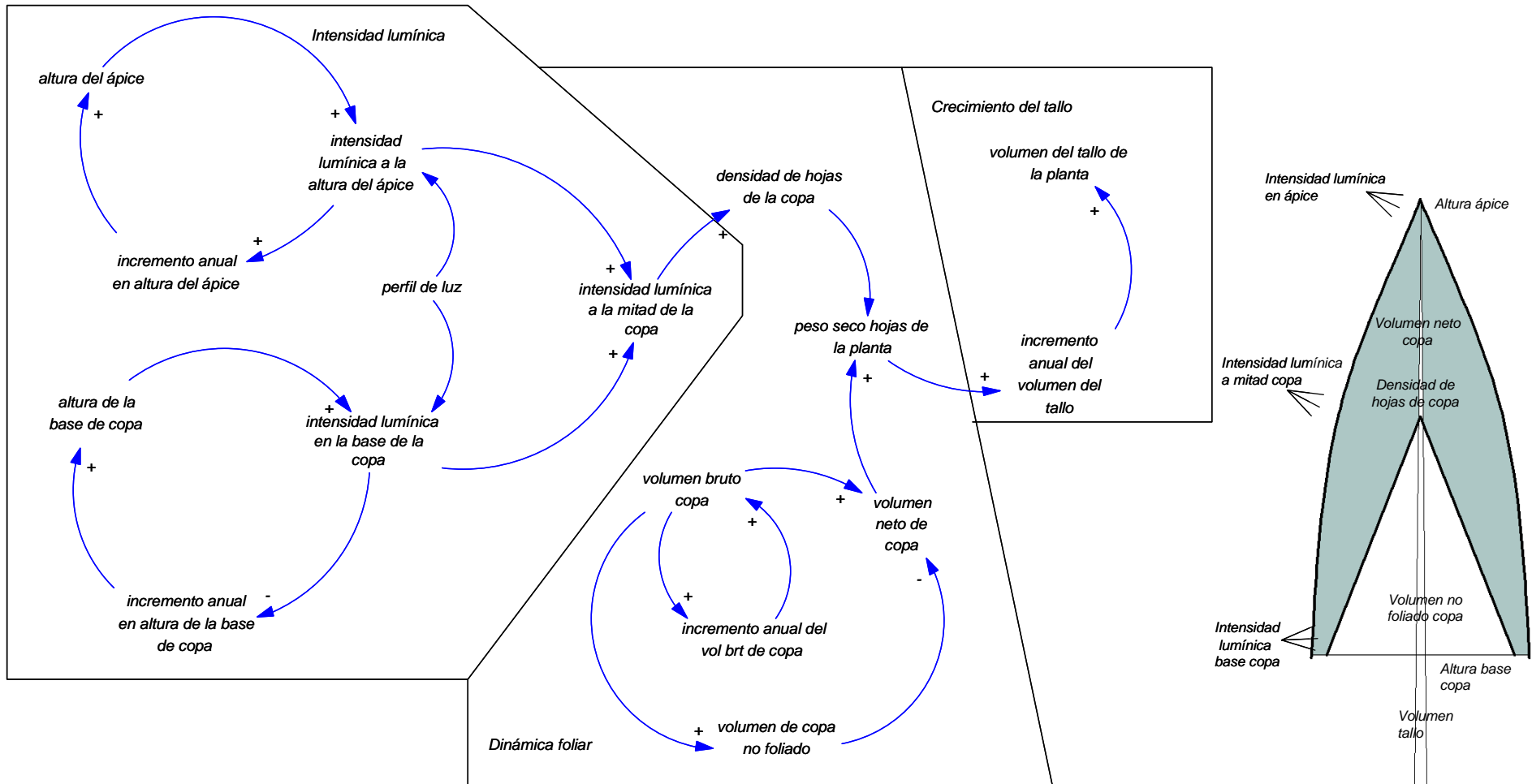


Figura Nro. 4.2. Diagrama de causas circulares que describe las relaciones entre componentes del modelo de simulación de crecimiento de árboles juveniles. La definición de alguno de los elementos del diagrama puede verse en el esquema simplificado adjunto a este y en la Figura Nro. 4.5.

En el diagrama de la Figura Nro 4.2, se describen los elementos y las relaciones del sistema arbustos - renoval que se propone para estimar la productividad de *A. chilensis*. En este, el concepto de la base de la copa se refiere a la altura desde el nivel del suelo donde se ubica el comienzo del follaje de la planta. El comienzo del follaje se definió como aquel lugar en el tallo donde se insertan al menos tres ramas verdes.

Una parte de este diagrama muestra que la intensidad lumínica de la planta depende de dos factores. Por un lado está el perfil de luz (distribución vertical de la intensidad de luz desde el suelo hasta superar la altura de la vegetación) y por otro la posición que ocupa la masa foliar de la planta de *A. chilensis* (altura del ápice – altura de la base de copa) en relación a dicho perfil (Figura Nro. 4.5). A su vez el crecimiento anual del ápice y el desplazamiento vertical de la base de la copa pueden estar influidos en algún grado por la intensidad lumínica.

En cuanto a la dinámica foliar el elemento fundamental es el peso de hojas de la planta que se caracterizó mediante dos elementos, uno es la densidad de hojas por unidad de volumen neto foliado (que es función de la intensidad lumínica), y el otro el volumen neto foliado de la planta.

El volumen neto de copa (ver anexo 2.7) es la diferencia entre el volumen bruto de copa y el volumen no foliado. El primero es aquel volumen contenido por una superficie imaginaria que pasa por los ápices de las ramas fotosintéticamente funcionales, mientras que el segundo es aquella porción del interior de la copa que no presenta hojas (Ver Figuras Nro. 2.13 y 2.14).

Finalmente el peso de hojas, que esta relacionado con la capacidad fotosintética de la planta, influye directamente sobre el crecimiento anual del tallo de la planta de *A. chilensis*.

4.2.3 Formulación del modelo en Stella.

En la etapa de formulación se expresaron los mecanismos de retroalimentación del diagrama de la Figura Nro 4.2, en un modelo explícito de simulación por computadora, empleando para esto el programa de computadora *Stella*©. Este es el acrónimo de “Structural Thinking, Experiential Learning Laboratory with Animation”. Este programa utiliza el concepto de flujos y acumulaciones de flujos (léase también variables de estado y funciones de transición, Richdmond 1994) para simular la

dinámica de sistemas, y dispone de una interfase gráfica que facilita la creación, lectura de la estructura del modelo y su prueba a través de simulaciones.

Las variables de estado, o acumulaciones de flujos, son representadas por rectángulos que suponen una caja o tanque que acumulan unidades. Mientras que los flujos de ingreso o egreso del tanque son representados por flechas, y su magnitud es regulada por una válvula (Roberts 2000).

Por ejemplo, en la Figura Nro 4.3, se puede observar, en la notación utilizada por *Stella*, las relaciones de la Figura Nro 4.1. La masa de hojas es el resultado de la acumulación y caída anual de hojas, donde la masa de hojas acumuladas influye sobre la pérdida de hojas por el efecto de autosombreado y sobre el crecimiento de nuevas hojas.

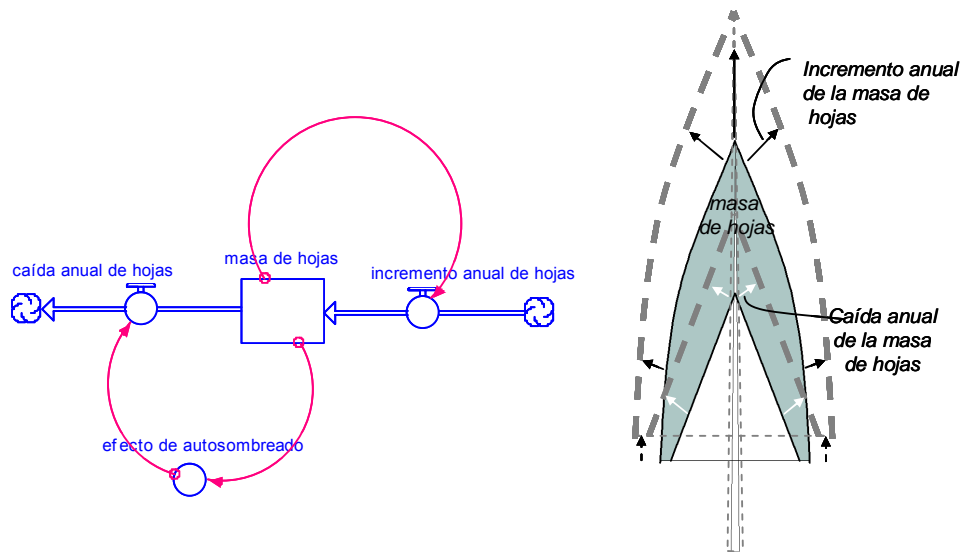


Figura Nro 4.3. Diagrama en notación de *Stella* que muestra las relaciones que determinan la masa de hojas de la planta descritas en la Figura Nro 4.1.

Nota Figura Nro 4.3: Las flechas rectas representan los flujos (cantidad/unidad de tiempo), las válvulas regulan la intensidad de las mismas, influenciados por la información que les llega por las flechas curvas. Los símbolos en los extremos de las flechas rectas indican fuente y destino que no se consideran parte del sistema.

De forma similar a lo expresado en la Figura nro 4.3, se muestra en la Figura Nro. 4.4 el diagrama, en notación de Stella, de aquellas relaciones desarrolladas en la Figura Nro 4.2 para describir el crecimiento de *A. chilensis*. En el programa de computación también existen otra clase de componentes denominados conectores, estos permiten la circulación de información dentro del sistema, la conversión de unidades o la realización de operaciones matemáticas de suma, resta, multiplicación entre otras. La

unión de todos ellos conforma el modelo (Figura Nro 4.4). En este pueden observarse cinco variables de estado que son:

- la altura del ápice,
- altura de la base de la copa,
- volumen del tallo,
- volumen bruto de copa y
- volumen no foliado de la copa.

Los correspondientes flujos asociados son:

- incremento anual en altura del ápice,
- incremento anual en altura de la base de la copa,
- incremento en volumen bruto de la copa,
- incremento en volumen de copa no foliada
- incremento del volumen del tallo

También están los conectores denominados:

- fracción de **Luz Fotosintéticamente Activa** (intensidad lumínica) en ápice, a mitad y base de la copa (fracc LFA)
- perfil de luz de la vegetación.
- peso seco de hojas,
- densidad de hojas de la copa,
- altura a la mitad de la copa,
- altura de copa estimada y altura de copa anterior,

Determinación de las relaciones del modelo

Una vez confeccionado el mapa del modelo se procedió a establecer los valores de los parámetros correspondientes a cada una de las relaciones explicitadas. Para esto se seleccionaron plantas testigos del **experimento 2** correspondientes a distintas relaciones de tamaños relativos de los renovales, y se realizaron una serie de mediciones tanto permanentes como temporales. La descripción de la metodología para definir estas relaciones se desarrolla a continuación.

En cada planta se estableció el correspondiente perfil de luz, además se midió el diámetro basal y altura de su ápice, como así también la altura de la base de la copa, la longitud de una rama viva ubicada en la base de su copa. También se estableció la longitud no foliada de la rama basal y la longitud no foliada sobre el tallo principal. En la Figura Nro 2.14 del anexo 2.7 “Metodología para el cálculo del volumen neto de copa., se describen sobre un esquema de una planta cada una de estas variables.

Se emplearon además muestras de plantas, que fueron cortadas y medidas en gabinete, en donde se realizó una detallada medición de las dimensiones de sus copas y se estimó su peso seco de hojas. La determinación de los parámetros de las ecuaciones se realizó a través de técnicas de ajuste lineal y no lineal, también se empleó el análisis de coeficientes de correlación para establecer a priori el nivel de correspondencia entre alguna de las variables.

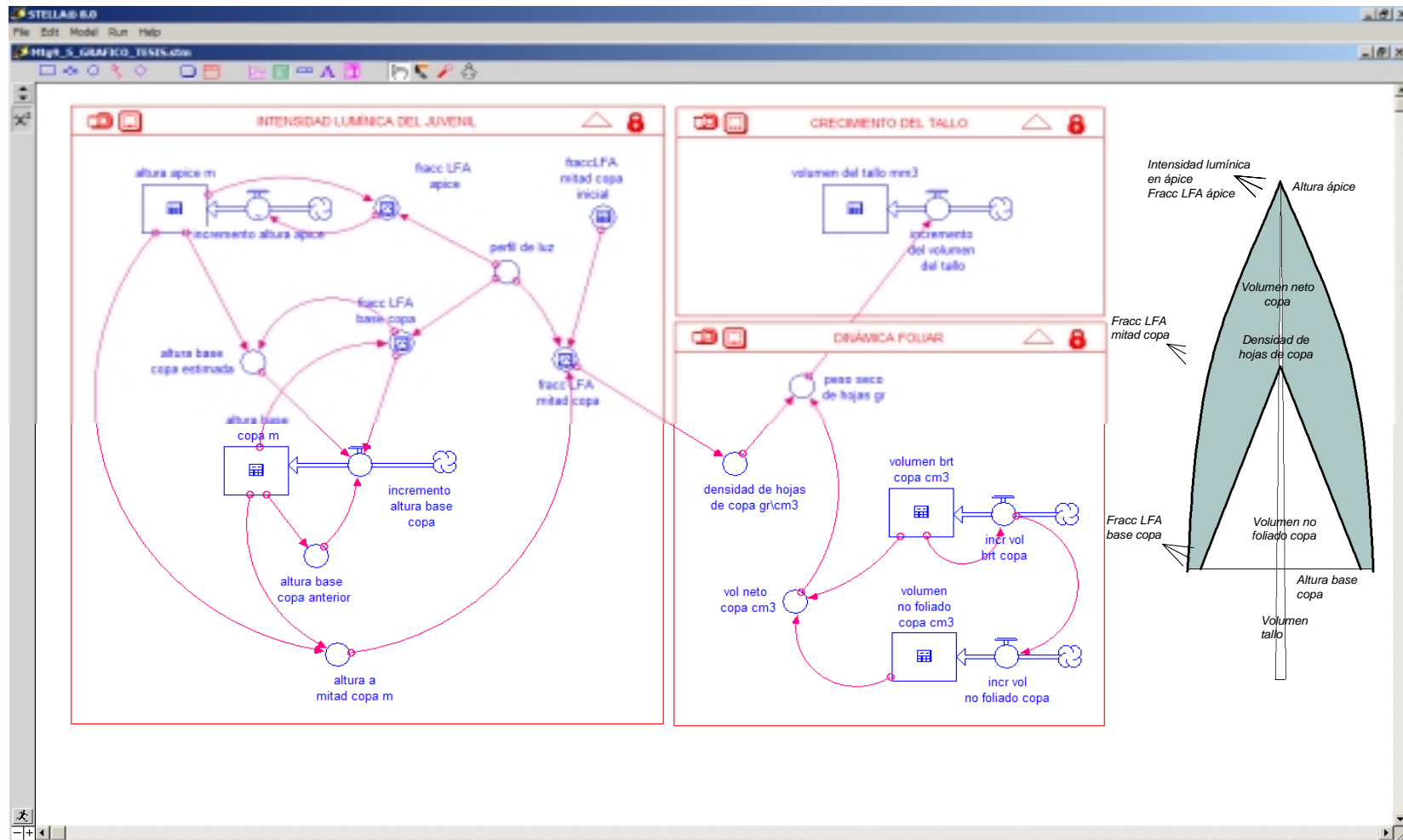


Figura Nro 4.4. Mapa de las relaciones y componentes del modelo, expresado en notación de flujos y acumulaciones, empleando el programa de computación Stella.

Definición de intensidad lumínica.

La intensidad lumínica de un árbol juvenil se definió como la fracción de luz fotosintéticamente activa estimada a una cierta altura (*fracc LFA_{ápice}*, *fracc LFA_{mitad copa}* y *fracc LFA_{base copa}*). Las determinaciones de luz se realizaron con el sistema de análisis de canopia Sunscan (Delta-T Devices Ltd, Cambridge U.K.), comenzando desde el nivel del suelo y luego a intervalos de un (1) metro hasta sobrepasar la altura de la vegetación. En cada punto se realizaron cuatro mediciones (N-S-E-O) en los extremos de las ramas de *A. chilensis*. Las mediciones se realizaron en los meses de primavera (Octubre-Noviembre), bajo condiciones lumínicas en días nublados o temprano en horas de la mañana (ángulo y azimuth solar aproximado 23.5° y 97.2° respectivamente). La fracción de LFA se calculó como el cociente entre el promedio de las cuatro mediciones y la LFA en ese instante medido por encima de la canopia de los arbustos. La estimación de la intensidad lumínica a la altura del ápice, mitad de la copa y base de la copa se realizó a partir de cruzar los datos de altura de cada uno de estos puntos con el perfil de luz respectivo (Figura Nro 4.5). Para esto se confeccionó un programa de computadora utilizando el programa MATLAB, que calculó las interpolaciones.

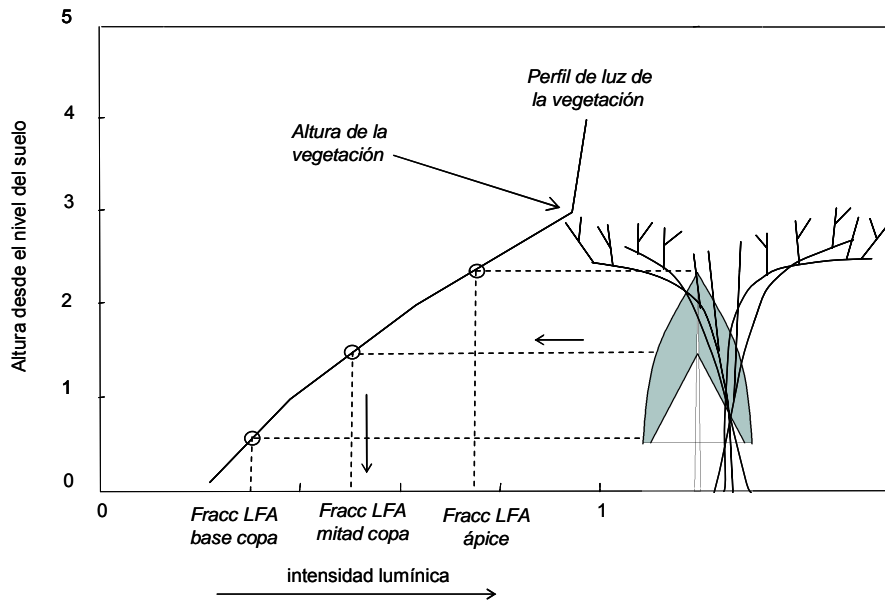


Figura Nro. 4.5 Definición de la intensidad lumínica de un árbol juvenil.

Por otra parte para establecer el grado de variación en la determinación de los perfiles se realizaron mediciones extras para algunas plantas. Estas consistieron en establecer nuevamente el perfil en distintas horas del día o meses del año.

