

Patrón espacial de la regeneración de un rodal mixto de *Nothofagus* en claros artificiales del dosel

A. DEZZOTTI & R. SBRANCIA

Asentamiento Universitario San Martín de los Andes. Universidad Nacional del Comahue.
dezzotti@infovia.com.ar

DEZZOTTI, A. & R. SBRANCIA. 2006. Patrón espacial de la regeneración de un rodal mixto de *Nothofagus* en claros artificiales del dosel. *Rev. Fac. Agron.* 106 (1): 85-96.

El estudio de la ecología de la regeneración natural en un bosque constituye una parte esencial de una estrategia para su manejo conservativo. El cerro Tren Tren (40° 12' S y 71° 26' O) está ocupado por un bosque cerrado y maduro compuesto por *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus nervosa*. En 1994 se implementó una corta de selección en bosque y los 10 claros resultantes de entre 1.587 y 4.322 m² se clausuraron al ganado. En los claros se midieron la lluvia de semillas, las temperaturas del aire y el suelo, la humedad del suelo y la biomasa del sotobosque. El patrón espacial de los renovales (diámetro a la base < 10 cm) se estableció a través del conteo de los renovales presentes en 511 parcelas de muestreo de 0,5 m² cada una y se representó mediante isolíneas de regeneración. Los renovales de *N. dombeyi* fueron los más abundantes con el aporte de 66.000 ind.ha⁻¹ (68 % de la densidad total). Los renovales se agruparon principalmente en los bordes septentrional, occidental y oriental de los claros. La escasa presencia de renovales en el centro y el borde meridional se debería principalmente a los efectos de las temperaturas alta durante el día y en verano y baja durante la noche y en invierno, que causarían mortalidad por descalce, estrés hídrico y congelamiento. El importante aumento de la cantidad de renovales producido después de las cortas es indicativo de la eficiencia del sistema silvicultural. Sin embargo para optimizar el establecimiento de las plantas en toda la superficie, los claros se deberían disponer a lo largo de una dirección E - O con un ancho máximo de entre 40 y 50 m que se correspondería aproximadamente con hasta una y media veces la altura de los árboles adultos adyacentes.

Palabras clave: *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus nervosa*, cortas de selección, Patagonia noroccidental.

DEZZOTTI, A. & R. SBRANCIA. 2006. Spatial pattern of *Nothofagus* regeneration in artificial canopy gaps of a mixed stand. *Rev. Fac. Agron.* 106 (1): 85-96.

Understanding the structure and dynamics of forest regeneration is essential to develop sound ecologically based management practices. Tren Tren Hill (40° 12' S and 71° 26' W) is occupied by a closed and mature stand of *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus obliqua*, and *Nothofagus nervosa*. In 1994, a group selection silvicultural system was implemented and the resulting 10 gaps of between 1,587 and 4,322 m² were enclosed. Seed rain, air and soil temperatures, soil moisture, and understory live and death biomass were measured within the gaps. The spatial pattern of tree regeneration was analyzed by counting seedlings and saplings (root collar diameter < 10 cm) in 511- 0.5 m² plots and represented by regeneration isolines. *Nothofagus dombeyi* was the most abundant species contributing with 66,000 ind.ha⁻¹ (68 % of total density). Regeneration was concentrated in patches mainly in the northern, western, and eastern borders of gaps. Regeneration scarcity in the centre and southern border would mainly reflect the effects of high day and summer, and low night and winter temperatures, which would be responsible for plant mortality by uprooting, drought, and freezing. Thermal amplitude would be smaller along gap borders due to mitigation by adjacent vegetation. The important increase in regeneration density after tree cutting indicates the efficiency of the silvicultural system. However to optimize plant establishment throughout the area, gaps should exhibit an elongated shape along a W - E direction with a maximum width of 40 - 50 m which correspond with around one and a half times the height of adjacent adult trees.

Keywords: *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus nervosa*, selective cuttings, Northwestern Patagonia.

Recibido: 22/05/2003. Aceptado: 01/12/2004.

INTRODUCCIÓN

En la naturaleza las plantas tienden a distribuirse en parches, a lo largo de gradientes o de acuerdo a otros tipos de estructura espacial. El análisis de las relaciones espaciales exhibe un papel central en la teoría ecológica y en sus implicancias prácticas (e.g., diseño de muestreo, manejo de poblaciones) (Hill, 1973; Legendre & Fortin, 1989). El patrón espacial describe la distribución de individuos en el espacio (Legendre & Fortin, 1989) y resulta de la acción de los factores bióticos y abióticos sobre las plantas actuales y predecesoras y se relaciona con componentes morfológicos (arquitectura de los individuos, tamaño de la semilla), fisiológicos (forma de reproducción, tolerancia a la sombra), ambientales (heterogeneidad y discontinuidad de los factores físicos) y ecológicos (autorraneo, polinización) (Kershaw & Looney, 1985; Hutchings, 1997).

En los árboles la dinámica del patrón espacial refleja principalmente los cambios de reclutamiento y mortalidad de los individuos durante el ciclo de desarrollo del bosque (*sensu* Oliver, 1981). Debido a que los micrositios de regeneración se encuentran a menudo agregados, las plantas tienden a agruparse hasta la iniciación de la segunda fase del ciclo. Durante esta fase el patrón generalmente se vuelve aleatorio como consecuencia de la mortalidad denso-dependiente causada por el autorraneo. A medida que el ciclo continúa, los renovales tienden a establecerse en los claros creados por los árboles adultos que mueren en forma denso-independiente, de tal manera que el patrón se modifica hacia un mayor agrupamiento. La última fase del ciclo se caracteriza por un bosque en mosaico conformado por parches con árboles de tamaño y edad equivalentes y se alcanza mientras no ocurran disturbios de gran escala (Peet & Christensen, 1987).

Williamson (1975) encontró que los árboles adultos sucesionales tempranos exhibían un agrupamiento cuyo tamaño correspondía al de los claros creados por la caída de árbo-

les individuales, mientras que los sucesionales tardíos mostraban un patrón aleatorio. Whipple (1980) y Good & Whipple (1982) hallaron que el arreglo espacial de los individuos de las especies dominantes tendía a decrecer en la intensidad del agrupamiento a medida que aumentaban sus tamaños. Kenkel (1988) encontró que los árboles vivos de *Pinus banksiana* Lamb. (*Pinaceae*) se distribuían en forma regular, mientras que los muertos lo hacían en forma agrupada. En un rodal maduro de la selva Valdiviana, Veblen *et al.* (1980) detectaron una agregación en los árboles sucesionales tardíos que crecían en los claros dejados por la caída de árboles sucesionales tempranos. Armesto *et al.* (1986) encontraron que el patrón espacial de los árboles era independiente de la posición latitudinal, que para una especie variaba entre sitios ambientalmente diferentes y que no se asociaba a ningún mecanismo de dispersión de las semillas.