Crecimiento en altura del ápice y desplazamiento vertical de la base de la copa

Para la relación entre el incremento anual en altura del ápice y la intensidad lumínica se midieron 30 árboles juveniles de *A. chilensis*. En estos se estableció el incremento anual en altura y la intensidad lumínica en el ápice y a la mitad de la copa. Luego se empleó el coeficiente de correlación de Pearson para estudiar cual de las condiciones lumínicas en estos puntos se correspondía mejor con el incremento en altura.

Los valores de fracción LFA se calcularon de acuerdo a lo descrito anteriormente. Las mediciones de incremento en altura se realizaron con una cinta metálica milimetrada de 5 metros de longitud. Para esto se estableció un punto fijo ubicado en la base del árbol (coincidente con la marca de medición del diámetro basal). En aquellas plantas que debido a su altura ($> 3,5$ m de altura) no podían realizarse mediciones precisas, se trasladó la marca de medición a un sitio próximo al ápice, de manera de reducir los errores de medición. Para la medición de las plantas más altas se empleó una escalera de tal forma de facilitar el acceso al ápice de los juveniles.

Para determinar el cambio en altura de la base de la copa, se realizaron mediciones permanentes sobre un grupo de plantas. Sin embargo al finalizar el tercer año no pudo establecerse con claridad como variaba esta. Por ello se realizó un análisis de correlación para estudiar que variables del sistema era útiles para estimar la altura de la base de la copa en lugar de su tasa de cambio. De este análisis se seleccionaron las variables correlacionadas significativamente y se ajustó una ecuación lineal a través del procedimiento estadístico “*stepwise*”. Para esto se emplearon un total de 62 plantas de entre 5 centímetros y 5,5 metros de altura de ápice con condiciones lumínicas de entre 0,10 y 1,0 de fracc de LFA.

Incremento anual en volumen del tallo en función del peso de hojas.

En este modelo se emplea el peso seco de hojas como estimador del crecimiento del tallo. Sin embargo también es posible utilizar otras variables que expresan la importancia de la masa de hojas de la planta, como ser el volumen o la longitud de

copa. Tras un análisis de estas variables (Ver sección 6.3, Publicaciones, *Evaluación del tamaño de copa como estimador del crecimiento de árboles juveniles de Austrocedrus chilensis*) se pudo establecer que el peso de hojas era un buen estimador del crecimiento de la planta, y permite además incorporar el efecto que tiene la intensidad lumínica sobre la masa de hojas, y por lo tanto sobre el crecimiento.

En esta relación se emplearon 49 plantas, donde 26 de estas fueron utilizadas para el ajuste de la ecuación lineal y las restantes 23 para su validación. Luego se agruparon los datos y se procedió nuevamente a establecer los valores definitivos de los parámetros de la ecuación Nro 4.1.

$$\text{incr volumen tallo} = a + b \times \text{peso seco hojas} \quad [4.1]$$

donde:

incr volumen tallo: incremento anual en volumen del tallo en mm^3 .

a y *b*: son parámetros a ajustar mediante técnicas de regresión lineal y,

peso seco hojas: es el peso seco de hojas estimado, en gr.

- **Medición del incremento en volumen del tallo**

El crecimiento en volumen del tallo se estableció como la diferencia entre volúmenes de cono calculados a partir del diámetro basal y la altura total correspondientes al principio y fin de un periodo de crecimiento según la ecuación Nro 4.2:

$$\text{incremento volumen tallo} = \text{volumen tallo}_{FIN} - \text{volumen tallo}_{INICIO} \quad [4.2]$$

Donde:

Incremento volumen tallo: es el incremento anual en volumen del tallo, expresado en milímetros cúbicos.

volumen tallo_{INICIO} y *volumen tallo_{FIN}* : es el volumen del tallo al inicio y fin de un período de crecimiento, calculado como un volumen de cono de acuerdo a la ecuación Nro 4.3:

$$volumen\ tallo = \left[\frac{\left(\frac{\pi \times diametro^2}{4} \right) \times altura\ apice}{3} \right] \quad [4.3]$$

Donde:

π : es la constante 3,14159

diámetro: es el diámetro basal de la planta

altura apice: es la longitud desde la marca basal de medición del diámetro hasta el ápice de la planta (Figura Nro. 2.14, anexo 2.7).

- **Estimación del peso seco de hojas**

El peso seco de hojas de los renovales empleados para el ajuste de la ecuación Nro 4.1 se estimó mediante la ecuación Nro 4.4:

$$peso\ seco\ hojas\ [gr] = vol\ neto\ copa\ [cm^3] \times densidad\ de\ hojas\ de\ copa\ \left[\frac{gr}{cm^3} \right] \quad [4.4]$$

Donde:

peso seco hojas: es el peso seco de hojas estimado de un renoval, en gr.

densidad de hojas de copa: según la definición realizada en la sección 2.2.5. La ecuación utilizada para su estimación se describe en la sección:

Densidad de hojas de la copa en función de la intensidad lumínica de la actual sección de la tesis.

vol neto copa: es el volumen de copa que se encuentra foliado y se calcula de acuerdo a la ecuación Nro. 4.5:

$$vol\ neto\ copa = vol\ brt\ copa - volumen\ no\ foliado\ copa \quad [4.5]$$

donde:

vol neto copa: como se definió anteriormente.

vol brt copa: es el volumen bruto de copa tal como se definió en el anexo 2.7, para su cálculo se midió la longitud de la rama basal, mientras que el resto de las longitudes de ramas fueron estimadas utilizando la función de perfil de copa presentada en el Anexo 4.8. *Determinación del perfil de copa de árboles juveniles de A. chilensis.*

vol no foliado copa: es el volumen de la porción no foliada de la copa de acuerdo a lo definido en el anexo 2.7 y Figura Nro. 2.14.

Determinación del crecimiento en volumen bruto de la copa.

Para la estimación del incremento en volumen bruto de copa se ajustó una ecuación lineal (ecuación Nro 4.6) donde el crecimiento anual es proporcional a su tamaño antes del inicio del período de crecimiento, los rangos de utilización de las variables son entre 100 cm³ y 5.000.000 cm³ de volumen bruto de copa. Estos corresponden a plantas de 2 mm de diámetro, 0,32 m de altura, 19 cm de longitud de copa y 9,2 cm de longitud de rama basal y 46 mm de diámetro, 5,55 m de altura, 365 cm de longitud de copa y 80 cm de longitud de rama basal respectivamente.

$$\text{incr anual vol brt copa} = a \times \text{vol brt copa} \quad [4.6]$$

donde:

incr anual vol brt copa: es el incremento anual en volumen bruto de copa, expresado en cm³.

a: es el parámetro a ser ajustado mediante técnicas de ajuste lineal.

vol brt copa: como se definió con anterioridad

En cada renoval se estableció el crecimiento en longitud de cuatro ramas distribuidas uniformemente a lo largo de su copa, luego se calculó el volumen bruto de copa de acuerdo a lo definido en el anexo 2.7, y por diferencia se estableció el incremento anual de esta variable.

Para esto se dispuso de un total de 27 plantas donde se emplearon 16 plantas para el ajuste inicial y las 11 restantes para la validación. Esta consistió en comparar a través de un test de *t* de muestras pareadas el incremento estimado con el observado.

Estimación del incremento del volumen de copa no foliado.

En primer lugar se estableció una análisis de correlación entre *volumen no foliado copa* y *vol tallo*, *vol brt copa* y *fracc LFA_{mitad copa}*. De este análisis surge que el volumen no foliado se correlaciona en mayor grado con el volumen bruto de copa ($r=0,82$), le sigue el volumen del tallo de la planta ($r=0,63$) y finalmente la intensidad lumínica a la mitad de la copa ($r=0,59$).

En base a este análisis de correlación se realizó el ajuste de una ecuación lineal entre el *vol no foliado copa* y el *vol brt copa* (ecuación Nro 4.7). Para esto se dispuso de un total de 49 plantas con diámetros basales de entre 1 mm y 98 mm, alturas entre 5 cm y 5,5 m y con ambiente lumínicos de entre 0,05 y 1,0. Estas plantas fueron separadas en forma aleatoria en dos grupos, uno para realizar el ajuste preliminar ($n=25$) y el otro para la validación ($n=24$).

$$vol\ no\ foliado\ copa = a \times vol\ brt\ copa \quad [4.7]$$

donde:

vol no foliado copa: es el volumen no foliado de la copa, tal como se definió con anterioridad, expresado en cm^3 .

vol copa brt: es el volumen bruto de copa, expresado en cm^3 .

a: parámetro a determinar mediante técnicas de regresión lineal.

Con los parámetros preliminares ajustados se procedió a estimar *vol no foliado copa* de los árboles para la validación y se comparó, a través de un análisis de varianza, este con el observado. Finalmente se agruparon nuevamente los datos y se procedió a determinar el valor definitivo del parámetro *a*.

Para calcular del incremento en volumen no foliado de copa se procedió a deducir una ecuación a partir de la diferencia de los volúmenes brutos, es decir:

$$incr\ vol\ no\ foliado\ copa = a \times vol\ brt\ copa_{i+1} - a \times vol\ brt\ copa_i \quad [4.8]$$

está ecuación a su vez puede ser expresada de la siguiente forma:

$$incr\ vol\ no\ foliado = a \times incr\ vol\ brt\ copa \quad [4.9]$$

donde:

incr vol no foliado: es el incremento anual en volumen no foliado de la copa.

incr vol brt copa: es el incremento anual en volumen bruto de la copa.

a. es el parámetro ajustado correspondiente a la ecuación Nro. 4.7.

Densidad de hojas de la copa en función de la intensidad lumínica.

Aquí se utilizó el concepto de densidad de hojas de la copa desarrollado en la sección [2.2.5 Determinación de la densidad de hojas de la copa](#). En esta se mostró que los plantines del **experimento 1** tuvieron una correlación con la intensidad lumínica, mientras que para los renovales del **experimento 2** esta tendencia no fue tan clara. Por ello se ajustó una ecuación matemática [ecuación Nro 4.10] que relaciona la densidad de hojas de los plantines con la intensidad lumínica.

$$\text{densidad hojas copa} \left[\frac{\text{gr}}{\text{cm}^3} \right] = a \times e^{b \times \text{fracc_LFA}_{\text{mitad_copa}}} \quad [4.10]$$

donde:

densidad_de_follaje: es la cantidad de gramos (peso seco de hojas) contenida por unidad de volumen de copa.

peso_seco_de_hojas[gr]: es el peso seco de todas las hojas de la planta expresada en gramos.

volumen_neto_de_copa [cm³]: es el volumen de la copa que contiene hojas, en centímetros cúbicos.

a y *b*: parámetros a determinar mediante ajuste no lineal.

4.2.4 Prueba del modelo.

En esta sección se evaluó, mediante distintas simulaciones si la dinámica del modelo era consistente en sus tendencias y valores estimados. Se sometió a un análisis de sensibilidad de parámetros a algunas de las relaciones entre los componentes de manera de establecer cual de ellos tiene mayor impacto y se analizó como varía el crecimiento de un mismo renoval cuando crece en condiciones de vegetación marcadamente diferentes.

Dinámica del crecimiento de las plantas en relación a la distribución de la luz debajo de los arbustos.

Aquí se comparó de que forma varía el crecimiento de un árbol juvenil de *A. chilensis*, en relación a distintos perfiles de luz. Para esto se estudió la evolución del peso de hojas y el volumen del tallo, considerando la altura del arbustal como un estimador del perfil de luz. Los perfiles de luz correspondieron a condiciones de vegetación de 3 y 5 metros de altura total, presentando el primero de ellos una mayor intensidad lumínica que el segundo (Tabla Nro 4.1). En ambos casos para la simulación se emplearon los datos de la planta identificada con el Nro. 24369 que tenía un diámetro de 14 mm, altura del ápice de 1,45 m, altura de la base de la copa de 0,56 m, volumen bruto y no foliado de copa de 300.000 y 30.000 cm³ respectivamente, *fracc de LFA* a la mitad de la copa de 0,12, y un volumen del tallo de 74.400 mm³. La longitud de la simulación se estableció en 12 (doce) años.

Tabla Nro 4.1. Perfiles de luz de arbustales utilizados en la etapa de prueba del modelo.

Altura de la vegetación [m]	Frac de LFA	
	Perfil de luz altura arbustal = 5m	Perfil de luz altura arbustal = 3m
0,1	0,03	0,08
1,0	0,12	0,12
2,0	0,30	0,40
3,0	0,42	0,92
4,0	0,70	1,00
5,0	1,00	1,00
6,0	1,00	1,00
7,0	1,00	1,00
8,0	1,00	1,00

Nota Tabla Nro. 4.1: Los dos perfiles corresponden a situaciones reales de vegetación, medidas en ocasión de describir las condiciones de crecimiento de árboles juveniles de *A. chilensis*.

Análisis de sensibilidad de la respuesta en crecimiento de los juveniles a cambios en los parámetros.

Este análisis se utiliza para establecer cuan sensitivo puede ser un modelo de simulación a cambios en los valores de los parámetros, como así también de su estructura (Breierova y Choudhari, 2001). En este caso el análisis se basó en la sensibilidad de parámetros. Para esto se realizaron una serie de pruebas, en las que se

introdujeron cambios de $\pm 10\%$ en los valores de los coeficientes de algunas de las ecuaciones ajustadas. El efecto de la sensibilización se midió a través de la diferencia porcentual entre el volumen del tallo y el volumen del tallo establecido a partir de la sensibilización. En todos los casos las condiciones iniciales de simulación correspondieron a la planta 24369 y su respectivo perfil de luz. Tanto en este caso como en las otras simulaciones a realizar se escogió emplear siempre la misma planta, de tal forma de simplificar el análisis del modelo.

$$\text{porcentaje Sensibilización} = \frac{(\text{volTalloSensibilizado}_{15} - \text{volTallo}_{15})}{\text{volTallo}_{15}} \times 100$$

[4.15]

Donde:

porcentaje Sensibilización: es la diferencia porcentual en el volumen del tallo obtenido según los valores por defecto y el volumen del tallo estimado de acuerdo a la sensibilización.

volTalloSensibilizado₁₅: es el volumen del tallo al año 15 de simulación, resultado de la simulación con alguno de los parámetros sensibilizados.

volTallo₁₅: es el volumen del tallo al año 15, resultado de la simulación, producto de la simulación con los valores de los parámetros ajustados.

La sensibilización se realizó sobre los parámetros de la relaciones:

- incremento anual en altura del ápice vs intensidad lumínica (ecuaciones 4.19 y 4.20)
- desplazamiento de la base de la copa vs. intensidad lumínica (ecuación Nro 4.21),
- incremento anual del volumen bruto de la copa en relación a su propio tamaño (ecuación Nro 4.23)
- densidad de hojas de la copa en relación a la intensidad lumínica (ecuación Nro 4.10).

4.2.5 Implementación

En la etapa de implementación se evaluó el efecto que tiene el cambio de intensidad lumínica (modificación del perfil de luz) sobre el crecimiento de un árbol juvenil. Para esto se realizaron tres simulaciones de quince (15) años de longitud, cuya situación inicial fue idéntica. A los 5 años de comenzada la simulación se introdujeron cambios en la intensidad lumínica en dos de las simulaciones, mientras que la tercera se mantuvo sin alterar el perfil de luz y se consideró como una situación **testigo**.

La modificación de los perfiles de luz consistió por un lado en incrementar la intensidad lumínica del renoval, y así simular la remoción de una fracción de la masa de arbustos, a esta situación se la denominó **desarbustado parcial**. El otro cambio radicó en reducir la intensidad lumínica de tal forma que asemeje el efecto que tiene el crecimiento de hojas y tallos de los arbustos sobre el renoval de *A. chilensis*, a esta se la denominó **crecimiento de arbustos**. En el caso de desarbustado parcial se aumentó la intensidad lumínica del perfil en un 60% en promedio en relación al perfil testigo, mientras que para el crecimiento de arbustos se redujo un 10% en promedio (Tabla Nro 4.2). Para las tres situaciones los datos del renoval empleado fueron los mismos que los descriptos anteriormente. Los resultados de la implementación se evaluaron por comparación con la situación testigo.

Tabla Nro. 4.2. Perfiles de luz empleados en la etapa de implementación del modelo.

Altura desde el nivel del suelo. [m]	Testigo	Desarbustado Parcial	Crecimiento de arbustos.
0,1	0,03	0,03	0,03
1	0,12	0,12	0,12
2	0,30	0,30	0,30
3	0,42	0,90	0,20
4	0,70	1,00	0,30
5	1,00	1,00	0,55
6	1,00	1,00	0,95
7	1,00	1,00	1,00
8	1,00	1,00	1,00

4.3 Resultados

Con la finalidad de mejorar la descripción y entendimiento del modelo de simulación se incluyó en la primera parte de esta sección los ajustes estadísticos que relacionan las principales variables del modelo anteceditos por una breve explicación de la lógica del mismo, en ocasiones ilustradas esquemáticamente. Si bien estos forman parte de la etapa de formulación y no de los resultados del modelo de simulación, constituyen en sí mismos resultados que pueden ser empleados, como se verá en la sección de discusión, para realizar recomendaciones de manejo.

4.3.1 Intensidad lumínica

Perfil de luz de la vegetación

La forma particular de cada uno de los perfiles de luz está relacionada con la distribución vertical de la biomasa de tallos y hojas de los arbustos. En el caso del perfil con tendencia lineal (Figura Nro 4.7, B), la distribución de hojas y tallos es uniforme, con una tasa relativamente constante de reducción lumínica de 0,26 fracc de LFA por metro que se desciende desde el borde superior de la canopia hacia el suelo. Mientras que en el otro caso (Figura Nro 4.7, A) hay una mayor concentración de hojas que interceptan la luz en la parte superior del perfil (3,5 a 5 m), con una reducción lumínica de 0,33 fracc LFA/m y para la porción inferior del perfil (0,10 a 3,0 m) una tasa de reducción de 0,06 fracc LFA/m.

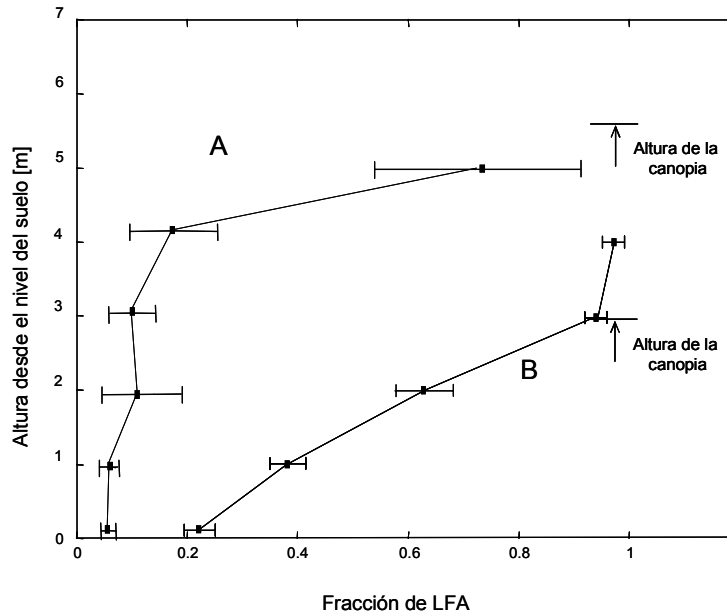


Figura Nro 4.7. Perfil de luz de la vegetación para dos arbustales de 5,0 m (A) y 3,0 m (B) de altura.

Nota Figura Nro 4.7: En el perfil A se presenta el desvío estándar de la medición de FRACC de LFA a cada altura. En el perfil B los puntos indican la fracción de LFA observada. En ambos perfiles las líneas verticales unen los puntos de fracc LFA promedios para cada altura y constituyen el perfil utilizado en las simulaciones.

La selección del momento para la medición de los perfiles de luz puede afectar las estimaciones de la intensidad lumínica incidente sobre los renovales. Por ejemplo en la Figura nro 4.8 se muestra para un mismo renoval cuatro perfiles de luz, medidos a finales del verano, inicio de la primavera, y dos a comienzo del otoño. Estos últimos correspondieron a mediciones hechas temprano por la mañana y por la tarde. En estos cuatro perfiles se observó que la mayor variación en intensidad lumínica entre fechas y horarios se ubica en la porción superior del perfil. Por ello es recomendable, si se quiere establecer las condiciones lumínicas de un grupo de plantas, que las mediciones se efectúen en un lapso corto de tiempo y en horas similares, de tal forma de reducir las variaciones introducidas por la selección del momento de medición.

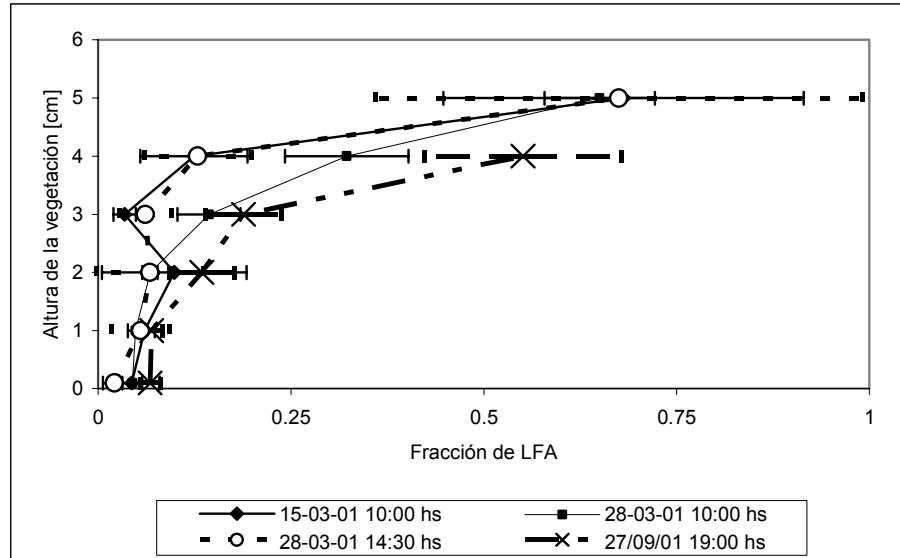


Figura Nro 4.8. Perfil de luz de la vegetación medido a distintas horas y días del año. Nota Figura Nro. 4.8: Altura de la vegetación 6.0 metros, los datos de luz de 5 a 6 metros no fueron tomados. Altitud y azimuth solar respectivamente : 15-03-2001, 10:00 (23.0 112.4); 28-03-01, 10:00 (23.0 112.4); 28-03-01, 14:30 (47.2 193.6); 27-09-01, 19:00 (3.9 265.3).

Cálculo de la intensidad lumínica de la planta durante la simulación.

La intensidad lumínica de la planta en cada instante de la simulación es un punto central para modelar el crecimiento. Tal como se definió en materiales y métodos, la luz que incide sobre el renoval es el resultado de la posición que ocupa su copa en relación al perfil lumínico, y por ello las tasas de crecimiento anual en altura del ápice y de la mortalidad de las ramas inferiores de la copa definirán como cambia la intensidad lumínica en el tiempo, siempre que no ocurran cambios en el perfil de luz del arbustal. En la Figura nro 4.9 se muestra de que forma se incorporó este concepto en el modelo, este constituye una de las retroalimentaciones más importantes, ya que la velocidad a la que ocurre este proceso del desplazamiento vertical de la copa es a su vez influida por la intensidad lumínica.

El incremento anual en altura del ápice demostró estar correlacionado con la intensidad lumínica, siendo mayor la correspondencia con la luz a la altura del ápice ($r=0,86$), que a la mitad de la copa ($r=0,79$). Esta correlación no sería lineal para todo el rango de fracción de LFA, ya que la correlación lineal sería tan solo para un rango de intensidad de luz. Por ello para representar la relación incremento en altura – intensidad lumínica, se ajustó una ecuación lineal a los datos comprendidos entre 0,0 y 0,5 de fracc de LFA, mientras que para el rango entre 0,5 y 1,0 de fracc de LFA se estableció un

valor constante calculado como el promedio de los incrementos de las plantas, cuyos ápices estaban por encima de 0,5 de fracc de LFA, ver ecuaciones Nro 4.19 y 4.20 y Figura Nro 4.10.

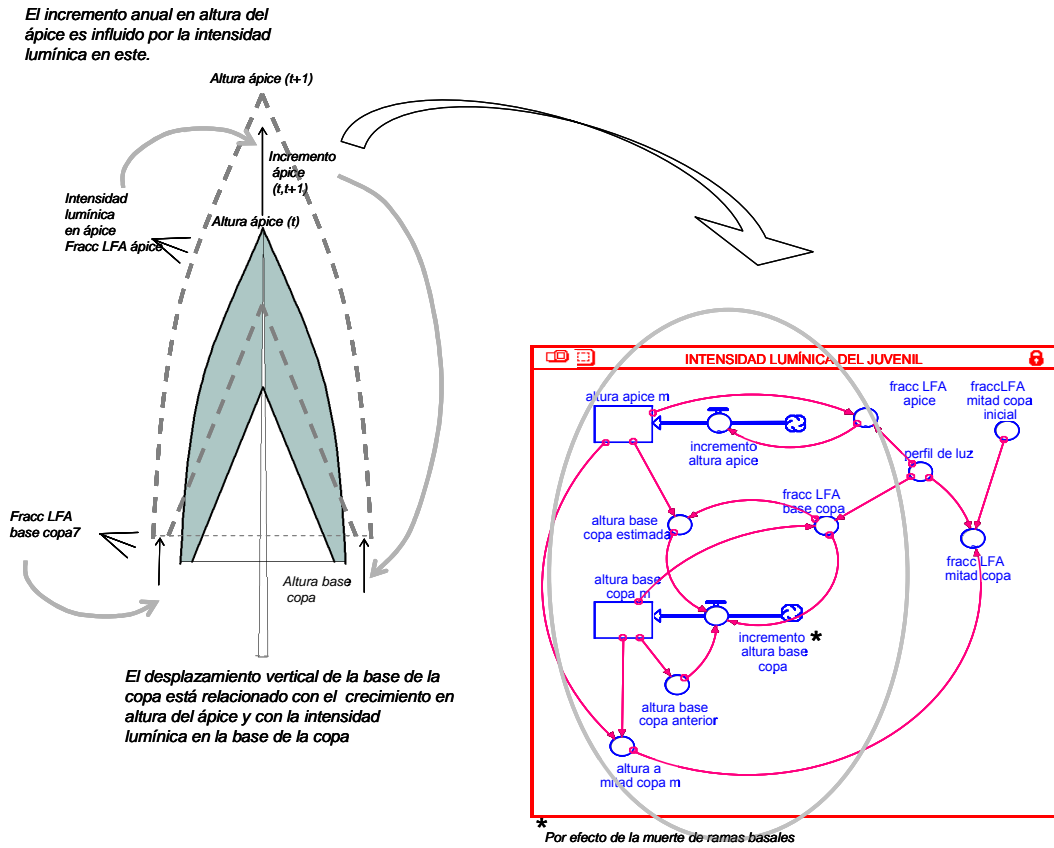


Figura Nro 4.9 Representación de la relación entre el desplazamiento vertical de la copa de un árbol juvenil y su intensidad lumínica.

Nota Figura Nro 4.9: Se muestra además de que forma este concepto esta incorporado en el modelo con lenguaje de Stella.

La relación entre el incremento anual en altura y la intensidad lumínica se expresó a través de las ecuaciones Nro 4.19 y 4.20:

Si $fracc\ LFA\ apice \leq 0,5$ entonces: (ver Figura nro 4.10)

$$incr\ altura\ apice\ [cm] = 0,66 \times fracc\ LFA\ apice \quad [4.19]$$

Si $fracc\ LFA\ apice > 0,5$ entonces:

$$incr\ altura\ apice\ [cm] = 0,31 \quad [4.20]$$

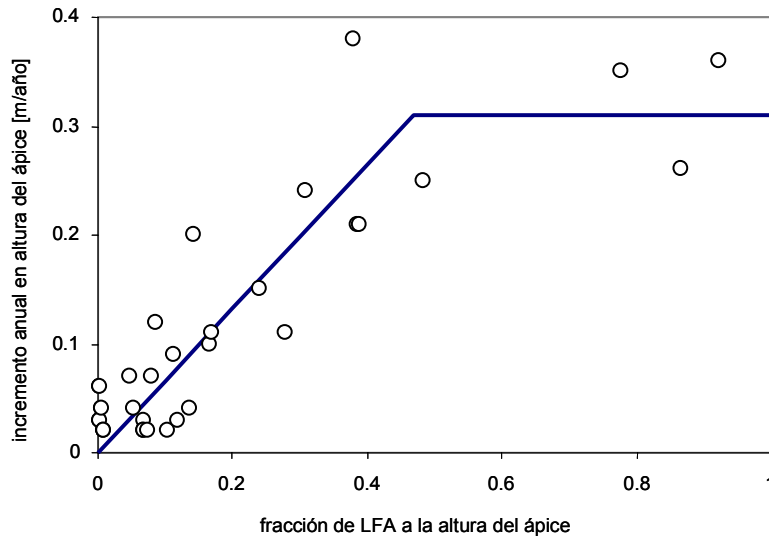


Figura Nro 4.10. Relación entre Incremento anual en altura y la intensidad lumínica en el ápice.

Nota Figura Nro 4.10: Se muestran las rectas correspondientes a las ecuaciones 4.19 (0 a 0,5 de fracc de LFA), 4.20 (fracc de LFA > 0,5) y los datos observados.

Para la estimación de la altura de la base de la copa, las variables que se correlacionaron con esta fueron la altura del ápice ($r=0,91$), la intensidad lumínica del ápice ($r=0,85$), la intensidad lumínica a la mitad de la copa ($r=0,82$), y la intensidad lumínica en la base de la copa ($r=0,64$). Con estas variables se procedió a ajustar una ecuación lineal empleando el procedimiento “stepwise” para determinar cuales de todas estas debían incluirse en el modelo. De este análisis surgió que la altura de la planta y la intensidad lumínica de la base de la copa serían variables significativas ($P<0,05$), quedando esta relación expresada de acuerdo a la ecuación Nro. 4.21. Los rangos de uso de esta ecuación son coincidentes con los expresados para la ecuación Nro 4.6, con valores de *fracc LFA base copa*, de entre 0,05 y 0,9.

$$altura\ base\ copa[m] = 0,346 \times altura\ apice[m] + 0,84 \times fracc\ LFA\ base\ copa$$

$$r^2: 0,85.$$

$$[4.21]$$

La ecuación Nro. 4.21 permite predecir como se desplaza verticalmente la altura de la base de la copa en función de la intensidad lumínica en este punto y de la altura del ápice (Figura Nro 4.9). Sin embargo, no predice adecuadamente el comportamiento

de la base de la copa cuando esta se encuentra próxima al borde superior del arbustal (*fracc de LFA base copa* próximo a 1,0). Bajo estas circunstancias la ecuación 4.21 predice que la base de la copa debería seguir ascendiendo cuando en realidad esto no sucede, ya que en estos niveles de luz no se produce la muerte de hojas de la base de la copa. Para eliminar esta inconsistencia se introdujo una restricción en el modelo que expresa que si la intensidad lumínica de la base de la copa es superior a 0,9 de *fracc de LFA*, entonces la altura de la base de la copa no varía, independientemente del valor del incremento anual en altura del ápice. Esto restringe la aplicación de la ecuación Nro. 4.21 al rango de intensidades lumínicas en la base de la copa por debajo de 0,9 de *fracc LFA* (ver anexo 7 de este capítulo, *altura_base_copa_m(t)*). La elección del valor de 0,9 de *fracc de LFA* se basó en observaciones visuales, y no se disponen de datos para confirmarlo.

4.3.2 *Dinámica foliar.*

En el componente de dinámica foliar el modelo estima el peso de hojas que tiene un renoval a intervalos de un año. Esto se realiza en función de dos variables: una que es el tamaño de copa (volumen neto de copa), que es un valor que debe proveerse al modelo al inicio de la simulación, y la otra variable es la densidad de hojas que depende de la intensidad lumínica incidente sobre el renoval.

En el primer caso la actualización anual del tamaño de la copa (volumen neto) lo calcula como la diferencia entre el volumen bruto y el volumen no foliado, y para ello estima cual es el incremento de ambos componentes. Finalmente el peso de hojas es el producto entre el volumen neto de copa y la densidad de hojas. Este proceso se ejemplifica en la (Figura Nro 4.11).

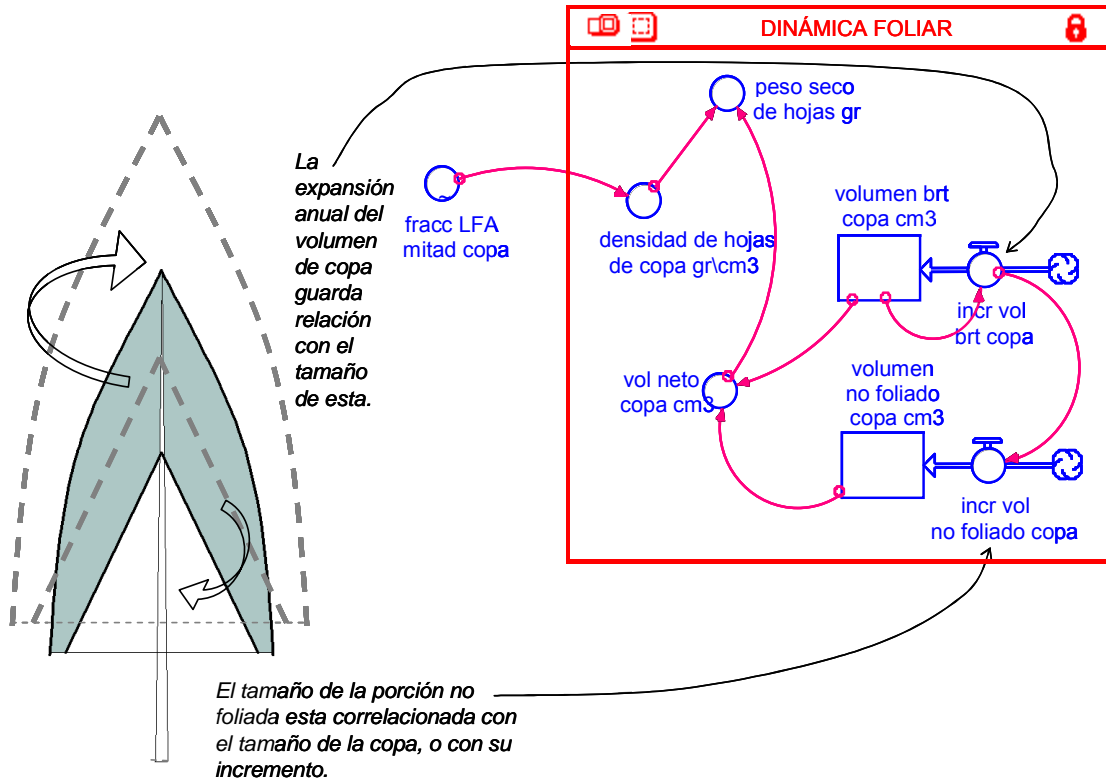


Figura Nro 4.11. Representación de las relaciones del componente Dinámica foliar.
 Nota Figura Nro 4.11: El volumen neto de la copa es la resultante de la diferencia entre el volumen bruto de la copa y la porción no foliada de la misma. Anualmente ambos valores crecen en función del propio tamaño de la copa. La densidad de hojas depende de la intensidad luminica incidente a la mitad de la copa. El peso de hojas es el producto de ambas variables.

A continuación se desarrollan los resultados obtenidos para cada elemento del componente de la dinámica foliar.

Incremento anual del volumen bruto de la copa

Como se describió en la sección de materiales y métodos de este capítulo, se ajustaron los parámetros de la ecuación Nro 4.9 con una parte de los datos disponibles, mientras que los restantes se emplearon para realizar su validación. Esta prueba mostró que la comparación de los incrementos en volumen observados no fueron significativamente diferentes de aquellos estimados (test de t de muestras pareadas $P=0,09$, $n=11$). Por lo tanto se agruparon los datos y se procedió a ajustar los parámetros definitivos. La ecuación para estimar el crecimiento del volumen bruto de la copa se expresó de acuerdo a la ecuación Nro. 4.22 (ver Figura Nro 4.12) que muestra una tendencia lineal entre ambas variables.

$$incr_anual_vol_brt_copa = 0,24 \times vol_brt_copa \quad r^2: 0,85$$

[4.22]

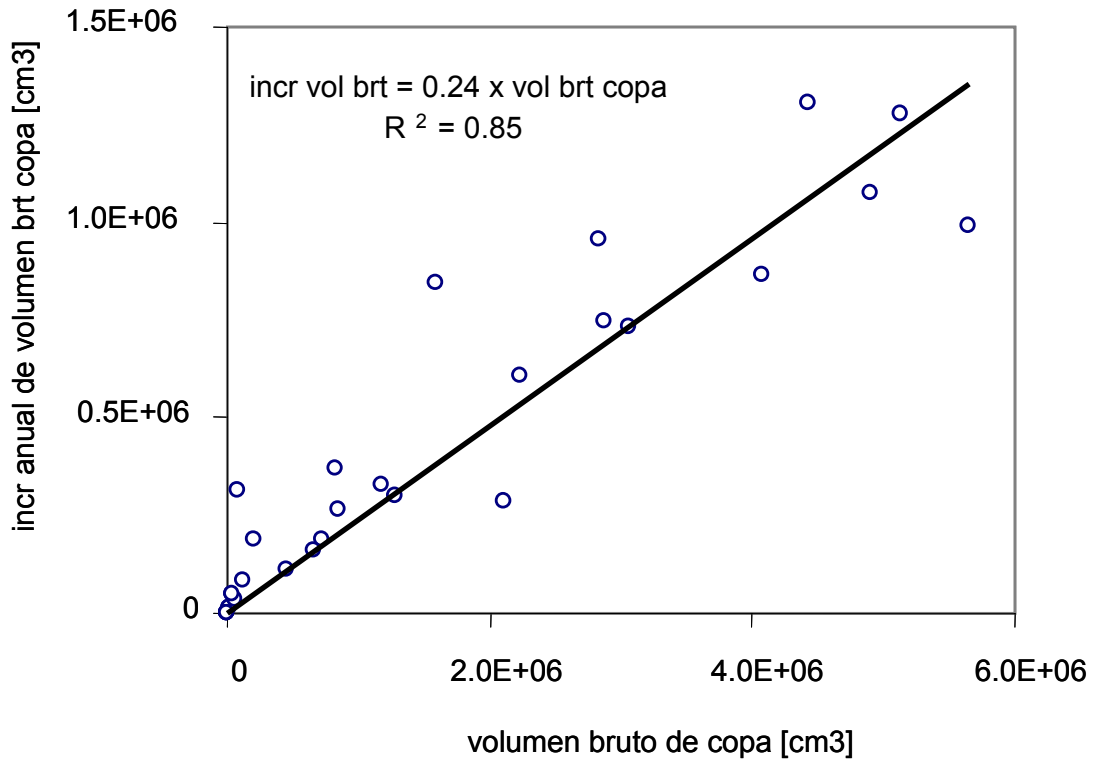


Figura Nro 4.12. Relación entre el incremento anual en volumen bruto de copa y el volumen bruto de copa al inicio del período anual de crecimiento.