En la Argentina, *Nothofagus dombeyi* ((Mirb.) Oersted., coihue), *Nothofagus obliqua* ((Mirb.) Oersted., roble pellín) y *Nothofagus nervosa* ((Phil.) Dim. et Mil., raulí) (*Nothofagaceae*) conforman bosques mixtos aproximadamente entre los 39° 29' S y 40° 22' S y los 71° 15' O y 71° 40' O y hasta los 1.000 m s.n.m., y ocupan 313.000 ha (Lara *et al.*, 1999). Estas especies se comportan como sucesionales tempranas que recolonizan sitios abiertos cuando la vegetación original se elimina a través de disturbios periódicos y de gran escala (Veblen, 1989). Sin embargo, también se citan divergencias interespecíficas con relación a la sobrevivencia y el crecimiento de los renovales bajo diferentes regímenes de luminosidad (e.g., Aguilera & Fehlandt, 1981; Read & Hill, 1985; Grosse, 1988a; Alberdi, 1996; Ramírez *et al.*, 1997; Weinberger & Ramírez, 2001; Peyrou, 2002). La silvicultura de este tipo forestal se basa primariamente en cortas sucesivas de protección que producen rodales coetáneos (Grosse & Quiróz, 1998; Lara *et al.*, 1998; Martínez Velásquez, 1998). Sin embargo, estas especies de *Nothofagus* se pueden manejar a través de cortas de selec-

ción en bosque que originan rodales multietáneos (Chauchard *et al.*, 1994; Martínez Velásquez, 1998). Este sistema consiste en talar los árboles de mayor tamaño de un rodal a intervalos repetidos denominados ciclos de corta. La superficie total de corta se distribuye en claros donde se proveen las condiciones de luminosidad que favorecen el establecimiento de los renovales, mientras que los árboles circundantes proporcionan la protección de éstos contra la deshidratación y el congelamiento (Smith *et al.*, 1997).

En este sistema silvicultural basado en la regeneración natural, la determinación del tamaño, la forma y la disposición de los claros es esencial para alcanzar niveles adecuados de dispersión de semillas y desarrollo de plántulas. Por un lado, en aperturas del dosel muy pequeñas no se registrarían temperaturas extremas aunque la luz podría ser insuficiente para especies intolerantes a la sombra. Por otro lado, en aperturas del dosel demasiado grandes disminuiría la disponibilidad de semillas y aumentaría la mortalidad invernal y estival (Smith *et al.*, 1997). Este estudio describe el patrón espacial de los renovales de *N. dombeiyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* que se establecieron en los claros a lo largo de ocho años desde la implementación del tratamiento silvicultural y discute las posibles causas físicas y ecológicas subyacentes y las implicancias

para el manejo forestal. Se espera que los renovales de las especies arbóreas hayan adoptado un patrón espacial no aleatorio que refleje los cambios en el régimen de luz y los parámetros microclimáticos dependientes provocados por la apertura de la canopia.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio se localizó sobre las laderas S y O del Cerro Tren Tren ($40^{\circ} 12' S$ y $71^{\circ} 26' O$, 1.367 m s.n.m., Parque Nacional Lanín, Argentina) (Figura 1). Se caracteriza por un clima templado húmedo con el mayor volumen de precipitaciones concentrado en el invierno. La temperatura y precipitación medias anuales son $8,8^{\circ} C$ y 2.360 mm, respectivamente, y el viento proviene predominantemente del O y NO (Dirección Provincial de Bosques de Neuquén, datos no publ.). El relieve montañoso está modelado por la glaciación del Pleistoceno y la actividad tectónica (Mercer, 1976), los suelos dominantes se clasifican como Andosoles (Ferrer *et al.*, 1991) y la vegetación corresponde al Distrito del Bosque Caducifolio dentro de la Provincia Subantártica (Cabrera, 1971). Los pobladores rurales pertenecen a la Comunidad Mapuche Curruhuinca y se dedican principalmente a la ganadería y la extracción de madera y leña.

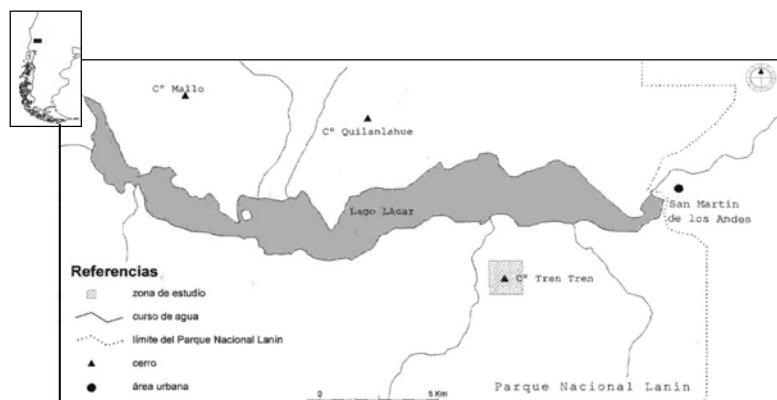


Figura 1. Mapa de localización del cerro Tren Tren ($40^{\circ} 12' S$ y $71^{\circ} 26' O$).

Location of Tren Tren Hill ($40^{\circ} 12' S$ and $71^{\circ} 26' W$).

En 1994 se realizaron cortas de selección en bosque de un rodal mixto compuesto por *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* y se crearon 10 claros a los que dos años después se les colocaron alambrados perimetrales que delimitaron zonas clausuradas al ganado. El rodal medía 9,6 ha y antes de la implementación del sistema silvicultural exhibía una densidad de árboles adultos (diámetro a la altura del pecho DAP, 1,3 m del suelo, > 10 cm) de 206 ind.ha⁻¹ (45 % de *N. dombeyi*, 16 % de *N. obliqua* y 39 % de *N. nervosa*) y renovales (diámetro a la base del tallo $D_B < 10$ cm) de 90 ind.ha⁻¹, y una área basal de 55,8 m²ha⁻¹ (43 %, 20 % y 37 %, respectivamente) (Chauchard *et al.*, 1994). El rodal presentaba un alto grado de coetaneidad con el 78 % de los árboles adultos con edades entre 80 y 200 años y una distribución de tamaños regular con el 74 % de los individuos con DAP entre 40 y 90 cm (Chauchard *et al.*, 1994). El DAP y la altura medias de los árboles dominantes eran 79,4 cm (EE = 10,3) y 32,2 m (EE = 2,17) (n = 9), respectivamente (Chauchard *et al.*, 1994). En el rodal el pastoreo del ganado estaba prácticamente ausente debido a la escasez de pasturas. A través de las cortas se extrajeron 850 m³ de rollizos de los cuales el 40 % correspondió a *N. dombeyi*, el 12 % a *N. obliqua* y el 48 % a *N. nervosa* (Monópoli, 1997). Las estructuras de tamaño y edad y el estado de conservación actuales de los renovales se describió en Dezzotti *et al.* (2003).