Estimación del volumen de copa no foliado.

El tamaño de la porción no foliada de la copa de los renovales estuvo correlacionado con el volumen bruto de las mismas. En el ajuste preliminar los valores estimados mediante la ecuación Nro. 4.11 no mostraron diferencias estadísticamente significativas ($P=0,46$; $n=25$) con aquellos observados y por ello se ajustó una única expresión. Luego se procedió a reordenar matemáticamente esta ecuación tal como se describe en la ecuación Nro 4.13, resultando en la ecuación Nro 4.23, que es la que finalmente se incorporó al modelo:

Y la función de estimación del incremento en volumen no foliado como:

$$incr\ vol\ no\ foliado = 0,125 \times incr\ vol\ brt\ copa \quad [4.23]$$

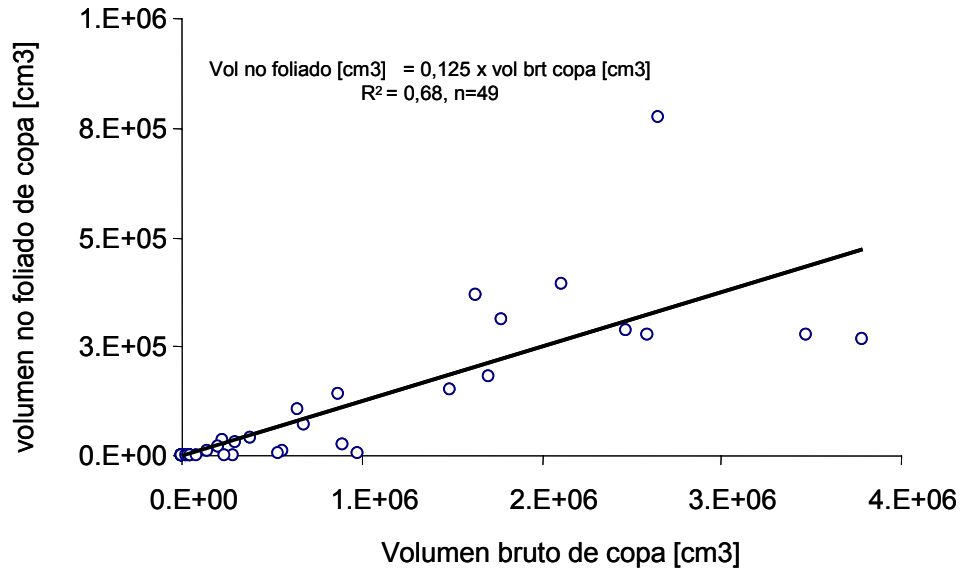


Figura Nro 4.13. Relación entre el volumen no foliado de copa y el volumen bruto de copa.

Densidad de la copa en relación la intensidad lumínica

Como se mencionó en el capítulo Nro 2, la densidad de hojas de la copa esta influenciada por la intensidad lumínica que incide sobre la planta (Figura nro. 4.14). Esta relación mostró un comportamiento similar tanto en los renovales que crecían en condiciones naturales, como en los plantines con media sombra artificial (ver Figura Nro 2.7). Para la condición soleada se observó una discrepancia en la densidad de hojas entre renovales y plantines (Figura Nro 4.14), aunque no fue significativamente diferente ($n=20$, $\alpha=0,05$, $P=0,13$). Por ello se decidió adoptar la utilización de la relación establecida para los plantines. En la Figura Nro 4.15 se muestra la densidad de hojas de la copa en plantines del experimento 1 y renovales del experimento 2.

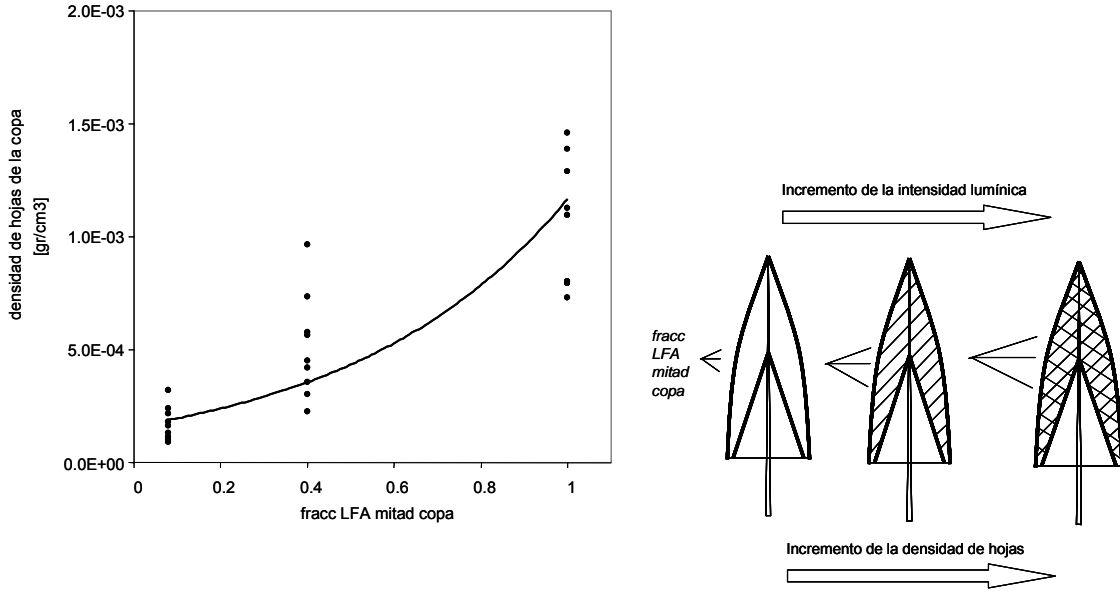


Figura Nro 4.14. Densidad de hojas de la copa en función de la intensidad lumínica a la mitad de la copa, en plantines de *A. chilensis*.

$$\text{Densidad Hojas} \left[\frac{\text{gr}}{\text{cm}^3} \right] = 0,0002 \times e^{(1.9786 \times \text{fracc_LFA_mitad_copa})}$$

$$R^2=0.755 \quad n= 26 \quad [4.24]$$

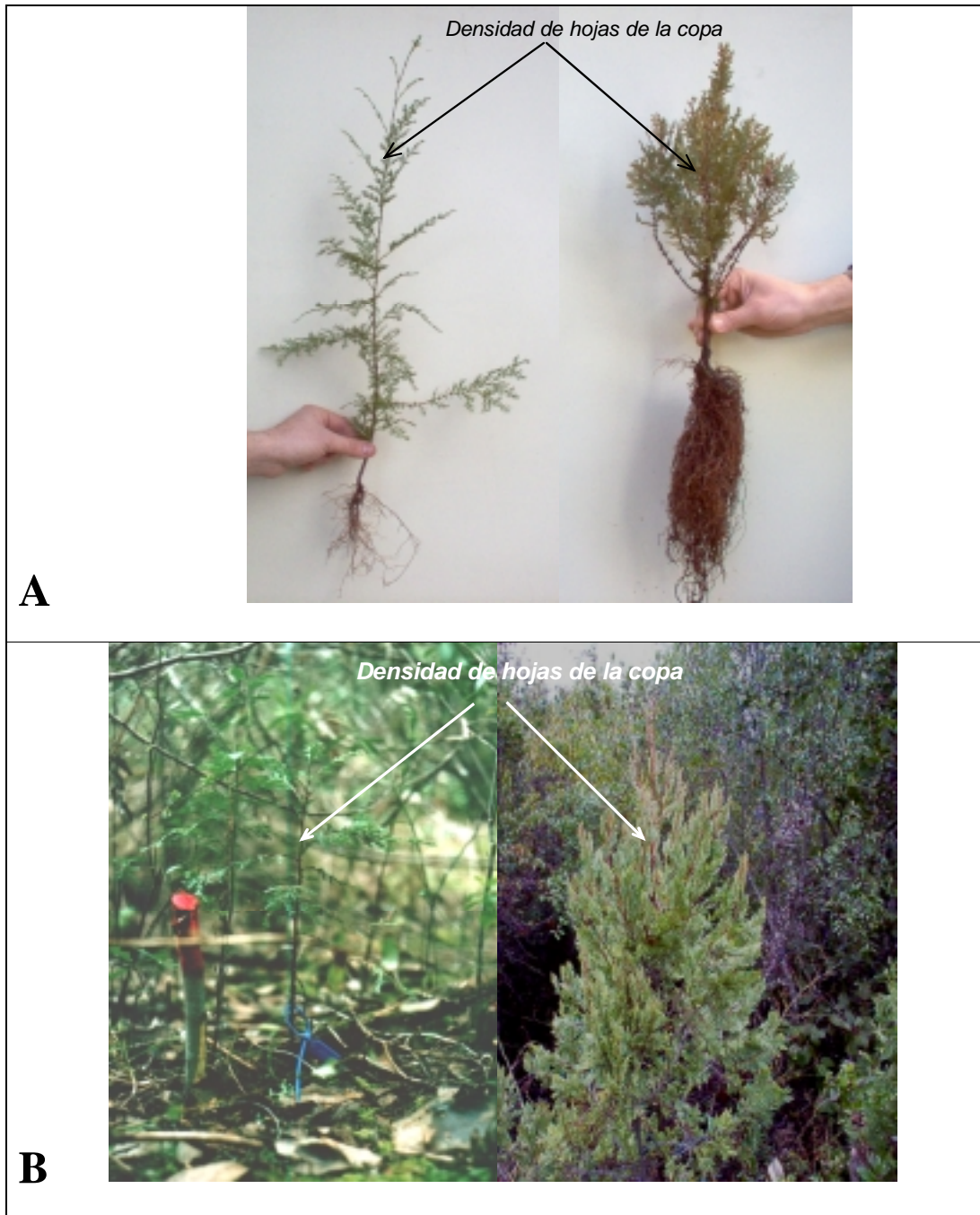


Figura Nro 4.15. Fotografías de plantines (A) y renovales (B) aclimatados a la sombra y a pleno sol donde se resalta la densidad de hojas de sus copas

4.3.3 Crecimiento del tallo

En el modulo *Crecimiento del tallo*, el modelo estima el crecimiento en volumen del tallo utilizando la relación que mantiene este con el peso de hojas (Figura Nro 4.16). Los sucesivos incrementos anuales del tallo son acumulados obteniéndose así el

volumen del tallo para cada instante de la simulación, esta variable se utilizó en la prueba e implementación del modelo para evaluar su comportamiento.

Para expresar la relación entre estas variables se ajustaron los parámetros de la ecuación Nro 4.1, resultando en la ecuación Nro 4.25. Esta ecuación muestra que hay una relación directa entre la cuantificación de la masa de hojas del renoval y el crecimiento anual de su tallo ($r^2 = 0,90$ $n=49$, Figura Nro 4.17). Sin embargo cuando se graficaron los residuos porcentuales de la estimación del crecimiento en función del peso de hojas (Figura Nro. 4.18) se comprobó que la magnitud de los errores en la predicción fueron mayores en las plantas mas pequeñas (<200 gr de hojas) con un error porcentual promedio de 36% del incremento del tallo. Mientras que el error se redujo fuertemente en las plantas de mayor tamaño, con un error promedio porcentual de 5%.

$$\text{incremento anual volumen tallo [mm}^3\text{]} = 419 \times \text{peso hojas [gr]} + 1063 \quad [4.25]$$

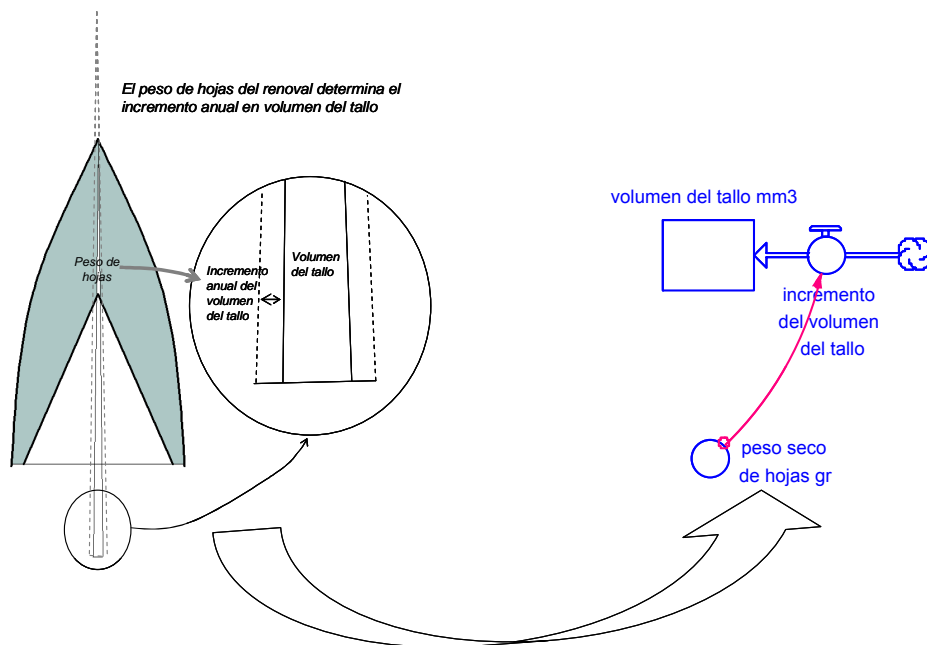


Figura Nro 4.16. Relación entre el peso de hojas y el crecimiento del tallo explicado sobre el esquema del renoval.

Nota Figura Nro 4.16: Se presenta además los componentes del modelo Stella donde se incluyó esta relación.

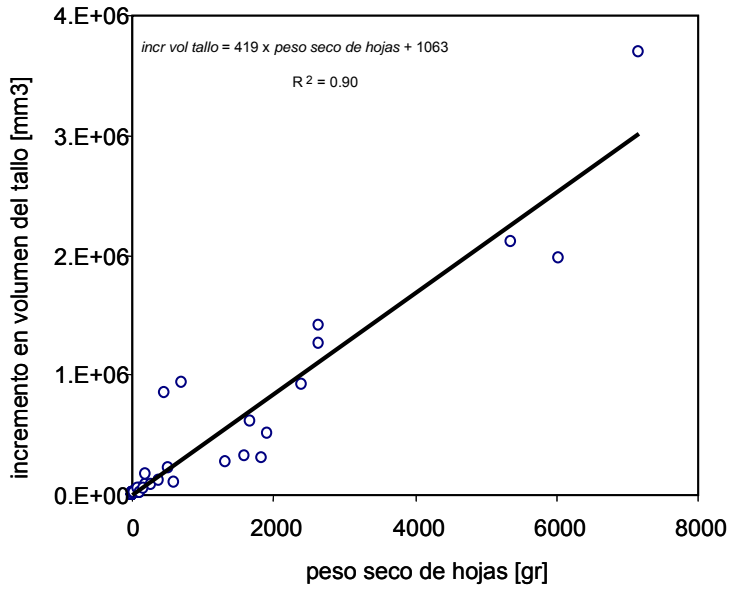


Figura Nro 4.17.
 Relación entre el
 incremento del
 volumen del tallo y
 el peso de hojas de
 un renovación. n=49

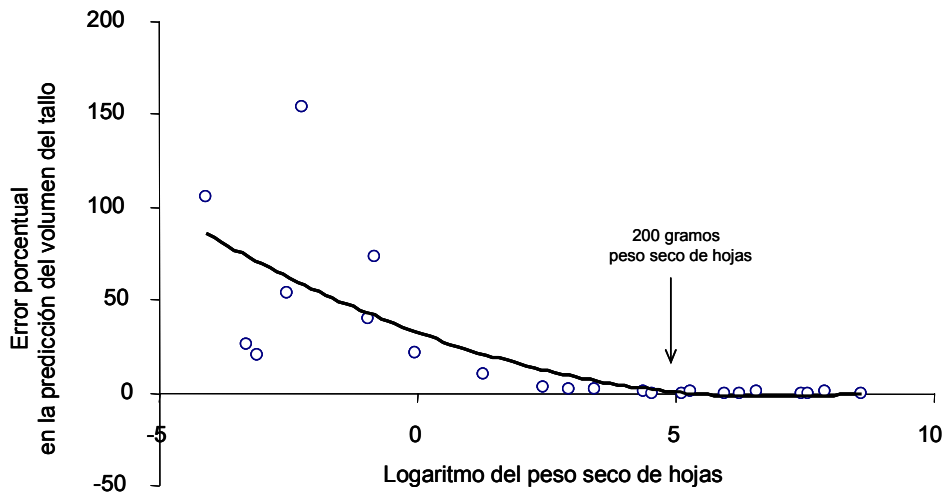


Figura Nro
 4.18.
 Distribución
 de los errores
 porcentuales
 de predicción
 del incremento
 en volumen
 del tallo. n=23

4.3.4 Prueba del modelo.

Dinámica del crecimiento de la planta en relación al perfil lumínico.

En la Figura Nro 4.19 se muestra la salida o resultado del modelo cuando dos renovales de idéntico tamaño y condiciones de sus copas al inicio de la simulación, crecen en condiciones marcadamente diferentes de intensidad lumínica. En el arbustal más bajo (57% > intensidad lumínica que en arbustal de 5m, tabla nro 4.1) al finalizar la simulación alcanzó una mayor altura (Figura 4.19 A), y acumuló 63% mas peso de hojas (Figura 4.19 B, línea continua con círculo negro) que aquel que lo hizo en el arbustal de 5m de altura (Figura Nro 4.19 B línea rayada con círculos vacíos). Esta diferencia en la masa de hojas acumulada se reflejó en un mayor volumen del tallo, siendo un 54% más grande (Figura nro 4.19 B, línea continua).

A través de estas dos simulaciones se observa que la intensidad lumínica, inducida por la estructura del arbustal puede tener un fuerte efecto sobre el desarrollo de las plantas de *A. chilensis*. Sin embargo las diferencias en las dimensiones de las copas en estos dos casos no fueron de la misma magnitud que las del tallo o la masa de hojas. Por ejemplo la longitud de la copa del renoval que se encontraba en el arbustal de 3 m de altura fue tan solo un 9% mayor que el que se encontraba en el arbustal de 5m. A pesar de esta diferencia en la longitud de copa el modelo genera que los volúmenes de copa sean exactamente iguales en ambas situaciones. Esta diferencia entre la longitud de copa y su volumen se debe a que en el modelo estas no están vinculadas entre sí y su estimación depende de distintas variables. Por una parte la longitud de copa es la diferencia entre la altura del ápice y de la base de la copa, que a su vez se calculan con las ecuaciones 4.19, 4.20 y 4.21, mientras que el crecimiento de la copa depende de su propio tamaño y se estima con las ecuaciones nro. 4.22 y 4.23.

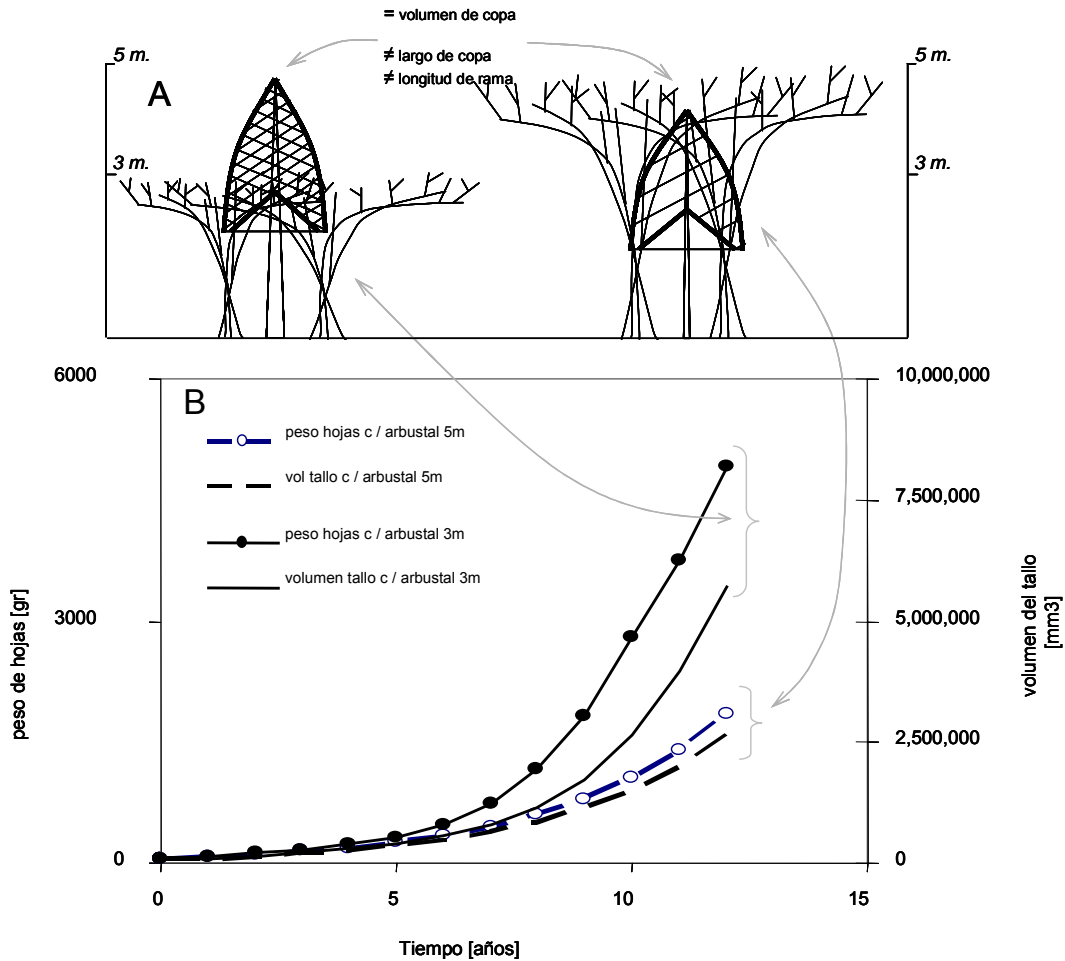


Figura Nro 4.19. Efecto la estructura del arbustal sobre el desarrollo de un renewal.
 Nota Figura Nro 4.19 Gráfico A: Esquema de los renewales, dibujados a escala al finalizar la simulación. Gráfico B. Evolución del peso de hojas y del volumen del tallo para ambas situaciones. En línea continua se representa el efecto del arbustal de 3 metros de altura, mientras que en línea de rayas el del arbustal de 5 metros de altura. Las flechas grises muestran la correspondencia entre el esquema de los renewales y las curvas de crecimiento. Los valores de los perfiles de luz utilizados corresponden a los de la tabla nro 4.1. Es necesario resaltar que en el dibujo A los renewales presentan diferencias en el tamaño de sus tallos y el nivel de entramado de las líneas dentro de las copas refleja las diferencias en la densidad de hojas. En ambos casos los volúmenes de copa son iguales pero presentan diferencias en el largo de su copa y por ello en la longitud de sus ramas.

Esto tiene implicancias en la forma de la copa o más precisamente sobre la longitud de las ramas. Como el largo de copa es distinto, pero el volumen bruto es igual entonces para que los resultados del modelo sean coherentes entre sí debería existir una compensación dada por la longitud de las ramas. Es decir que si el renewal del arbustal de 3 m tiene una mayor longitud de copa entonces la longitud de sus ramas deberían ser levemente menor que aquellas del renewal que crece en el arbustal de 5 m de altura (Figura Nro 4.19, Dibujo A). Una descripción en tal sentido realizó Grosfeld (2002)

para *A. chilensis* mencionando que las plantas en condiciones sombreadas mantienen una relación longitud del tallo/longitud de ramas distales menor a las observada en plantas que crecieron en condiciones más soleadas. El modelo representa este comportamiento indirectamente, dado que no incluye explícitamente el modelado del crecimiento de las ramas del renoval.

Análisis de sensibilidad de la respuesta en crecimiento de los juveniles a cambios en los parámetros.

El objetivo de esta sección fue estudiar aquellas relaciones del sistema que presentaban cierto grado de incertidumbre en cuanto a su determinación, y por ello podían afectar los resultados del modelo. Para esto se procedió a introducir variaciones en los valores de los parámetros ajustados y se evaluó el efecto que tenían estos sobre el comportamiento del modelo. Como se explicó en materiales y métodos de este capítulo se sensibilizó el modelo a una variación de la relación incremento anual en altura - intensidad lumínica (ecuación Nro 4.19 y 4.20), en la relación que estima la altura de la base de la copa (ecuación Nro 4.21) el incremento anual del volumen bruto en función de su propio tamaño (ecuación Nro 4.23) y la densidad de hojas de la copa vs. La intensidad lumínica, todas ellas muy relacionadas con la simulación dinámica foliar. Estas ecuaciones tienen importancia en el modelo ya que determinan como cambia la intensidad lumínica del renoval y en parte como crece la masa de hojas. En el primer caso se pudo observar que una variación de $\pm 10\%$ de la pendiente de la ecuación Nro 4.19 y de la constante de la ecuación Nro 4.20 tuvo un efecto de $\pm 6\%$ sobre el volumen del tallo al año número 15 de la simulación. Por otra parte la sensibilización de la relación que estima la altura de la base de la copa (ecuación Nro 4.21) a una variación de $\pm 10\%$ en el valor de ambos coeficientes resultó en que esta puede afectar la productividad del tallo en un orden de $\pm 4\%$. En cuanto al impacto que tuvo la sensibilización del valor de la pendiente de la ecuación Nro 4.23, que estima el incremento del tamaño de la copa (volumen bruto), este fue de $\pm 20\%$ sobre el tamaño del tallo. Por otra parte la sensibilización de los coeficientes de la ecuación Nro 4.24 mostró que una variación del 10% en el parámetro *a* incide en $\pm 10\%$ en el volumen del tallo, mientras que la misma variación pero sobre el parámetro *b* produce una variación de $\pm 17\%$ en promedio. En definitiva en orden decreciente de importancia del efecto de la sensibilización sobre el tallo de la planta fue: en primer lugar el crecimiento del

volumen de la copa, luego la densidad de hojas y por último las relaciones de altura del ápice y de la base de la copa.

4.3.5 *Implementación del modelo*

Las situaciones de arbustales simuladas produjeron intensidades lumínicas marcadamente distintas para las plantas durante la simulación (Figura nro 4.20), y esto tuvo un fuerte impacto en el crecimiento de los renovales de *A. chilensis* (Figura Nro 4.21).

La simulación de desarbustado parcial dio como resultado un renoval de mayor tamaño en relación al testigo, mientras que cuando se representó el crecimiento de los arbustos con una disminución de la intensidad lumínica por el contrario el renoval fue de menor tamaño (Tabla Nro 4.3).

Al culminar la simulación las diferencias con el testigo en el volumen del tallo fueron de 102% y -21% para la planta desarbustada y con crecimiento de arbustos respectivamente (Tabla Nro 4.3). Como ya se explicó en la sección *Prueba del modelo*, los volúmenes de copa son iguales independientemente de las condiciones de crecimiento, sin embargo la densidad de hojas de la copa y por ello también la masa de hojas fue distinta con 112% y -45% en relación al testigo respectivamente. Esto último produjo que el incremento anual en volumen del último año de simulación haya sido de 126% y -37% de diferencia con el testigo. La conformación de la copa también mostró diferencias, donde la planta desarbustada tuvo una longitud de copa 6% mayor que el testigo, mientras que en la planta donde crecieron los arbustos fue 23% más corta. La planta desarbustada emergió rápidamente del arbustal alcanzando una altura de 5,4 m mientras que en el caso donde los arbustos crecieron el renoval solo llegó a medir 3,8 m.

En relación a los resultados de la tabla 4.3 cabe preguntarse por que la densidad de hojas de la copa fue más sensible que la altura a la mitad de la copa. Esto es importante ya que existe una estrecha relación entre ambas, ya que la intensidad lumínica en este punto se utiliza para estimar densidad de hojas y a su vez esta para calcular la masa de hojas de la planta.

Tabla Nro 4.3. Diferencias entre la situación de desarbustado parcial y crecimiento de arbustos en relación al testigo, para el último año de simulación.

Variable del modelo	Diferencia porcentual respecto al testigo.		Valores absolutos calculados por el modelo.	
	Desarbustado Parcial	Crecimiento de arbustos	Desarbustado Parcial	Crecimiento de arbustos
Volumen tallo [mm ³]	102%	-21%	9.280.000	3.650.000
Volumen neto copa [cm ³]	0%	0%	6.620.000	6.620.000
Peso seco de hojas [gr]	112%	-45%	7800	2000
Densidad de hojas de la copa [gr/cm ³]	112%	-45%	11,8E-4	3,0E-04
Intensidad lumínica (fracc de LFA)	73%	-57%	0,97	0,24
Altura mitad de la copa	6%	-25%	3,70	2,60
Incremento volumen tallo [mm ³]	126%	-37%	2.530.000	700.000
Altura del ápice	6%	-24%	5,4 m	3,8 m
Altura base de la copa	7%	-26%	2,0 m	1,4 m
Longitud de copa	6%	-23%	1,60 m	0,60 m

Este comportamiento del modelo se debe a como se encuentra representado por un lado el desplazamiento vertical de la copa y por otro la densidad de hojas en relación con la intensidad lumínica. Por ejemplo el incremento anual en altura es relativamente sensible a la intensidad lumínica cuando la fracc de LFA es menor a 0,5, siendo indiferente por encima de este valor. Por el contrario la densidad de hojas de la copa es sensible a todo el rango de intensidad lumínica.

Por ejemplo la intensidad intensidad lumínica en el ápice fue de 0,97 fracc de LFA para la situación desarbustada y de 0,56 fracción de LFA para la testigo. Para ambas condiciones de iluminación, de acuerdo a las ecuaciones nro 4.20, el crecimiento anual en altura es de 0,31 cm de crecimiento del ápice por año, es decir que las diferencias en altura del ápice y de la base de la copa, y por ello de la altura a la mitad de la copa, son pequeñas (6% tabla nro 4.3). Mientras que por el contrario la densidad de hojas de la copa, de acuerdo a la ecuación Nro 4.24, presentó valores de 11,8E-4 gr/cm³ y 5,6E-4 gr/cm³ (diferencia de 112%, Tabla nro 4.2) para la situación desarbustada y testigo respectivamente. Esto muestra que si bien muchas de las

relaciones matemáticas incluídas en el modelo son lineales, la interacción entre los distintos componentes no siempre muestran una respuesta del mismo tipo.

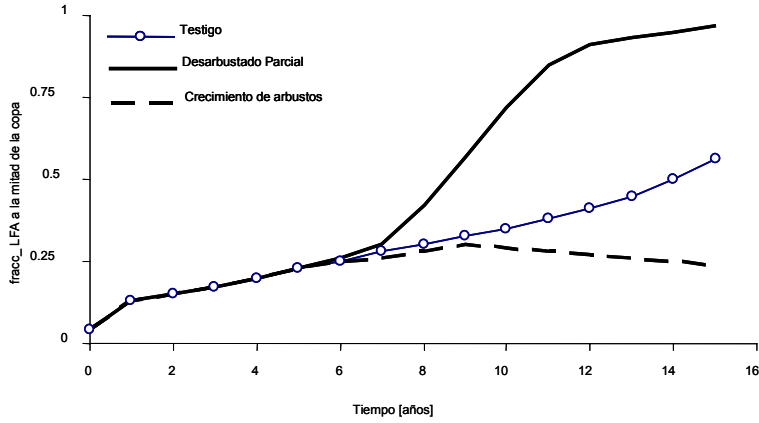


Figura Nro 4.20. Condiciones de intensidad lumínica simulado en la implementación del modelo, correspondientes a la situación testigo, desarbustado parcial y de crecimiento de los arbustos.

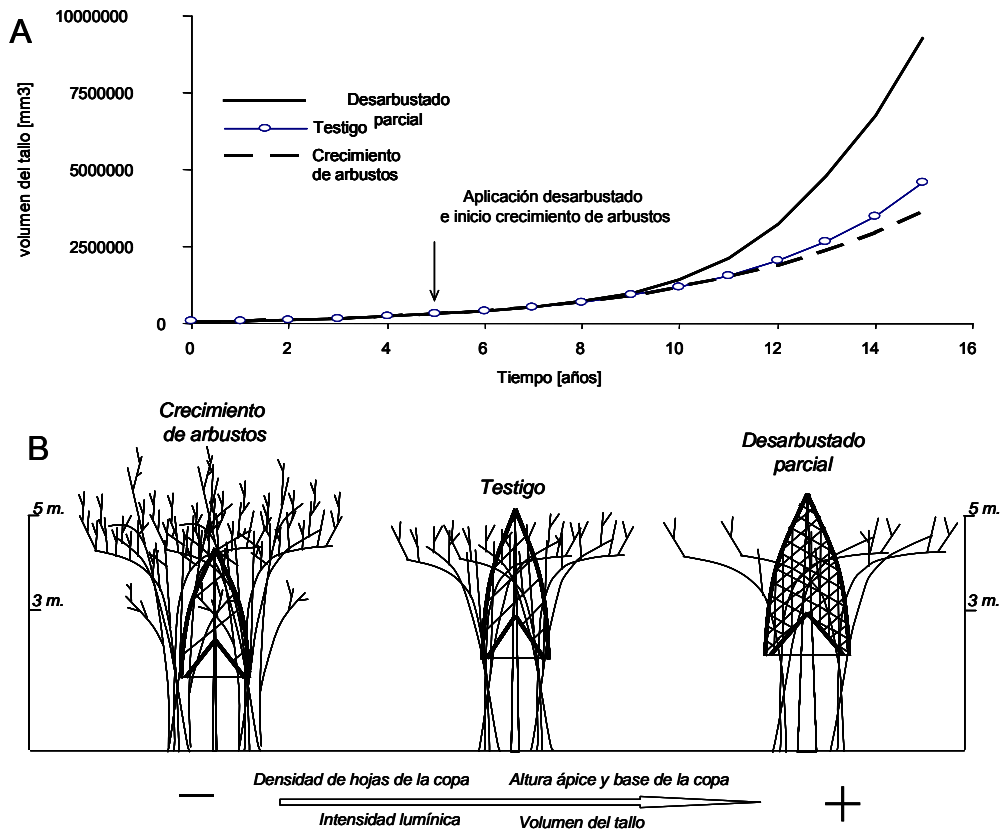


Figura Nro 4.21. Resultados de la etapa de implementación del modelo.

Nota Figura Nro 4.21: Gráfico A: Evolución del volumen del tallo para la situación testigo, desarbustado parcial y de crecimiento de los arbustos. Gráfico B: Esquema de los renovales de *A. chilensis* para estas

tres situaciones mostrando a escala los resultados cuantitativos del modelo. En la parte inferior del gráfico B se muestra la tendencia de la densidad de hojas, intensidad lumínica, altura del ápice, altura de la base de la copa y del volumen del tallo para las tres condiciones de crecimiento simuladas.

4.3.6 Evaluación del efecto de la forma de la copa sobre la estimación del crecimiento.

En esta sección se analizó que sucedería con la ecuación Nro 4.25 si se considerará que los renovales tienen una forma de copa distinta a la aquí descrita. Para esto se recalcularon los pesos de hojas de todas las plantas pero considerando que la forma de la copa de *A. chilensis* es cónica en lugar de la descrita en la sección 4.8.

En la Figura Nro 4.22 se observa la relación que hay entre el peso de hojas y el crecimiento anual del tallo según el modelo aquí presentado (recta A, ecuación Nro 4.25), y aquella si se considerará que la copa de los renovales tiene forma cónica (recta B, forma cónica). En ambos casos los incrementos del tallo son idénticos (ya que son los mismos datos), pero la modificación de la forma de la copa produce un cambio en la estimación del peso de hojas y por lo tanto del valor de la pendiente de la recta. La forma cónica da como resultado volúmenes de copa más pequeños que el utilizado en el modelo, y por ello también es menor el peso de hojas de cada planta. En ambos casos la intensidades lumínicas también son idénticas y por lo ello también la densidad de hojas de sus copas.