Para cada claro se determinó la exposición con brújula, la pendiente con clinómetro, la altitud con altímetro y el límite expandido (*sensu* Runkle, 1992), que correspondió al área delimitada por los troncos de los árboles adultos vivos cuyas copas lo circunscribieron. Para ello, entre estos árboles se midieron la distancia con cinta métrica, la dirección topográfica con brújula y la pendiente con clinómetro. Luego se elaboró un plano de cada claro al cual se le trazaron dos sistemas de transectas. El primero consistió en dos transectas perpendiculares a lo largo de los ejes mayores NE - SO y NO - SE de tal manera que la

superficie quedó dividida en los sectores Norte, Sur, Este y Oeste, y el segundo consistió en dos transectas perpendiculares a lo largo de los ejes mayores N - S y O - E. Para cada claro se estimaron los índices de forma (IF), igual al cociente de las distancias de los ejes mayores N - S y E - O, y regularidad (IR), igual al cociente de los perímetros del claro expandido y de un círculo con un área equivalente al claro expandido.

A cada plano se le superpuso una grilla cuyas intersecciones correspondieron a la posición sistemática de 511 parcelas de muestreo de 0,5 m² cada una. Entre claros, la distancia entre las intersecciones fue variable con el objeto de incluir al menos 20 parcelas de muestreo en la zona clausurada. En cada parcela se contaron los renovales de *Nothofagus* y el patrón espacial se describió mediante el desarrollo de mapas de isolíneas de regeneración, que representaron puntos en el espacio con igual densidad de renovales. Este análisis se realizó con el programa Surfer (Golden Software Inc., Golden, Colorado, USA) que estimó los valores intermedios a través de la interpolación espacial de Krige (1966, en Legendre & Fortin, 1989). Se asumió que todo el espacio tenía una probabilidad no nula de alojar un renoval por lo que se excluyeron del análisis las áreas con tocones, afloramientos rocosos y caminos. A partir de las isolíneas de regeneración se estimó la densidad de renovales a lo largo de los ejes mayores N - S y E - O a intervalos de 5 m.

La captura de semillas de *Nothofagus* caídas durante febrero y abril de 2001 y 2002 se realizó sólo en el claro 6 con 27 trampas de 0,05 m² cada una. En forma equidistante a lo largo de los ejes mayores N - S y E - O se ubicaron tres trampas en cada uno de los puntos de muestreo Periferia Norte, Intermedia Norte, Centro, Intermedia Sur, Periferia Sur, Periferia Oeste, Intermedia Oeste, Intermedia Este y Periferia Este. En todos los claros, en la Periferia Norte, Intermedia Norte, Centro, Intermedia Sur y Periferia Sur se midieron la temperatura del suelo (T_s) y del aire (T_a) y la

humedad relativa del suelo (H_s) y se estimaron la biomasa del sotobosque viva (B) y de la hojarasca (L). Las mediciones se realizaron en forma simultánea en diciembre de 2001 para evitar la variación diaria de las condiciones ambientales. En cada punto de muestreo se realizaron tres mediciones instantáneas de T_s y T_A con un termómetro colocado a 5 cm de profundidad y 10 cm de altura, respectivamente. En cada punto de muestreo se colectaron tres muestras de suelo de 5 dm³ cada una, se pesaron con una balanza de 0,0001 g de precisión (peso húmedo), se secaron en estufa a 105 °C durante 48 horas y se pesaron nuevamente (peso seco). H_s representó la diferencia entre el peso húmedo y seco dividido por el peso seco y expresada en forma porcentual. Para la estimación de B y L en cada punto de

muestreo se instalaron tres parcelas de 0,01 m² cada una donde se colectaron la hojarasca y las hierbas y arbustos presentes, se secaron en estufa a 80 °C durante 48 horas y se pesaron con una balanza de 0,0001 g de precisión.

RESULTADOS

Los claros se localizaron entre los 1.048 y 1.098 m s.n.m., se orientaron preferentemente al SSE y SSO y exhibieron tamaños expandidos de 1.587 a 4.322 m² y pendientes máximas de hasta 34°. Los claros 3, 7 y 9 exhibieron $IF > 1$ (dispuestos a lo largo de una dirección E - O) mientras que los claros 1, 4, 5, 8 y 10 mostraron $IF < 1$ (dispuestos a lo largo de una dirección N - S). El claro 4 fue el más re-

Tabla 1. Características de los claros 1 al 10. Se indican la pendiente (S), la exposición (E), el perímetro (P), el área (A), el diámetro máximo (D), los índices de forma (IF) y regularidad (IR) y las densidades de adultos que conforman el límite del claro y renovales. Nd: **N. dombeyi**, No: **N. obliqua**, Nn: **N. nervosa**, X: media, EE: error estándar, n: número de muestras.

Characteristics of the 10 gaps. Slope (S), topographic direction (E), perimeter (P), area (A), maximum diameter (D), form (F) and regularity indices (R) of gaps, and densities of adult trees that circumscribe the gaps and regeneration are shown. Nd: **N. dombeyi**, No: **N. obliqua**, Nn: **N. nervosa**, X: mean, EE: standard error, n: sample size.

N°	Características de los claros								Densidad de plantas								
	S	E	P	A	D (m)		IF	IR	Adultos				Renovales				
					N-S	E-O			n	Nd	No	Nn	n	Nd	No	Nn	Total
(°)	(m)	(m ²)					(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(x 10 ³ ind. ha ⁻¹)		
1	8	SSO	237	1.587	85,4	41,0	0,5	1,7	19	31,6	5,3	63,1	99	93,5	0	6,5	38,3
2	9	SSE	492	4.322	90,7	90,9	1,0	2,1	35	54,3	0	45,7	396	91,2	3,2	5,6	141,4
3	7	SSE	320	2.195	55,7	66,5	1,2	1,9	31	61,9	14,3	23,8	224	57,3	26,4	16,3	72,1
4	33	OSO	337	3.373	96,0	82,6	0,9	1,6	34	66,7	12,1	21,2	99	66,7	23,2	10,1	36,7
5	6	SE	271	2.022	72,3	51,0	0,7	1,7	29	44,5	11,1	44,4	187	77,5	3,8	18,7	110,0
6	10	SSE	357	2.747	74,0	75,3	1,0	1,9	38	16,7	61,1	22,2	738	55,6	40,7	3,7	301,2
7	16	ENE	415	2.968	67,5	101,0	1,5	2,2	40	68,4	5,3	26,3	105	47,6	18,1	34,3	32,8
8	16	SSE	342	2.125	80,8	48,7	0,6	2,1	34	51,5	3,0	45,5	258	76,7	7,8	15,5	109,8
9	34	SSE	302	2.175	61,2	84,0	1,4	1,8	29	21,4	3,6	75,0	138	88,7	6,2	5,1	59,8
10	8	SSO	390	3.090	87,0	81,6	0,9	2,0	34	59,4	0	40,6	235	47,7	20,9	31,4	100,0
		X		346	2.660	77,1	72,3			48,3	12,3	39,4		68,0	20,1	11,9	97,0
		EE		23	255	13,2	19,8			5,9	5,7	5,7		5,6	4,1	3,4	25,2

gular (IR = 1,6) mientras que el 7 fue el más irregular (IR = 2,2). En los claros la densidad de renovales se estimó en 97.006 ind.ha⁻¹ y la especie significativamente más abundante fue *N. dombeyi* con el aporte del 68 %, mientras que *N. obliqua* y *N. nervosa* aportaron el 22 y 10 % restante, respectivamente (prueba de Kruskal-Wallis, $P < 0,05$, $n = 511$) (Tabla 1).

La densidad de renovales no guardó ninguna relación univariada estadísticamente sig-

nificativa con IF (Figura 2A), IR (Figura 2B) y el tamaño de los claros (Figura 2C) (ANOVA, $P \geq 0,05$). Por ejemplo, el claro 1 presentó una orientación N - S (IF = 0,5; el menor), una alta regularidad (IR = 1,7) y un tamaño de 1.587 m² (el menor), mientras que el claro 7 presentó una orientación E - O (IF = 1,5; el mayor), una alta irregularidad (IR = 2,2; el más irregular) y un tamaño de 2.968 m². Sin embargo, ambos presentaron una densidad de renovales similar con 38.300 y 32.800 ind.ha⁻¹, respectivamente (Tabla 1). Los renovales de *Nothofagus* exhibieron un patrón espacial agrupado representado por la disposición de las iso-líneas de regeneración (Figura 3) y los elevados coeficientes de variación de la densidad de renovales entre parcelas que variaron entre 193 % (claro 8) y 418 % (claro 7). En general, los agrupamientos de los renovales se concentraron en la periferia de los claros, principalmente en los sectores Norte, Este y Oeste, mientras que en los sectores Sur y central se observó en general la ausencia o escasa presencia de renovales (Figuras 3, 4 y 5). Sin embargo, los claros 8 y 10 presentaron una abundancia de plántulas relativamente alta en el sector Sur (Figura 3). Los cambios en la densidad de renovales a lo largo del espacio fueron más acentuados a lo largo del eje N - S en comparación con el E - O (Figura 5). A lo largo del eje mayor N - S, la densidad de renovales fue máxima en el sector septentrional hasta una distancia de aproximadamente 20 m del borde para luego decrecer y alcanzar valores estables y bajos desde aproximadamente los 40 m y hasta el borde meridional. A lo largo del eje mayor E - O la densidad fue máxima en ambos bordes mientras que en el sector central fue comparativamente baja (Figura 5). En las tres especies analizadas, la densidad de renovales tendió a disminuir en el sector intermedio, central y meridional de los claros (Figura 6).

La temperatura, humedad y cobertura de plantas difirieron significativamente en las diferentes posiciones de los claros (prueba de Kruskal-Wallis, $P < 0,05$) (Figura 7). T_s y T_A

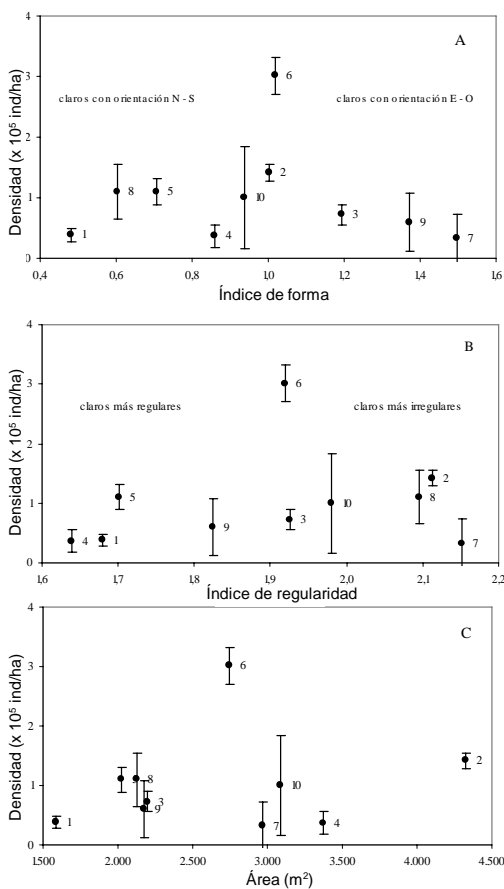


Figura 2. Densidad de renovales de *Nothofagus* con relación a los índices de forma (A) y regularidad (B) y al tamaño de los claros 1 al 10 (C). Las barras indican el error estándar de la media.

Regeneration density of *Nothofagus* in relation to form (A) and regularity indices (B) and size of the gaps 1 to 10 (C). Bars indicate the standard error of the mean.