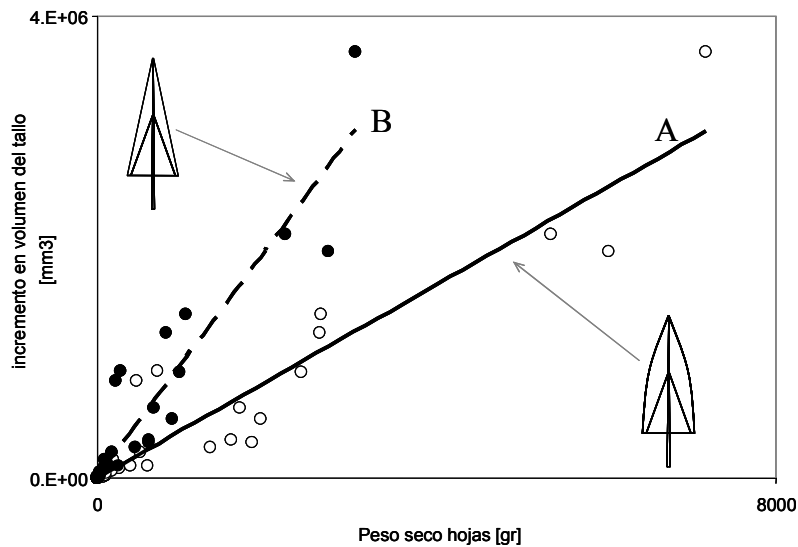


Figura Nro. 4.22 Efecto de la forma de la copa sobre la estimación del incremento anual del volumen del tallo.

Nota Figura Nro 4.22: Los círculos vacíos corresponden a los pesos de hojas estimados utilizando la forma de copa del anexo 4.8. Los círculos llenos son los mismos datos pero utilizando la forma cónica para calcular el peso de hojas. La recta A (línea continua) es la relación utilizada en el modelo, mientras que la recta B (línea rallada) es la ecuación lineal ajustada empleando un cono para describir la forma de la copa. Nota: la utilización de la forma cónica es a los fines ilustrativos y no implica que las plantas presenten esta configuración de la relación longitud tallo/ramas distales.

4.3.7 Efecto del método de determinación del peso de hojas (estimado por modelo u observado) sobre el crecimiento.

Aquí se evaluó el efecto que tenía la forma de establecer el peso de hojas de las plantas sobre la relación que estima el crecimiento del tallo (ecuación Nro 4.25) Para ejemplificar esto se seleccionaron 8 plantas que no fueron empleadas en el modelo. En estas plantas se midió el incremento anual en volumen del tallo, el peso de hojas observado y se realizó una estimación del peso de hojas utilizando el modelo. Luego se ajustó la ecuación lineal 4.1 y se analizaron los cambios en los parámetros ajustados.

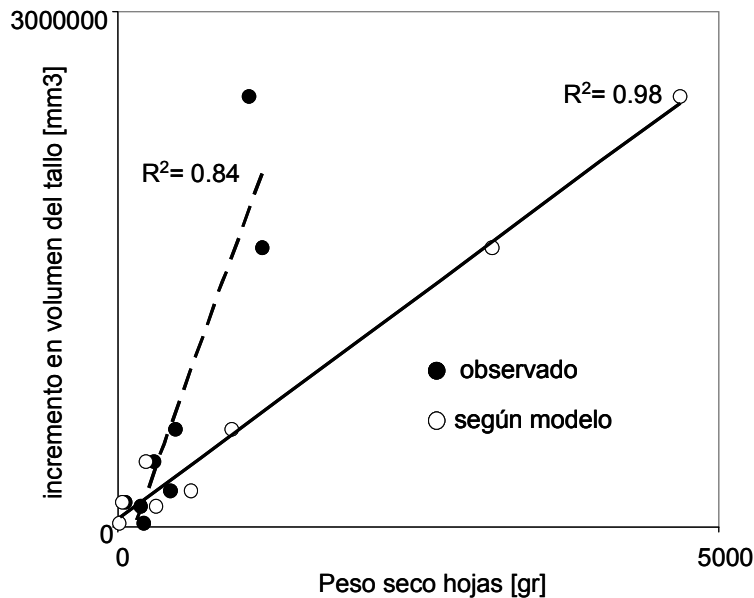


Figura Nro. 4.23. Comparación del peso de hojas observado y estimado como estimador del crecimiento de renuevos de *A. chilensis*.

Nota Figura Nro 4.23. los círculos vacíos son los valores de peso de hojas estimados, mientras que los llenos son el peso de hojas observado. Las rectas ajustadas son del tipo de la ecuación Nro 4.25. la recta con línea de rallas corresponde a la relación con el peso observado y la recta de línea continua con el peso estimado.

En Figura Nro 4.23 se presenta esta comparación y se puede observar que la forma de establecer el peso de hojas de un renoval puede afectar la estimación del crecimiento del tallo, sin embargo la correlación entre ambas formas de calcular el peso

de hojas y el crecimiento del tallo se mantiene., las diferencias de pendiente y ordenada son notables, y es recomendable que en futuras revisiones del modelo se mejore la forma de estimar el peso de hojas de los renovales.

4.4 Discusión

El modelo desarrollado pone de manifiesto los distintos aspectos del crecimiento de *A. chilensis* que están directamente influenciados por la intercepción de luz que realizan los arbustos, resultando en una interacción negativa durante una fase de desarrollo temprano de los renovales. El modelo refleja como la luz afecta la dinámica foliar de las plantas a través de retroalimentaciones que vinculan al perfil de luz del arbustal, la distribución vertical del follaje de los renuevos dentro del perfil y el crecimiento de su masa foliar. Estos son elementos claves para simular la emergencia de los árboles juveniles de entre los arbustos. A continuación se discuten los componentes del modelo y sus interacciones y se analizan los alcances que tiene el conocimiento generado para el manejo de la vegetación.

4.4.1 El crecimiento en altura y el desplazamiento vertical de la base de la copa.

El sombreado de los arbustos tuvo un efecto negativo sobre la altura de los renovales observándose una supresión del crecimiento del ápice en el rango entre 0,0 y 0,5 de fracción de LFA. Se han observado efectos similares sobre *A. chilensis*, por ejemplo Kitzberger *et al.* (2000) establecieron que la magnitud de la supresión del crecimiento en altura estaba relacionada con la especie del arbusto nodriza, y Grosfeld (2002) determinó para esta especie que la sombra reducía la longitud de sus entrenudos tanto de aquellos que estaban ubicados sobre el tallo principal como en los ejes de ramificación secundarios. Otros estudios han establecido umbrales de intensidad lumínica similares al aquí mencionado por debajo de los cuales se observan efectos de supresión del crecimiento en altura. Drever y Lertzman (2001) para *Pseudotsuga mensiezii* y *Thuja plicata* (Donn ex D. Don) y King (1997) para *Picea amabilis* reportaron que el crecimiento en altura aumenta hasta alcanzar un umbral de entre 40%-60% por ciento de la luz total, manteniéndose luego a un valor relativamente constante. Las relaciones que aquí se establecieron (ecuaciones 4.19 y 4.20) describen dicho

patrón. Este tipo de respuesta indicaría que la intensidad lumínica hasta un umbral del 50% de luz total puede ser un factor limitante para el crecimiento en altura. Al respecto existen modelos de asignación de C a los distintos órganos de la planta que pueden emplearse para explicar este efecto. Por ejemplo Lacoite (2000) en una comparación de modelos menciona que aquellos de tipo jerárquico asignan C utilizando prioridades establecidas por las demandas de los distintos órganos y funciones (por ej., Frutos > tallos/hojas/estructural > raíces > reservas). En esta clase de modelos el C (estructural y movilizable) es abastecido desde las hojas hacia aquellos sitios con mayor prioridad, luego una vez cubiertas las necesidades de estos órganos o funciones, si restan asimilados entonces estos son asignados a órganos o funciones de prioridad secundaria o terciaria, donde este orden de asignación puede variar de acuerdo al estadio de desarrollo de la planta. En el caso de *A. chilensis* cuando crece en condiciones de baja intensidad lumínica tiene una escasa producción de asimilados (Ver sección 2.3.2 *Diferencias fotosintéticas en plantines de sol y sombra*), y por ello son asignados con mayor prioridad a hojas y algo a componentes estructurales que soporten a estas y en menor medida a raíces (Ver sección 2.3.6 *Asignación de biomasa por componente*). En el caso que aquí se estudia se considera que cuando se produce un aumento en la producción de C por el incremento de la intensidad lumínica existiría un excedente que es posible asignar al crecimiento en altura del ápice. Por ejemplo en el caso de los renovales que fueron desarbustados abruptamente (ver capítulo Nro 3) estos detuvieron su crecimiento anual en altura, hasta por lo menos 3 o 4 años posteriores al desarbustado (datos no mostrados) momento en el cual comenzaron a crecer de acuerdo al patrón descrito por la ecuación Nro 4.20. Durante este lapso de tiempo estos renovales cambiaron la totalidad de las hojas de sombra por hojas aclimatadas al sol, y se especula que también podría haber existido una readecuación del sistema radical y por ello habría resultado en menor asignación de C al crecimiento apical. Esta afirmación se basa en la hipótesis de competencia interna de partición de carbohidratos entre órganos de una misma planta (Grossman y DeJong, 1994).

El efecto que tiene la intensidad de luz sobre el incremento en altura es importante para realizar recomendaciones silvícolas. El valor del umbral a partir del cual los arbustos no suprimen el crecimiento en altura constituye un indicador objetivo para el manejo, ya que en las plantas cuyos ápices se encuentran por encima del umbral de 50% de luz total no reportaran ningún beneficio, al menos sobre el crecimiento en altura y en cambio si lo harán aquellas que están por debajo de este valor.

En cuanto a la estimación del desplazamiento vertical de la base de la copa, otros autores han incorporado su predicción en modelos de crecimiento a través del concepto de cociente de copa. Este es el cociente entre la longitud de copa y la altura total del árbol, y ha sido relacionado con el área basal de un rodal e incluso con la competencia ejercida por otras plantas en rodales mixtos de coníferas (*Pinus / Picea*) (Vettenranta, 1999). Por ejemplo cuando crece la intensidad de la competencia el valor del cociente de copa disminuye o lo que es lo mismo las plantas presentan una menor longitud de copa. Esto se debe a que al aumentar la competencia decrece la intensidad lumínica sobre las ramas de la base de su copa, dando lugar a la muerte paulatina de estas. Por el contrario cuando se incrementa la intensidad lumínica este proceso puede ser revertido como en el caso de *Pinus taeda* L., (Baldwin *et al.*, 2000), o de *Pinus sylvestris* L. (Hynynen 1995) donde la aplicación de distintas intensidades de raleo retardó la mortalidad de las ramas inferiores.

La implementación del modelo aquí desarrollado reprodujo este comportamiento (Tabla Nro 4.3), cuando se simuló el crecimiento de los arbustos (disminución de la intensidad lumínica -57% respecto al testigo, incremento de la competencia), el renoval presentó una longitud de copa menor (0,60 m) que aquella obtenida cuando se introdujo una remoción parcial de los arbustos (1,6 m) (aumento de la intensidad lumínica +73% respecto al testigo, disminución de la competencia).

Este proceso da lugar a que el follaje se concentre en las partes más iluminadas de su tallo, ya que por un lado el ápice crece en altura mientras que en las partes más sombreadas las hojas mueren y caen (Figura Nro 4.9, Schoettle y Smith, 1991; Medhurst y Beadle, 2001). Esto puede representar una ventaja competitiva de algunas especies respecto de otras cuando crecen en ambientes con limitaciones lumínicas como es el caso de *Acer platanoides* (Niinemets 1996).

4.4.2 El peso y la densidad de hojas de la copa del renoval

El concepto de multiplicar el volumen neto de la copa por la densidad foliar y utilizar dicho valor para estimar el crecimiento de un árbol ha sido utilizado para otras especies pero con algunas variantes. Por ejemplo Mizoue y Masutani (2003) utilizaron el área de superficie de copa y un valor de la densidad de su copa como estimador del

crecimiento de *Chamaecyparis obtusa*, donde el valor de densidad de la copa era derivado del análisis de imágenes fotográficas tomadas a los renovales.

El peso de hojas del renewal demostró ser un indicador de fácil determinación para predecir su crecimiento y permitió relacionar la intensidad lumínica con el crecimiento del tallo (ecuación Nro 4.25, Figura Nro 4.17), sin embargo se observó que la relación ajustada presenta un sesgo cuando se utiliza para predecir el crecimiento de las plantas más pequeñas (<200gr de hojas, Figura Nro 4.18).

Esto podría estar relacionado con la representación de la forma de la copa (ver sección 4.3.6), ya que se empleó la misma forma relativa (Ver Anexo 4.8. *Determinación del perfil de copa de árboles juveniles de A. chilensis*), independientemente del tamaño o condición lumínica del renewal, y precisamente estos dos factores pueden influir sobre su forma. Al respecto, Grosfeld (2002) estableció que en *A. chilensis* existían diferencias en la relación longitud del tallo principal/ramas distales entre las plantas que crecían en condiciones sombreadas y aquellas que ya habían emergido de la canopia del arbustal.

Esta relación entre la forma de la copa y la intensidad lumínica ha sido reportada para otras especies de coníferas como *Pinus strobus* (O'Connell y Kelty 1994), donde aquellas plantas aclimatadas a la sombra presentaron un menor grado de control apical, una longitud de copa más corta y un ángulo de ramas más horizontal en relación a renovales de la misma especie aclimatadas a pleno sol.

Una descripción precisa de la forma de la copa es importante ya que afecta directamente el cálculo del volumen bruto de copa y por lo tanto la estimación del peso de hojas (Ver sección 2.7 *Anexo Metodología para el cálculo de volumen neto de copa*) Esto influye en último lugar sobre la estimación del crecimiento del tallo

De acuerdo al análisis presentado en la sección 4.3.6, es posible que el sesgo observado en la estimación del crecimiento de las plantas más pequeñas (Figura Nro 4.18) se deba a que la forma de la copa de estas no puede ser descripta adecuadamente con el mismo perfil de copa que plantas de mayor tamaño. La utilización de la forma cónica, en el análisis de la sección 4.3.6, no implica que la copa de las plantas más pequeñas sea tal, si no que solo se empleó con fines ilustrativos.

La estimación del peso de hojas como aquí se utilizó es una buena expresión de la capacidad fotosintética de las plantas, como se demuestra en la ecuación Nro 25 y la

Figura nro 4.17. Sin embargo no es necesariamente una buena estimación del peso de hojas que tiene un renoval (Figura Nro 4.23). Esto se debe a que la forma de establecer el volumen bruto de la copa tal como se describe en el anexo 2.7 es una simplificación, que si bien permite avanzar en la resolución del modelo esta lejos de ser una descripción precisa de la copa de las plantas aquí observadas. En todo caso el logro de esta metodología es unificar en una sola variable la posibilidad de expresar la capacidad de crecimiento de plantas con muy diferentes tamaños.

La utilización de la curva que relaciona la densidad de hojas con la luz puede ser otra fuente de variación en la estimación del peso de hojas. El modelo emplea la relación ajustada con datos de plantines del **experimento 1**, y si bien se observaron tendencias similares entre estos y los renovales del **experimento 2** existen grandes variaciones de esta variable entre una planta y otra. Existe una multiplicidad de factores que tienen efectos sobre el área foliar de las plantas. Por ejemplo, se sabe que la enfermedad que afecta a plantas de *A. chilensis* y que es conocida como Mal del Ciprés, puede reconocerse visualmente por el efecto defoliante que tiene sobre sus copas, que a su vez tiene consecuencias sobre su crecimiento (Calí, 1996). Esta enfermedad incluso ha dado lugar al desarrollo de una tipificación del grado de avance de la enfermedad, sobre un individuo, a través de la interpretación visual de la densidad de su follaje (Havrylenko *et al.*, 1989), aunque se desconoce si los renovales de este tamaño pueden ser afectados por esta enfermedad. Por otra parte existen otros factores adversos que puedan dar lugar a una disminución de la densidad foliar. Por ejemplo Snowdon (1997), menciona que *Eucalyptus maculata*, puede incrementar hasta 3,5 veces la caída de hojas por efecto de condiciones hídricas no favorables. En este sentido futuros estudios debieran enfocarse hacia la relación entre las condiciones hídricas a la que se ve sometido un renoval, su peso de hojas y el incremento anual, ya que podría brindar indicios de cómo incorporar el efecto de las condiciones climáticas en el modelo.

Es evidente que la estimación de la masa de hojas constituye un punto central en el modelo para poder predecir el crecimiento. En la simulación, el peso de hojas cambia principalmente debido al cambio de tamaño de copa y en menor medida con la densidad de hojas, donde el incremento anual del volumen de copa se estima en función de la copa preexistente. (Ecuación Nro. 4.22, Figura nro 4.12). Vanninen y Makelä (2000) utilizaron un concepto similar en *Pinus silvestris*, estos autores emplearon también una

relación lineal pero estimaban el crecimiento anual de la masa de hojas en función de la masa de hojas preexistente.

El crecimiento del volumen de copa incorpora implícitamente el incremento en longitud de las ramas, aunque la dinámica del crecimiento de estas no está incluida en el modelo. La Ecuación Nro. 4.22 y Figura nro 4.12 indican que las plantas mas grandes son las que presentan los mayores incrementos en la longitud de sus ramas. Esto podría estar relacionado con la intensidad lumínica ya que las plantas más grandes son las más soleadas (ver Figura Nro 4.24).

El crecimiento de los tallos de orden secundario podría presentar un patrón similar al demostrado entre el ápice y la intensidad lumínica y por ello las plantas más soleadas presentarían los mayores incrementos en el volumen de las copas. Al respecto Mitchell (1975) estableció que el crecimiento en longitud de las ramas, en árboles de *Pseudotsuga mensiezii* que crecían en condiciones de competencia, era reducido en las ramas ubicadas en las porciones inferiores de la copa en relación con aquellas que se ubicaban en las partes más soleadas. De esta forma podría estimarse el crecimiento en longitud de las ramas ubicadas a distintas alturas del tallo principal en función del perfil de luz, calcular el incremento en volumen de la copa y finalmente asignar densidades de copa de acuerdo a la intensidad lumínica particular para cada porción de la copa.

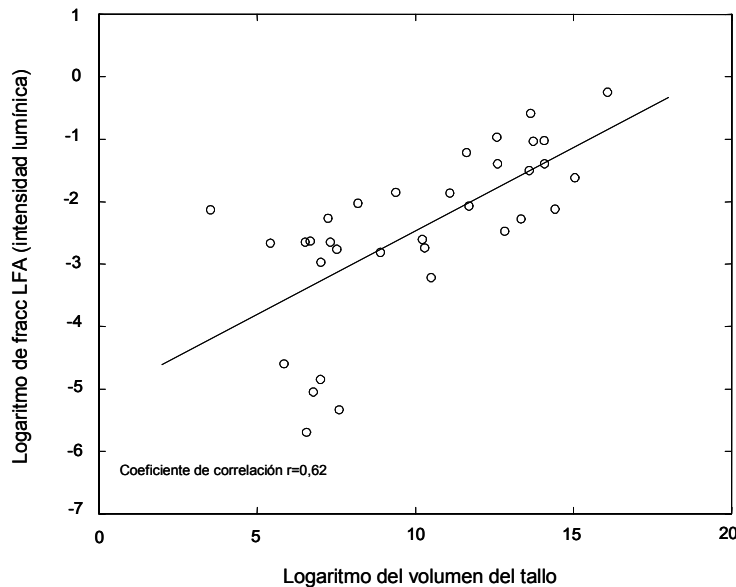


Figura nro 4.24. Relación entre el tamaño del renewal y la intensidad lumínica a la mitad de su copa.