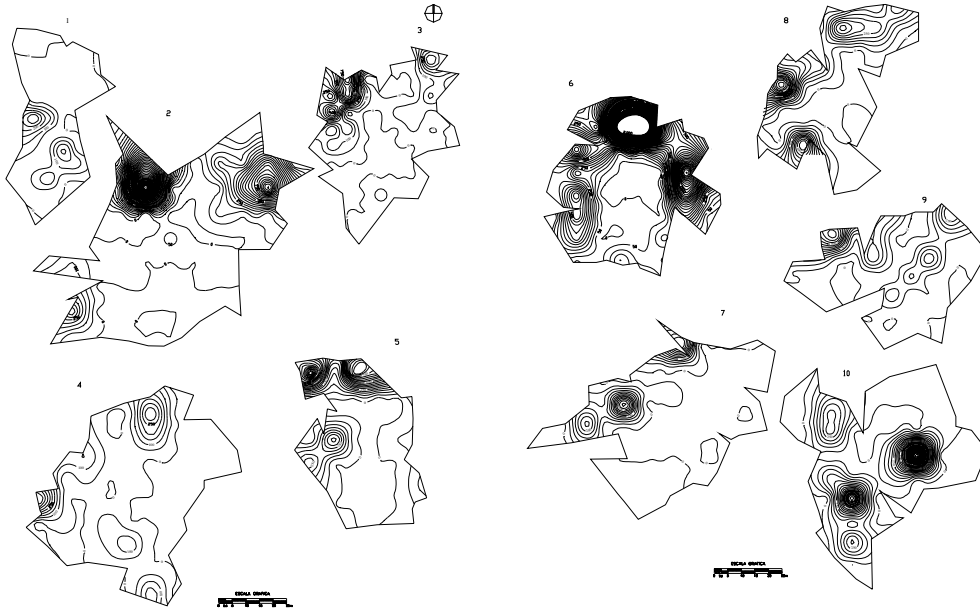


Figura 3. Isolíneas de regeneración ($\times 10^3 \text{ ind. ha}^{-1}$) en los claros 1 al 10. Equidistancia = $50.000 \text{ ind. ha}^{-1}$.
 Regeneration isolines ($\times 10^3 \text{ ind. ha}^{-1}$) in gaps 1 to 10. Equidistance = $50,000 \text{ ind. ha}^{-1}$.

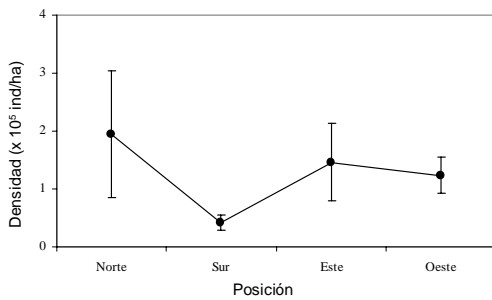


Figura 4. Densidad de renovales de *Nothofagus* en los cuatro sectores de los 10 claros. Las barras indican el error estándar de la media. Al menos una densidad difiere estadísticamente de las demás (prueba de Kruskal - Wallis, $P < 0,05$).

Regeneration density of *Nothofagus* species within the four zones of the 10 gaps. Bars indicate the standard error of the mean. At least one density statistically differs from the others (Kruskal - Wallis test, $P < 0.05$).

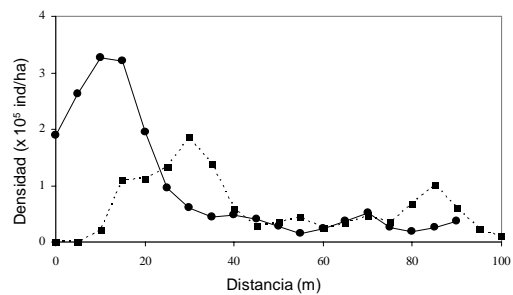


Figura 5. Densidad de renovales de *Nothofagus* a lo largo de los ejes mayores N - S (círculos, línea continua) y O - E (cuadrados, línea discontinua) de los 10 claros, estimada cada 5 m a partir de las isólinas de regeneración. En cada uno de los ejes, al menos una densidad difiere estadísticamente de las demás (prueba de Kruskal - Wallis, $P < 0,05$).

Regeneration density of the three species of *Nothofagus* along the N - S (circles, continuous line) and W - E largest axis (squares, dotted line) of the 10 gaps, estimated in 5 m-intervals from the regeneration isolines. Within each axis, at least one density statistically differs from the others (Kruskal - Wallis test, $P < 0.05$).

tendieron a aumentar a lo largo de la dirección N - S y alcanzaron en la Periferia Sur los valores máximos de 12,2 °C (EE = 0,3, n = 10) y 18,7 °C (EE = 0,6, n = 10), respectivamente (Figura 7A). Los valores más altos de H_s se presentaron en la Periferia Norte (72,3 %, EE = 6,5, n = 10) y el Centro (97,5 %, EE = 18,5,

n = 10) y los más bajos en la Intermedia Sur (57,7 %, EE = 4,6, n = 10) y Periferia Sur (47,2 %, EE = 4,2, n = 10) (Figura 7A). B mostró los valores máximos en el Centro (860 g m⁻², EE = 290, n = 10) y en la Intermedia Sur (840 g m⁻², EE = 290, n = 10) y disminuyeron marcadamente hacia la Periferia Norte (234 g m⁻², EE

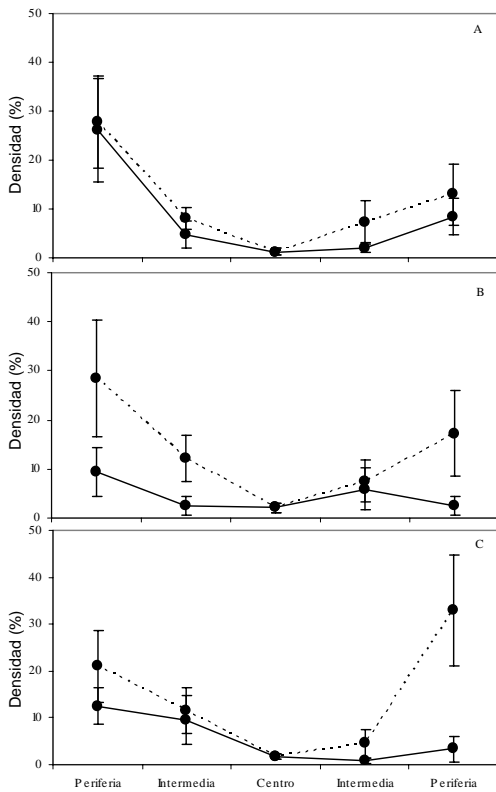


Figura 6. Densidad de renovales de *N. dombeyi* (A), *N. obliqua* (B) y *N. nervosa* (C) en los nueve puntos de muestreo a lo largo de los ejes mayores N - S (línea continua) y O - E (línea discontinua) de los 10 claros. Las barras indican el error estándar de la media. En cada uno de los ejes, al menos una densidad difiere estadísticamente de las demás (prueba de Kruskal - Wallis, $P < 0,05$).

Regeneration density of *N. dombeyi* (A), *N. obliqua* (B), and *N. nervosa* (C) in the nine sampling points along the N - S (continuous line) and W - E largest axis (dotted line) of the 10 gaps. Bars indicate the standard error of the mean. Within each axis, at least one density statistically differs from the others (Kruskal - Wallis test, $P < 0.05$).

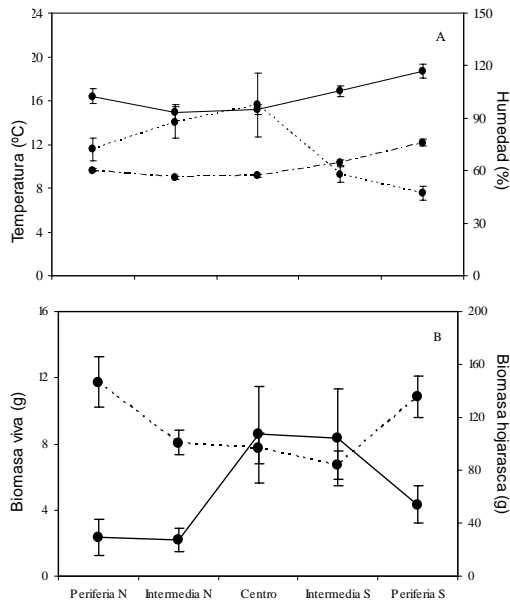


Figura 7. Valores medios para las variables temperatura del suelo (línea rayada) y del aire (línea continua, eje de ordenadas primario), humedad del suelo (línea punteada, eje de ordenadas secundario) (A) y biomasa (línea continua, eje de ordenadas primario) y hojarasca (línea punteada, eje de ordenadas secundario) (B) en los cinco puntos de muestreo a lo largo del eje mayor N - S de los 10 claros. En todos los casos existen diferencias significativas de cada variable entre la posición dentro de los claros (prueba de Kruskal-Wallis, $P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media para n = 10.

Mean values for the variables soil (slashed line) and air temperature (continuous line, primary y-axis), soil humidity (dotted line, secondary y-axis) (A), and live biomass (dotted line, secondary y-axis) and death biomass (solid line, primary y-axis) (B) in the five sampling points along the largest axis N - S of the 10 gaps. In all cases, there are significant differences within variables amongst gap positions (Kruskal-Wallis test, $P < 0.05$). Bars indicate the standard error of the mean for n = 10.

= 110, n = 10) y Periferia Sur de los claros (431 g m⁻², EE = 110, n = 10) (Figura 7B). Contrariamente, L exhibió un patrón inverso con los valores más altos en las posiciones periféricas (e.g., Periferia Norte 14.666 g m⁻², EE = 1.917, n = 10 y Periferia Sur 13.561 g m⁻², EE = 1.559, n = 10) y el más bajo en el Centro (9.663 g m⁻², EE = 1.210, n = 10) (Figura 7B).

La abundancia de semillas caídas durante 2001 y 2002 varió significativamente entre las diferentes especies y posiciones del claro 6 (prueba de Kruskal-Wallis, P < 0,05) (Figura 8). Para *N. dombeyi*, la densidad se estimó en 5.473 semillas m⁻² (EE = 529, n = 27), para *N. obliqua* en 1.017 semillas m⁻² (EE = 74, n =

27) y para *N. nervosa* en 6 semillas m⁻² (EE = 3, n = 27). Para *N. dombeyi*, la densidad de semillas decreció a lo largo de los ejes N - S y E - O, la mayor cantidad se observó en la Periferia Norte (10.176 semillas m⁻², EE = 1.191) y O (6.750 semillas m⁻², EE = 65) y la menor en la Periferia Sur (2.550 semillas m⁻², EE = 76) y Periferia Este (3.181 semillas m⁻², EE = 6) (Figura 8A). Para *N. obliqua*, la menor abundancia se observó en la Periferia Norte (394 semillas m⁻², EE = 33), mientras que en las demás posiciones la cantidad de semillas caídas varió entre 838 y 1.182 semillas m⁻² (Figura 8B).

DISCUSIÓN

El reclutamiento natural del bosque de *Nothofagus* fue satisfactorio a juzgar por la diferencia de densidad de renovales antes (90 ind.ha⁻¹) y después (97.006 ind.ha⁻¹) de la aplicación de las cortas reproductoras. Los agrupamientos de renovales, localizados principalmente en los bordes septentrional, oriental y occidental de los claros, reflejaría el efecto sobre especies intolerantes a la sombra de los cambios del régimen de luz producidos por la intervención silvicultural. La silvicultura constituye esencialmente una serie controlada de disturbios ecológicos que modifican en forma deliberada los reguladores y recursos del bosque e imitan las perturbaciones naturales compatibles con las estrategias de desarrollo de las plantas (Aplet *et al.*, 1993). El régimen de luz y los parámetros microclimáticos dependientes se modifican sustancialmente y ejercen una importante influencia sobre la regeneración natural (Smith *et al.*, 1997). Por ejemplo, la radiación total diaria que llega al suelo debajo de una canopia cerrada de un bosque maduro es normalmente menos del 5 % de lo que llega a las áreas completamente abiertas (Canham *et al.*, 1990; Ashton & Larson, 1996).

En las latitudes intermedias y altas del hemisferio sur, los sectores central y meridional de un claro expuesto principalmente hacia el sur reciben una mayor cantidad de radiación

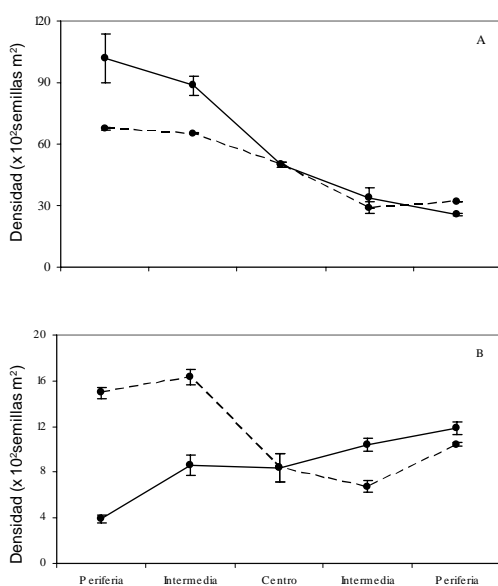


Figura 8. Densidad de semillas de *N. dombeyi* (A) y *N. obliqua* (B) caídas durante 2001 y 2002 en los nueve puntos de muestreo a lo largo de los ejes mayores N - S (línea continua) y O - E (línea punteada) del claro 6. Las barras indican el error estándar de la media para n = 3.