Esta propuesta permitiría modelar con mayor detalle la dinámica de la copa y mejorar la precisión del modelo. Tal como se demostró en la sección 4.3 Resultados / Prueba del modelo / Análisis de sensibilidad de la respuesta en crecimiento de los juveniles a cambios en los parámetros, es precisamente el crecimiento del tamaño de la copa el componente sensibilizado que más afectó la estimación del modelo, aún más que aquellos que definen el desplazamiento vertical de la copa y por lo tanto la intensidad lumínica de la planta.

4.4.3 *Las características del arbustal y la intensidad lumínica*

La estructura y las características de los arbustales influyen en la forma del perfil de luz. La altura de la vegetación y la distribución vertical del área foliar determina como la luz penetra el dosel de la vegetación hasta el suelo (Figura Nro. 4.7), sin embargo la inclinación y agrupamiento de los elementos foliares además del coeficiente de absorción de la luz también pueden influir en la transmisión de la luz dentro de la canopia (Rörigh *et al.*, 1999, Stewart *et al.* 2003). Las situaciones de arbustales aquí estudiadas presentaron dominancia de *Aristotelia maqui*, y por ello se considera que las características foliares fueron similares en todos los perfiles medidos. Sin embargo para poder aplicar este modelo a situaciones donde otras son las especies dominantes, es necesario estudiar de que forma pueden estas modificar las relaciones o componentes del modelo. La fenología de las especies puede ser un factor relevante a estudiar en tal sentido. Por ejemplo mientras que *A.maqui* es una especie siempreverde que través de la periodicidad de emergencia y senescencia de hojas, mantiene una cohorte foliar a través del año (Damascos y Prado 2001), *Nothofagus antartica* (ñire) que es caducifolia, presenta un pico de desarrollo de hojas durante una fase temprana en la época de crecimiento seguido por un período de fluctuación irregular tardío (Stecconi *et al.*, 2000), y finalmente caen sus hojas en otoño.

Estas diferencias de fenología pueden producir distintos regímenes de luz, especialmente en su aspecto estacional y por ello los renovales *A. chilensis* podrían presentar distintas respuestas en crecimiento. Precisamente la estacionalidad en la disponibilidad de luz del sotobosque en relación con la actividad fotosintética de las plantas que se encuentran en el, es un tema que necesita ser profundizado si se quiere realizar un manejo de la vegetación tendiente a desarrollar “ventanas de oportunidad” para el crecimiento de las plantas a través de intervenciones de manejo (Lieffers *et al.*, 1999).

Por otra parte la estructura de la vegetación puede tener efectos no solo sobre la luz disponible para la fotosíntesis, sino también sobre la calidad lumínica. Por ejemplo (Skálová *et al.*, 1999) demostraron que la heterogeneidad tanto vertical como horizontal (estructura de la vegetación) en pastizales de montaña se correlacionaba con mediciones del cociente de luz rojo/rojo lejano. Esta calidad lumínica ha sido relacionada con distintos efectos sobre la morfología de las plantas (Ballaré *et al.*, 1991). No pudo comprobarse si este efecto estaba presente en los renovales de *A. chilensis* del **experimento 2** por no disponerse de un radiómetro de espectro amplio, sin embargo de acuerdo a opiniones expertas es posible que bajo los arbustos exista un enriquecimiento en las longitudes de onda del rojo/rojo lejano (c.p. C. Ballaré), aunque se desconoce como esto podría afectar la morfología o el crecimiento de *A. chilensis*.

4.4.4 Implicancias de la implementación del modelo para el manejo de la vegetación

Los resultados obtenidos en la implementación del modelo muestran que la intensidad lumínica tiene un fuerte efecto sobre el crecimiento de los renovales. Cuando se simuló la remoción parcial de arbustos, se produjo un importante incremento del crecimiento de *A. chilensis* alcanzando el doble de volumen del tallo y más del doble de la masa de hojas en relación al testigo (Tabla Nro 4.3).

Por otra parte cuando se representó un aumento de la importancia de los arbustos a través de una disminución de la intensidad lumínica se observaron efectos negativos sobre el crecimiento de los renovales. En este caso el modelo mostró que el volumen del tallo y la masa de hojas pueden ser un 20% y 45% respectivamente, menor que la situación testigo. En estas condiciones, no intervenir sobre la condición lumínica de los renovales implica resignar parte del crecimiento potencial de estos.

A partir de los elementos disponibles de la formulación y dinámica del modelo, y de otros resultados de la tesis es posible formular algunas recomendaciones preliminares para el manejo de los renovales. Por ejemplo el valor de 50% de la luz total como umbral de supresión del crecimiento en altura del ápice indica que este es un valor mínimo deseable de alcanzar al menos al nivel del ápice de los renovales, sin embargo no solo se debe tener en cuenta la intensidad lumínica objetivo sino también la luz incidente en el renoval que tiene antes de aplicar la remoción de masa de arbustos. Como se expuso en el capítulo nro 3. el desarbustado puede incentivar el crecimiento, pero si los cambios sobre las condiciones de crecimiento son abruptos también pueden

provocar daños foliares e incluso la muerte del renewal (Capítulo Nro 3, Mortalidad de las plantas desarbustadas). Por otra parte si bien el 50% de la luz total resulta en el incremento en altura máximo, bajo esta intensidad lumínica el renewal alcanza tan solo el 60% de la densidad de hojas máxima (pleno sol), y en consecuencia el crecimiento del tallo estará lejos de su potencial en volumen.

De acuerdo a este conocimiento se plantea realizar la tarea de remoción de arbustos en etapas. En primer lugar cuando el renewal es pequeño y se encuentra en condiciones de sombra profunda se podría realizar una remoción parcial de la masa de arbustos tendiente a incrementar la luz incidente en el ápice hasta alcanzar un 50% de la luz total, sin exponer la planta a un fuerte cambio de intensidad lumínica. Como se mencionó en el capítulo nro 3 es necesario lograr una aclimatación gradual de los renewales a una mayor intensidad lumínica y demanda atmosférica de vapor de agua. Alcanzar este umbral lumínico produce que el renewal crezca en altura con mayor rapidez y por ello también alcance otros niveles de intensidad lumínica en forma gradual pero en un corto plazo de tiempo. Una vez logrado esto es posible intervenir nuevamente ya no para incentivar el crecimiento en altura sino promover la densificación de las hojas de su copa y una aclimatación a una mayor demanda atmosférica.

Dado que los arbustales pueden mostrar una estructura compleja en cuanto a su orden de ramificación y distribución del área foliar es posible intervenir de distinta forma a través de los cortes de sus tallos, y lograr así resultados que pueden ser muy variables en cuanto al incremento de la luz logrado. Una tarea de este tipo requiere un mayor conocimiento acerca de que forma los cortes pueden modificar la cantidad, posición y tipo de vegetación que absorbe la radiación incidente (Lieffers *et al.*, 1999). Por ello es necesario generar conocimiento que ayude a establecer de que forma los cortes parciales modifican la estructura del arbustal para lograr un determinado perfil de luz. Por otro lado los arbustos pueden responder de distinta forma ante los corte de sus tallos pudiendo rebrotar con vigor, y esto implicaría que los cortes introducidos pueden tener un efecto temporal o de corto plazo. Por ello es necesario ahondar el estudio en cuanto a la dinámica de crecimiento de los arbustos y su respuesta al manejo, de tal forma de mejorar las recomendaciones de manejo de la vegetación.

4.5 Conclusiones

Una validación completa de las predicciones del modelo requiere de la realización de dos tipos de pruebas, por una parte es necesario comprobar su aplicabilidad para un ámbito regional, ya que este tuvo un desarrollo exclusivo para un sitio méxico con características de las vegetación restringidas a matorrales sucesionales con predominio de *A. maqui*. Es necesario establecer si cada una de las relaciones que integran el modelo se cumplen en condiciones de calidad de sitio y composición de la vegetación diferentes a las que fueron ajustadas. Para esta validación se ha presentado un proyecto en la convocatoria 2006 PICTo- Forestal que contempla la realización de estos ensayos a escala regional.

Por otra parte una validación completa del modelo requiere de contar con series de datos de crecimiento en volumen del tallo y disponer de la dinámica de la intensidad lumínica a lo largo de al menos 15 años. Las series de crecimiento de volumen del tallo se pueden establecer a través de análisis de tallos de plantas emergentes, sin embargo no sería posible deducir de forma objetiva y mediante análisis retrospectivos, cual fue la dinámica de la intensidad lumínica para estas series de crecimiento del tallo. Por ello el desarrollo del modelo realizado en el presente estudio no permite disponer de una validación completa de sus predicciones. Para esto se visualizan dos posibilidades, por un lado contar con mediciones de intensidad lumínica durante un lapso de tiempo prolongado y por otra desarrollar un modelo que estime como varía la intercepción de luz del arbustal en el tiempo. En relación a este último punto se considera que podría establecerse como un tema para la realización de una tesis doctoral a desarrollarse en un futuro. Además una validación de este tipo requeriría introducir al modelo un componente que represente el efecto climático sobre el crecimiento.

A pesar de las restricciones mencionadas para validar de forma completa el modelo se considera que las relaciones conceptuales descritas en el diagrama de causas circulares, y las ecuaciones incorporadas en el desarrollo del mismo permiten representar, de forma lógica y racional aunque de forma parcial, la dinámica del crecimiento de los juveniles de *A. chilensis*. La estructura del arbustal, a través de la distribución vertical de su biomasa, determina la intensidad lumínica sobre los renuevos de *A. chilensis*, y esto tiene fuertes consecuencias sobre la productividad de las plantas. El resultado de la simulación de remoción parcial de los arbustos permite prever que es posible incrementar la productividad de los árboles juveniles. Sin embargo, para

traducir esto en recomendaciones prácticas de manejo de la vegetación es necesario estudiar con mayor detalle el efecto de extraer masa de arbustos en distintas porciones de la estructura de la vegetación.

La utilización del peso de hojas para predecir el crecimiento es aceptable, ya que es una variable sencilla, en comparación con la cantidad de luz interceptada o con el área foliar, ya que integra en si misma el efecto de la intensidad lumínica. Sin embargo es necesario mejorar la estimación del peso de hojas, para plantas de distintos tamaños y aclimatadas a intensidades lumínicas diferentes. La mejora de la descripción del perfil de copa (por clase de tamaño de planta o intensidad lumínica) o de la estimación de la densidad de hojas también pueden contribuir en incrementar la precisión de las estimaciones del modelo.

Dado que el modelo fue desarrollado con información restringida geográfica y ambientalmente, es necesario realizar validaciones -de las ecuaciones ajustadas- para otros situaciones donde los árboles juveniles de *A. chilensis* también crecen asociados a los arbustos. Falta estudiar para la misma zona geográfica el efecto de la asociación de *A. chilensis* con otras especies como ser ñire, laura y rosa mosqueta entre otras. La incorporación al modelo del efecto que tienen las condiciones hídricas y de nutrición, sobre el peso de hojas permitiría extender la utilización de este a otras zonas dentro del área de distribución de esta especie.

También es necesario investigar en mayor profundidad el efecto que tiene la calidad lumínica sobre el crecimiento en altura del ápice de *A. chilensis*. Como se menciona en el capítulo Nro. 2, la baja intensidad lumínica puede producir un efecto sobre el incremento anual en altura, marcadamente diferente al aquí presentado. Se sabe que algunas longitudes de onda pueden modificar este comportamiento, pero no se sabe con certeza si existe alguna condición de la estructura de la vegetación que pueda promoverlo.

4.6 Bibliografía

Avery, T.E., Burkhardt H.E. 1994. Forest Measurements, 4th ed. McGraw-Hill, pp 408.

Baldwin V.C, Peterson K.D., Clark III A., Ferguson R., Strub M.R., Bower D. 2000.

The effects of spacing and thinning on stand and tree characteristics of 38-year-old Loblolly Pine. Forest Ecology and Management 137, pp91-102.

- Baldwin V.C., Peterson K.D. 1997. Predicting the crown shape of loblolly pine trees. *Can J. For. Res* 27: 102-107.
- Ballare C.L., Scopel A.L., Sánchez R.A., 1991. Photocontrol os stem elongation in plant neighbourhoods: effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. *Plant, Cell and Environment* 14, 57-65.
- Biging G.S, Dobbertin M. 1992. A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *Forest Science*, Vol 38(3) 695-720.
- Botkin D.B. 1993. *Forest Dynamics, An Ecological Model*. Oxford University Press, pp 309.
- Breierova L., Choudhari M.. 1996. An Introduction to Sensitivity Analysis. Prepared for the System Dynamics in Education Project. Massachusetts Institute of Technology. pp 41-107. Page address: <http://sysdyn.mit.edu/road-maps/home.html>.
- Calí, S.G. 1996. *Austrocedrus chilensis*: Estudio de los anillos de crecimiento y su relación con la dinámica del “Mal del Ciprés” en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Trabajo para optar al grado de Licenciado en cs Biológicas. Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche. pp 142.
- Doruska P.F., Mays J. 1998. Crown profile modeling of loblolly pine by parametric regression analysis. *Forest Science* 44(3):445-453.
- Drever C.R., Lertzman K.P. 2001. Light-growth responses of coastal Douglas-fir and western redcedar saplings under different regimes of soil moisture and nutrients. *Can. J. For. Res.* 31:2124-2133.
- Damascos, M.A., Prado, C. H. 2001. Fenología foliar y sus caracteres asociados en la especie invierno-verde *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (Elaeocarpaceae). *Rev. chil. hist. nat.*, Vol.74, no.4, p.805-815. ISSN 0716-078X.
- Grosfeld J. 2002. Análisis del avaribilidad morfológica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic. Serm. et Bizarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) I.M. Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D.Don) Florin y *Cupressus sempervirens* L. (CUPRESSACEAE). Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas, Univ. Nacional del Comahue. Centro Regional Universitario Bariloche.
- Grossman Y. L, DeJong T.M. 1994. Peach: a simulation model of reproductive and vegetative growth in peach trees. *Tree Physiology* 14(4), pp 329-345.

- Haraldsson H.V. 2000. Introduction to Systems and Causal loops diagrams. System Dynamic course, LUMES, Lund University
- Havrylenko M., Rosso P.H.A, Fontenla S.B. 1989. *Austrocedrus chilensis*: contribución al estudio de su mortalidad en Argentina. Revista Bosque, 10(1): 29-36.
- Hynynen J. 1995. Predicting tree crown ratio for unthinned and thinned Scots pine stands. Can. J. For. Res. 25:57-62.
- Jones H.G. 1992. Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University press pp 413.
- Kikuzawa K., 1991. A cost-benefit habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. The American Naturalist Vol 138 N0 5. pp 1250-1263.
- King D. 1997. Branch growth and biomass allocation in *Abies amabilis* saplings in contrasting light environments. Tree Physiology, 17, 251-258.
- Kitzberger T., Steinaker D., Veblen T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. Ecology 81(7) pp 1914-1924.
- Lacointe A. 2000. Carbon allocation among tree organs: A review of basic processes and representation in functional-structural tree models. Ann.For. Sci. Vol 57.pp 521-533.
- Lieffers V.J., Messier C., Stadt K.J., Gendron F., Comeau P.G. 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. Can. J. For. Res. 29:796-811.
- Martin L., 1997. Introduction to feedbacks. Road maps: A guide to learning System Dynamics. Prepared for the MIT System Dynamics in Education Project. Massachusetts Institute of Technology.
- Medhurst J.L. Beadle C.L. 2001. Crown structure and leaf area index development in thinned and unthinned *Eucalyptus nitens* plantations. Tree Physiology 21, 989-999.
- Mitchell, K.J. 1975. Dynamics and simulated yield of Douglas-fir. Monograph 17 supplement to Forestry Science. Forest Science vol 21(4), pp 39.
- Mizoue N., Masutani T. 2003. Image analysis measure of crown condition, foliage biomass and stem growth relationships of *Chamaecyparis obtusa*. Forest Ecology and Management 172, pp 79-88.
- Niinemets, U. 1996. changes in foliage distribution with relative irradiance and tree size: Differences between the saplings of *Acer platanoides* and *Quercus robur*. Ecological Research Vol. 11 no.3, pp. 269-281.

- O'Connell B.M., Kelty M.J. 1994. Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus L.*) saplings. *Tree Physiology* 14(1), pp 89-102.
- Osawa A. 1990. Reconstructed development of stem production and foliage mass and its vertical distribution in Japanese larch. *Tree Physiology* 7, 189-200.
- Randers, Jorgen. 1980. Guidelines for model conceptualization. in Jorgen Randers (ed.), *Elements of the System Dynamic Method*. pp. 117-137. Waltham, MA, Pegasus Communications.
- Richardson G.P. 1986. Problems with causal loops diagrams. *System Dynamic Review* Vol 2, No 2, pp 158-170.
- Richmond B. *System dynamics / System thinking: Let's Just Get on With it*. International Systems Dynamics conference, Sterling Scotland, pp 25.
- Roberts N. 1983. Levels and Rates. Chapter 13. pp 223-242. En : *Introduction to computer Simulation, A system dynamics approach*. eds Roberts N., Andersen D., Deal R., Garett M. & Shaffer W. Productivity Press: Portland, OR, pp 562.
- Rohrig, M., Stutzel, H., Alt, C. 1999. A Three-Dimensional Approach to Modeling Light Interception in Heterogeneous Canopies *Agronomy Journal* 1999 91: 1024-1032.
- Stecconi M., Puntieri J., Barthélémy D., 2000. Annual shoot-growth in *Nothofagus Antarctica* (G. Forster) Oersted (Nothofagaceae) from northern Patagonia, *Trees - Structure and Function*, Volume 14, Issue 5, pp 289 - 296
- Schoettle A.W., Smith W. 1991. Interrelation between shoot characteristics and solar irradiance in the crown of *Pinus contorta ssp. latifolia*. *Tree physiology* 9, 245-254.
- Shreckengost R. 1985. Dynamic Simulation Models: How valid are they?. In *Self-report methods of estimating drug use: meeting current challenges to validity*. Eds. Rouse B., Kozel N., Richards L. NIDA Research Monograph 57.
- Skálová H., Krahulec F., Doring H., Hadincová S., Pecháčková S., Herben T., 1999. Grassland canopy composition and spatial heterogeneity in the light quality, *Plant Ecology*, Volume 143, Issue 2, pp 129 – 139.
- Snowdon P., 1997. Nutritional disorders and other abiotic stresses. Chapter 2 pp 1-34 In *Management of soil nutrients and water in tropical plantation forest*. Eds. Sadanam Nambiar E.K; Brown Alan G. Published by Australian Center for International Agricultural Research.
- Stewart D.W., Dwyer L.M., Hamilton R.I., Ma B. 2003. Canopy Structure, Light Interception, and Photosynthesis in Maize. *Agronomy Journal* 95:1465–1474.

- Sverdrup H.U., Haraldsson H.V. 2001. Finding simplicity in complexity in biogeochemical modelling. En Wainwright & Mulligan (Eds) Environmental Modelling, John Wiley & sons, pp430.
- Vanninen P., Makelä A. 2000. Needle and stem wood production in Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees of different age, size and competitive status. *Tree physiology* 20, 527-533.
- Vettenranta J. 1999. Distance-dependent models for Predicting the Development of Mixed Coniferous Forests in Finland. *Silva Fennica* 33(1) pp 51-72.
- Von Bertalanffy L. 1968. Teoría general de los sistemas: Fundamento, desarrollo y aplicaciones. pp 311. Ed. Fondo de Cultura Económica. México.
- Waring. R.H. Schlesinger W.H. 1985. Forest Ecosystems, concepts and management. Academic Press Inc., pp 340.
- Wiener N. 1965. Cybernetics: or Control and Communication in the Animal and the Machine. The MIT Press, Cambridge, (Mass.) 212 pp.
- Zumrawi A.A., Hann D.W. 1989. Equations for predicting the height to crown base of six tree species in the central western willamette valley of Oregon. Research Paper 52. Forest Research Lab, College of Forestry, Oregon State University. pp 9.

4.7 Anexo. Ecuaciones del modelo, según el formato del programa de computación Stella 8.0.

AMBIENTE LUMÍNICO DEL RENOVAL

acumulación



altura_apice_m(t) = altura_apice_m(t - dt) + (incremento_altura_apice) * dt

INIT altura_apice_m = 1.45

INFLOWS:

incremento_altura_apice = GRAPH(fracc_LFA__apice)

(0.00, 0.00), (0.1, 0.066), (0.2, 0.132), (0.3, 0.198), (0.4, 0.25), (0.5, 0.31), (0.6, 0.31), (0.7, 0.31), (0.8, 0.31), (0.9, 0.31), (1, 0.31)

acumulación



altura_base__copa_m(t) = altura_base__copa_m(t - dt) +

(incremento__altura_base__copa) * dt

INIT altura_base__copa_m = 0.56

INFLOWS:

incremento__altura_base__copa =
IF(fracc_LFA__base_copa>=0.9) THEN (0) ELSE(
altura_base__copa_estimada-altura_base__copa_anterior)



conector

altura_a_mitad_copa_m =

MEAN(altura_apice_m, altura_base__copa_m)



conector

altura_base_copa_anterior =

DELAY(altura_base__copa_m, 1, altura_base__copa_m)



conector

altura_base__copa_estimada =

0.34*altura_apice_m+0.84*fracc_LFA__base_copa



conector

fraccLFA__mitad_copa__inicial = 0.12



conector

perfil_de_luz = 1



grafico

fracc_LFA__apice = GRAPH(altura_apice_m*perfil_de_luz) (0.00, 0.03), (1.00, 0.12),
(2.00, 0.3), (3.00, 0.42), (4.00, 0.7), (5.00, 1.00), (6.00, 1.00),
(7.00, 1.00), (8.00, 1.00)



grafico

fracc_LFA__base_copa = GRAPH(perfil_de_luz*altura_base__copa_m) (0.00, 0.03),
(1.00, 0.12), (2.00, 0.3), (3.00, 0.42), (4.00, 0.7), (5.00,
1.00), (6.00, 1.00), (7.00, 1.00), (8.00, 1.00)



grafico

fracc_LFA__mitad_copa = GRAPH(IF(TIME=0)
THEN(fraccLFA__mitad_copa__inicial)
ELSE(altura_a__mitad_copa_m*perfil_de_luz)) (0.00,
0.03), (1.00, 0.12), (2.00, 0.3), (3.00, 0.42), (4.00, 0.7),
(5.00, 1.00), (6.00, 1.00), (7.00, 1.00), (8.00, 1.00)

CRECIMIENTO DEL TALLO

acumulación



```
volumen_del_tallo_mm3(t) = volumen_del_tallo_mm3(t - dt) +
    (incremento_del_volumen__del_tallo) * dt
    INIT volumen_del_tallo_mm3 = 74400
    INFLOWS:
    incremento_del_volumen__del_tallo =
    IF(peso_seco__de_hojas_gr=0) THEN(0)
    ELSE(419*peso_seco__de_hojas_gr+1063)
```

DINÁMICA FOLIAR

acumulación



```
volumen_brt__copa_cm3(t) = volumen_brt__copa_cm3(t - dt) + (incr_vol__brt_copa)
* dt
```

```
    INIT volumen_brt__copa_cm3 = 300000
    INFLOWS:
    incr_vol__brt_copa =
    volumen_brt__copa_cm3*0.24
```

acumulación



```
volumen_no_foliado__copa_cm3(t) = volumen__no_foliado__copa_cm3(t - dt) +
    (incr_vol_no_foliado_copa) * dt
    INIT volumen__no_foliado__copa_cm3
    = 30000
    INFLOWS:
    incr_vol_no_foliado_copa =
    incr_vol__brt_copa*0.1248
```



conector

```
densidad_de_hojas__de_copa_gr\cm3 = IF(fracc_LFA__mitad_copa=0) THEN(0)
    ELSE(0.0002*EXP(1.826*fracc_LFA__mitad_
    copa))
```

$$\text{conector } \text{peso_seco_de_hojas_gr} = \text{vol_neto_copa_cm3} * \text{densidad_de_hojas_de_copa_gr/cm3}$$

$$\text{conector } \text{vol_neto_copa_cm3} = \text{volumen_brt_copa_cm3} - \text{volumen_no_foliado_copa_cm3}$$

4.8 Anexo. Determinación del perfil de copa de renovales de *A. chilensis*

El perfil de copa es una función matemática que describe la longitud de las ramas de la copa, desde su base hasta el ápice, expresada en forma relativa a la longitud de la rama basal de la copa. Esta función relativa permite que la copa de árboles de distintos tamaños pueda ser descripta a través de una sola ecuación (Baldwin *et al.*, 1997, Doruska y Mays 1998). Es decir que para todas las plantas la longitud de copa es 1 (uno), donde las ramas verdes se localizan en cualquier punto de la copa entre 0 (base de la copa) y 1 (altura del ápice), donde la longitud de las ramas se expresa en valores de proporcionales a la longitud de la rama basal de la copa. Es decir que la longitud de la rama basal será 1 (uno), mientras que la longitud de una rama próxima al ápice de la planta será cero (0). De esta forma el perfil de copa de plantas de distintos tamaños pueden ser expresadas en conjunto, y así ajustar un modelo único que represente el promedio de las formas de copa. Para esto se procedió al ajuste estadístico de un polinomio de 2do grado [ecuación nro 4.23], y para su ajuste se emplearon 29 renovales de distintos tamaños.

$$lrr = a \times prc^2 + b \times prc + c \quad [4.23]$$

donde:

lrr: es la longitud relativa de una rama

prc: es la posición relativa en la copa

a, b y *c*: son parámetros a determinar del modelo polinómico de 2do grado.

Para ajustar la función expresada en la ecuación Nro 4.23, se calculó *lrr* de la siguiente manera:

$$lrr(i) = lr(i) / lRama_1 \quad [4.24]$$

donde:

lrr : es la longitud relativa de una rama ubicada en la posición relativa de copa i

$lr(i)$: es la longitud absoluta de una rama ubicada en la posición relativa de copa i

$lRama_1$: es la longitud absoluta de la rama basal de la copa.

Por otra parte con el mismo objetivo de ajustar la ecuación Nro 4,23, se definió la posición relativa de una rama de acuerdo a la ecuación Nro 4.25:

$$prc(i) = lc(i) / lCopa \quad [4.25]$$

donde:

$prc(i)$: es la posición relativa de ubicación de la rama i en la copa.

$lc(i)$: es la longitud absoluta desde la base de la copa hasta el punto de inserción en el tallo de la rama i .

$lCopa$: es la longitud absoluta de la copa, y se calcula como la diferencia entre la altura del ápice y la altura de la base de la copa.

Los datos de perfiles de copa fueron divididos en dos grupos para realizar el ajuste y validación respectivamente. En el primer caso se determinó los parámetros del modelo utilizando 15 plantas (2 a 108 mm de diámetro basal), con estos parámetros se estimaron las longitudes de rama de las restantes 14 juveniles (2 a 100 mm de diámetro basal). Con los datos estimados de rama se calculó el volumen bruto de cada planta y a través de un test de t (alfa=0.05) de muestras pareadas se comparó los volúmenes calculados con longitudes de ramas observadas.

De este análisis resulta que los volúmenes brutos de copa, calculados con longitudes de ramas observadas y por otra parte con las longitudes de rama estimadas con el perfil de copa, no fueron significativamente diferentes ($P=0,68$). Por ello se agruparon los datos del ajuste y de la validación, y se establecieron nuevamente los parámetros resultando en la ecuación Nro 4.23. En la Figura Nro. 4.25A y 4.25 B, puede observarse la curva ajustada y los datos observados, y también las distribución de los errores de la estimación de lrr .

$$lrr = -1,1 \times prc^2 + 0,088 \times prc + 1,005 \quad r^2=0,86 \quad [4.26]$$

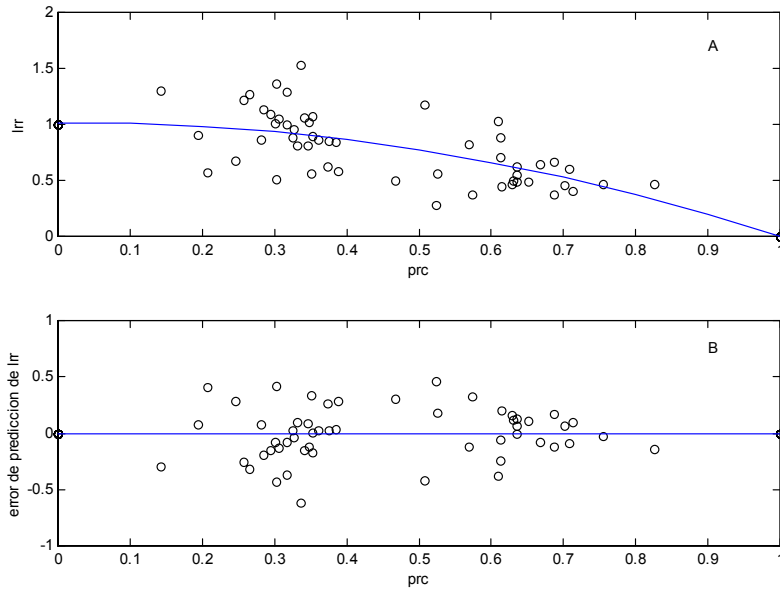


Figura Nro. 4.25. Perfil de copa relativo de juveniles de Ciprés de la Cordillera y distribución de los errores de predicción del largo de rama relativo.

5

Conclusiones generales.

Las tres líneas de investigación desarrolladas en esta tesis confirmaron la hipótesis planteada en el capítulo Nro 1. Esta establecía que “*el balance neto de las interacciones positivas y negativas observadas entre A. chilensis y los arbustos depende de la importancia relativa de uno respecto del otro, y del estrés al que se encuentran sometidas las plantas*”. Esta hipótesis concuerda por un lado con las teorías actuales acerca del balance entre facilitación y competencia (Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997), por otro con resultados observados para especies que crecen en ecosistemas diferentes (Pugnaire *et al.*, 1996; Pugnaire y Luque, 2001; Bertness y Ewanchuck, 2002) y con investigaciones realizadas en *A. chilensis* en una etapa de desarrollo más temprana a la aquí abordada (Kitzberger *et al.*, 2000).

En esta tesis existe un eje que atraviesa todos sus capítulos y que ha sido fundamental para poder comprender los resultados observados. Este es el efecto que tiene la luz sobre la morfología, fisiología y el crecimiento de las plantas de *A. chilensis*, y constituye la expresión más acabada del concepto formulado en la hipótesis: “la importancia relativa de uno respecto del otro”. Por ello se ilustra la portada de la tesis con imágenes escaneadas de hojas aclimatadas a la sombra y al sol.

En el capítulo Nro. 2 se demostró que el proceso mediante el cual las plantas se aclimatan a la sombra permite que estas crezcan y sobrevivan bajo los arbustos. Sin embargo los cambios involucrados en la aclimatación podrían dar lugar a un incremento en la susceptibilidad al estrés hídrico de *A. chilensis*. Este efecto de la sombra sobre la susceptibilidad al estrés hídrico de las plantas guarda relación con la teoría propuesta por Holmgren *et al.*, (1997) para explicar de que forma varía el balance de la interacción en un gradiente de luz y disponibilidad de agua. Al respecto es necesario iniciar estudios que determinen si la facilitación por sombra compensa la susceptibilidad al estrés hídrico por parte de *A. chilensis*.

Cuando las condiciones climáticas son adversas los arbustos proveen de suficiente protección para que las plantas aclimatadas a la sombra no se vean afectadas, es decir que ejercen una interacción positiva. Por el contrario cuando las condiciones

climáticas son propicias y el estrés hídrico es bajo, los arbustos tiene un efecto negativo ya que restringen el crecimiento de los renovales por la baja disponibilidad de luz.

Esta conjunción de factores resulta en un balance neto de la interacción que puede cambiar de año en año, de positivo a negativo y viceversa, de acuerdo a las condiciones del clima durante el período de primavera-verano. En el estudio aquí desarrollado se encontraron indicios de que el crecimiento de los renovales y su paulatina emergencia del dosel del arbustal induciría a que la intensidad de la interacción sea cada vez menor, independientemente de que el balance sea positivo o negativo (capítulo Nro 3).

Esto podría deberse a dos motivos. Por una parte el crecimiento paulatino en altura y su emergencia del arbustal produce que la disponibilidad de luz deje de ser una limitante para su crecimiento modificando su morfología y fisiología en correspondencia con estas condiciones e incrementando su tasa de crecimiento, tal como se demostró a través del modelo de simulación (Capítulo Nro 4). Por otra parte, y en términos de especulación es posible que el aumento de tamaño de las plantas permita desarrollar condiciones para soportar el estrés hídrico. Es decir que el incremento en volumen de su tallo podría conferir una mayor capacidad de almacenar agua en él y por lo tanto de amortiguar un aumento de la demanda atmosférica de vapor de agua (Waring y Running, 1998). Por otro lado un mayor desarrollo de su sistema radical le permitiría a los árboles juveniles de *A. chilensis* aumentar el volumen de suelo explorado por sus raíces y por lo tanto tener una mayor disponibilidad de agua.

Tal como se observó en el capítulo Nro 3, las condiciones climáticas durante el período primavera-verano, especialmente aquellas que influyen sobre el estado hídrico de las plantas (precipitación, déficit de presión de vapor del aire, contenido de agua en el suelo), afectaron la magnitud del crecimiento anual pudiendo incluso acelerar o retardar el momento de culminación del crecimiento en diámetro y en altura. Este efecto no pudo incorporarse al modelo de simulación del crecimiento, y por ello es necesario realizar investigaciones que permitan estudiar de qué forma estas variables pueden incluirse en el mismo, y así expandir su dominio de uso.

El modelo de simulación cuantitativo demostró de que forma y en que magnitud los arbustos ejercen un efecto negativo sobre *A. chilensis*, principalmente por la capacidad de interceptar la luz por parte de los arbustos y así reducir la cantidad de este recurso disponible para los árboles juveniles. Esto tiene consecuencias sobre la dinámica foliar de las plantas pudiendo gobernar el patrón de crecimiento de los

renovales hasta su emergencia de la vegetación. El tiempo que le lleva a una planta sobresalir de entre los arbustos dependerá entonces de la estructura del arbustal, y por ello puede ser una etapa de una duración variable requiriendo desde unos pocos años hasta varias decenas. El modelo de simulación y los ensayos de desarbustados abruptos han demostrado que es posible acelerar este proceso e incrementar notablemente el crecimiento de *A. chilensis*. Sin embargo se debe intervenir en forma cautelosa ya que aún habiéndose comprobado el efecto negativo de la baja disponibilidad de luz, los arbustos pueden continuar ejerciendo un efecto positivo sobre las plantas en circunstancias en que las condiciones climáticas son desfavorables. Aunque, como se mencionó con anterioridad, a medida que los renovales incrementan su tamaño y se encuentran próximos a alcanzar el límite superior de la vegetación, tanto el efecto protector como competitivo de los arbustos tendería a disminuir. Por otra parte el modelo pone de relieve la importancia que tiene la luz sobre el incremento anual en altura del ápice, y como se mencionó en las conclusiones del capítulo Nro.4 este aspecto puede constituirse en un indicador a observar a la hora de establecer la intensidad de remoción de masa de arbustos.

En esta tesis el modelo de simulación explica en detalle el efecto que tiene la luz sobre los distintos aspectos del crecimiento de *A. chilensis*, sin embargo poco se avanzó en conocer cuales son las determinantes del crecimiento de los arbustos y de que forma el manejo de la vegetación puede modificarlo. Si se pretende mejorar el conocimiento acerca de las interacciones entre los arbustos y *A. chilensis* entonces es necesario avanzar en este sentido.

Los estudios aquí realizados están restringidos a condiciones geográficas, climáticas y de especies de arbustos particulares. Por ello es posible que algunas de las relaciones cualitativas y/o cuantitativas aquí establecidas puedan verse modificadas bajo otras condiciones de calidad de sitio, composición específica y estructural de la vegetación e incluso ambientales. En tal sentido es necesario validar estos resultados a través de estudios similares en otras áreas y con otras condiciones a las aquí observadas.

5.1 Bibliografía

Bertness, M.D., Ewanchuk, P.J., 2002. Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes. *Oecologia* 132, 392-401.

- Callaway, R.M., Walker, L. 1997., Competition and Facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7), 1958-1965.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Huston M.H., 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1966-1975.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F., Veblen, T.T., 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology*, 81(7), 1914-1924.
- Pugnaire, F.I, Haase, P., Puigdefabregas, J., 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 77(5), 1420-1426.
- Pugnaire, F.I., Luque M., 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *OIKOS*, 93, 42-49.
- Waring R. Running S., 1998. *Forest Ecosystems: Analysis at multiple scales*, Second Edition. Pp 370. Academic Press. San Diego. California.

6

Publicaciones en el marco de esta tesis

6.1 Effect of climatic conditions and tree size on Austrocedrus chilensis-shrub interactions in northern Patagonia.

6.2 *Juniperus occidentalis and Austrocedrus chilensis: These north-south cousins live in similar environments but their ecophysiology is very different.*

6.3 *Evaluación del tamaño de copa como estimador del Crecimiento de árboles juveniles de Austrocedrus chilensis (D.Don)pic. Serm. Et Bizzarri.*

6.4 *Modelo de simulación del crecimiento de árboles juveniles de Ciprés de la Cordillera bajo condiciones naturales de sombreado.*

6.5 Manejo Silvícola de Renovales de Ciprés de la Cordillera: Conocer su eco-fisiología para intervenir apropiadamente