Seeds density of *N. dombeyi* (A) and *N. obliqua* (B) fallen during 2001 and 2002 in the nine sampling points along the N - S (continuous line) and W - E largest axis (dotted line) in gap 6. Bars indicate the standard error of the mean for n = 3.

ción que el sector septentrional, que se caracteriza por la alta reflexión y absorción de energía por parte de los árboles adyacentes (Chazdon & Fetcher, 1984; Canham *et al.*, 1990; Geiger *et al.*, 1995). En estas posiciones, durante un día despejado de las estaciones cálidas el balance de energía altamente positivo ocasiona elevadas temperaturas del aire y el suelo, y mortalidad por desecación y aumento de la respiración de las plantas en estado suculento. Cuando la planta extiende la raíz profundamente y el tallo alcanza los estratos de aire más turbulentos la pérdida de agua ya no está controlada por la evaporación directa sino por la transpiración y la gravedad (Minckler & Woerheide, 1965; Kozlowski & Pallardy, 1997; Smith *et al.*, 1997). El sector central del claro, desprotegido de los árboles adyacentes, exhibe durante la noche despejada de las estaciones frías un balance de energía altamente negativo debido a la disipación de calor que provoca bajas temperaturas. Por consiguiente aumentaría la mortalidad de los renovales por descalce, estrés hídrico y congelamiento. En el borde del claro el balance neto diurno positivo y nocturno negativo tiende a ser menor debido al efecto amortiguador de los diferentes estratos de vegetación (Canham *et al.*, 1990). Además, los Andosoles cuando se exponen a la radiación directa alcanzan altas temperaturas diurnas debido a sus bajos valores de capacidad térmica, conductividad y albedo, y son susceptibles al fenómeno de disminución irreversible de la capacidad de almacenamiento de agua luego del desecamiento (Driessen & Dudal, 1991). Consecuentemente, la mortalidad por deshidratación de los renovales localizados en el centro podría aumentar.

En los claros analizados, el aumento de la temperatura del suelo y el aire y la disminución de la humedad relativa del suelo a lo largo del eje N - S se asociaría con la heterogeneidad del régimen de luz. En el centro del claro, la menor abundancia de hojarasca se correspondería con el mayor calentamiento de la superficie del suelo que promovería la des-

composición, y con la lejanía de los árboles adyacentes que aportarían material. También, en el centro de los claros el mayor desarrollo de las especies del sotobosque inhibiría el establecimiento y crecimiento de las plántulas debido a la competencia por recursos aéreos y subterráneos. La disponibilidad de semillas no constituiría una limitación para la colonización de plantas del centro de los claros.

La mayor sobrevivencia y crecimiento de *Nothofagus* en condiciones de semisombra que ocurren en las áreas periféricas de los claros se citó previamente. Por ejemplo, Aguilera & Fehlandt (1981), Guerra (1986) y Grosse & Bourke (1988) señalaron que en vivero los juveniles de *N. nervosa*, *N. obliqua* y *N. dombeyi* experimentaron un mayor desarrollo bajo una intensidad luminosa intermedia. Grosse (1988b) expresó que en plantaciones llevadas a cabo en bosques alterados los juveniles de *N. nervosa* y *N. obliqua* exhibieron una sobrevivencia de más del 90 % en condiciones de sombra intermedia, y una mortalidad total y del 50 % con una canopia cerrada y abierta en forma completa, respectivamente. Müller-Using & Schlegel (1981) indicaron que en condiciones experimentales, durante las dos primeras estaciones de crecimiento las plántulas de *N. nervosa*, *N. obliqua* y *N. dombeyi* exhibieron una biomasa y un tamaño significativamente mayores bajo un régimen de luminosidad relativa intermedia en comparación con un régimen de luminosidad relativa alto y bajo. Peyrou (2002) también encontró una alta mortalidad invernal de renovales de estas tres especies en condiciones experimentales de luminosidad completa.

Los micrositios más favorables para el establecimiento de los renovales de *Nothofagus* fueron los bordes septentrional, oriental y occidental de los claros que representarían lugares menos expuestos a la sequía, al congelamiento y a la presencia de hierbas y arbustos. Los resultados indican que en situaciones ambientales equivalentes a la examinada, los claros deberían diseñarse en forma alargada a lo largo de una dirección E - O para

promover el proceso de regeneración en toda la superficie. Los claros deberían tener un ancho máximo de alrededor de 40 a 50 m que representaría hasta una vez y media la altura de los árboles circundantes. Minckler y Woerheide (1965) y Geiger *et al.* (1995) indican que los mayores extremos de temperatura tienden a ocurrir cuando el diámetro de los claros excede esta proporción, mientras que cuando tienen uno de más de 2 ó 3 veces esta altura las condiciones del centro son similares a las que prevalecen en aperturas mucho más grandes. Martínez Velásquez (1998) sugirió un diámetro máximo de claro de 40 m para el manejo de rodales maduros de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa*. Es necesario continuar las investigaciones para mejorar la comprensión de las relaciones entre la arquitectura de los claros y la regeneración para maximizar la colonización, la sobrevivencia y el crecimiento de las especies que conforman este tipo forestal.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la colaboración durante las diferentes instancias del proyecto de M. Rodríguez-Arias, D. Roat, A. Parisi, L. Chauchard, V. Fontana, S. Goicoechea, E. Crivelli, A. Mortoro, L. Olmos, P. Pezzali, A. Martínez y F. Cuevas (Universidad Nacional del Comahue). Agradecemos a la Comunidad Mapuche Curruhuinca por permitirnos coleccionar información y al Departamento Forestal del Parque Nacional Lanín por la asistencia técnica. The International Foundation of Science (D - 2.948) y la Universidad Nacional del Comahue (PI S004 - S007) financiaron este estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilera, L. & A. Fehlandt. 1981. Desarrollo inicial de *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Bl. bajo tres grados de sombra. Tesis de grado, Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 101 pp.
- Alberdi, M. 1996. Ecofisiología de especies leñosas de los bosques higrófilos templados de Chile: resistencia a la sequía y bajas temperaturas. En: Ecología de los bosques nativos de Chile. Armesto J.J., C. Villagrán & M. Kalin Arroyo Ed. Universitaria, Santiago de Chile. pp. 279-300.
- Aplet, G., N. Johnson, J. T. Olson & V. A. Sample. 1993. Defining sustainable forestry. Island Press, Washington. 328 pp.
- Armesto, J. J., J. Mitchell & C. Villagrán. 1986. A comparison of spatial patterns of trees in some tropical and temperate forests. *Biotropica* 18: 1-11.
- Ashton, P. M. & B. C. Larson. 1996. Germination and seedling growth of *Quercus* (section *Erythrobalanus*) across openings in a mixed deciduous forest of southern New England, USA. *Forest Ecology and Management* 80: 81-94.
- Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1-42.
- Canham, C. D., J. S. Denslow, W. J. Platt, J. R. Runkle, T. A. Spies & P. S. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 620-631.
- Chauchard, L., A. Forgues & M. Fernández. 1994. Plan de manejo cerro Tren Tren. Informe Técnico, Asentamiento Universitario San Martín de los Andes, Universidad Nacional del Comahue, S.M.Andes, Argentina. 21 pp.
- Chazdon, R. L. & N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Dezzotti, A., R. Sbrancia, M. Rodríguez-Arias, D. Roat & A. Parisi. 2003. Regeneración de un bosque mixto de *Nothofagus* (Nothofagaceae) después de una corta selectiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 591-602.
- Driessen, P. M. & R. Dudal. 1991. The major soils of the world. Agricultural University Wageningen - Katholieke Universiteit Leuven, Zutiphen. 310 pp.
- Ferrer, J. A., J. A. Irizarri & J. M. Mendía. 1991. Estudio regional de suelos de la provincia de Neuquén. Consejo Federal de Inversiones - Consejo de Planificación y Acción para el Desarrollo de Neuquén 1: 1-159.
- Geiger, R., R. H. Aron & P. Todhunter. 1995. The climate near the ground. Viewveq, Braunschweig. 528 pp.
- Good, B. & S. Whipple. 1982. Tree spatial patterns: South Carolina bottomland and swamp forests. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109: 529-536.
- Grosse, H. 1988a. Desarrollo de plantas de los

- géneros *Fagus* y *Nothofagus* en función de la luminosidad: revisión bibliográfica. *Ciencia e Investigación Forestal* 3: 114-120.
- Grosse, H.** 1988b. Crecimiento de plantaciones de raulí y roble bajo dosel en dependencia del grado de luminosidad y fertilización. *Ciencia e Investigación Forestal* 2: 13-30.
- Grosse, H. & M. Bourke.** 1988. Desarrollo de raulí en vivero bajo distintos niveles de luminosidad y espaciamiento. *Ciencia e Investigación Forestal* 3: 1-11.
- Grosse, H. & I. Quiróz.** 1988. Silvicultura de los bosques de segundo crecimiento de roble, raulí y coigüe en la región centro-sur de Chile. En: *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*. Donoso C. & A. Lara Eds. Universitaria, Santiago de Chile. pp. 95-128.
- Guerra, P.** 1986. Reconocimiento de especies del género *Nothofagus* en estado de plántulas. Publicación Asociación Amigos del Árbol. Tucumán. 29 pp.
- Hill M.O.** 1973. Intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology* 61: 225-235.
- Hutchings M.J.** 1997. The structure of plant populations. En: *Plant ecology*. Crawley M.J. Ed. Blackwell, Oxford. pp. 325-358.
- Kenkel N.C.** 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69: 1017-1024.
- Kershaw K.A. & J.H. Looney.** 1985. Quantitative and dynamic plant ecology. Edward Arnold, London. 282 pp.
- Kozłowski T. & S. Pallardy.** 1997. *Physiology of woody plants*. Academic Press, San Diego. 411 pp.
- Lara A., C. Donoso, P. Donoso, P. Núñez & A. Cavieres.** 1998. Normas de manejo para raleo de renovales del tipo forestal roble-raulí-coigüe. En: *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*. Donoso C. & A. Lara Eds. Universitaria, Santiago de Chile. pp. 129-144.
- Lara, A., P. Rutherford, C. Montory, D. Bran, A. Pérez, S. Clayton, J. Ayesa, J. Barrios, M. Gross & G. Iglesias.** 1999. Vegetación de la eco-región de los Bosques Valdivianos. *Fundación Vida Silvestre Boletín Técnico* 51: 1-29.
- Legendre, P. & M. J. Fortin.** 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Martínez Velásquez, A.** 1998. Silvicultura práctica en renovales puros y mixtos, y bosques remanentes originales del tipo forestal roble-raulí-coigüe. En: *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*. Donoso C. & A. Lara Eds. Universitaria. Santiago de Chile. pp.145-175.
- Mercer, J.** 1976. Glacial history of southernmost South America. *Quaternary Research* 6: 125-166.
- Minckler, L. S. & J. D. Woerheide.** 1965. Reproduction of hardwood 10 years after cutting as affected by site and opening size. *Journal of Forestry* 63: 103-107.
- Monópoli, J.** 1997. Evaluación y seguimiento de un plan de manejo forestal. Informe de Práctica Laboral, Asentamiento Universitario S.M.Andes, Universidad Nacional del Comahue, San Martín de los Andes, Argentina. 27 pp.
- Müller-Using, B. & F. Schlegel.** 1981. The development of seedlings of Chilean *Nothofagus* species in a shaded area. *Plant Research and Development* 12: 152-184.
- Oliver, C. D.** 1981. Forest development in North America following major impacts. *Forest Ecology and Management* 3: 153-168.
- Peet, R. & N. Christensen.** 1987. Competition and tree death. *BioScience* 37: 586-595.
- Peyrou, M. C.** 2002. Capacidad fotosintética de plántulas de tres especies del bosque mixto de *Nothofagus* y su relación con el manejo silvícola. Tesis de grado, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Argentina. 86 pp.
- Ramírez, C., C. San Martín, A. Oyarzún & H. Figueroa.** 1997. Morpho-ecological study of the South American species of the genus *Nothofagus*. *Plant Ecology* 130: 101-109.
- Read, J. & R. S. Hill.** 1985. Photosynthetic responses to light of Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rain forest dynamics. *New Phytologist* 101: 731-743.
- Runkle, J. R.** 1992. Guidelines and sample protocol for sampling forest gaps. U.S. Department of Agriculture. Forest Service General, Technical Report PNW-GTR-293. 38 pp.
- Smith, D. M., B. C. Larson, M. J. Kelty & P. M. Ashton.** 1997. *The practice of silviculture: applied forest ecology*. Wiley, New York. 537 pp.
- Veblen, T. T.** 1989. *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 365-371.
- Veblen, T. T., F. Schlegel & B. Escobar.** 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in the Valdivian Andes, Chile. *Journal of Ecology* 68: 1-31.
- Weinberger, P. & C. Ramírez.** 2001. Microclima y regeneración natural de raulí, roble y coigüe (*Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeiyi*). *Bosque* 22: 11-26.
- Whipple, S.** 1980. Population dispersion patterns of trees in a southern Louisiana hardwood forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 71-76.
- Williamson, G.** 1975. Pattern and seral composition in an old-growth beech-maple forest. *Ecology* 56: 727-731.