

# TESIS DOCTORAL EN CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES

## **Bosques Mixtos de *Nothofagus pumilio* y *N. betuloides*: ¿Son Estables? Aproximación basada en el estudio de las primeras etapas de su ciclo de regeneración natural**

Por

Ing. Forestal Mónica Toro Manríquez

Dra. María Vanessa Lencinas  
CADIC-CONICET (directora)

Dra. Rosina Soler  
CADIC-CONICET (directora)

Dr. Marcelo Barrera  
UNLP (asesor académico)



FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

La Plata, Argentina

2019

*Dedicado*

*A mi madre, padre y hermanos*

*A Ale*

*A Pu*

*Y a esta hermosa Isla y sus bosques de Nothofagus*

## Agradecimientos

Mis más sinceros agradecimientos van dedicados a a mis directoras de tesis, Dra. María Vanessa Lencinas (CADIC-CONICET) y Dra. Rosina Soler (CADIC-CONICET); a mis directores de beca doctoral CONICET, al Dr. Guillermo Martínez Pastur (CADIC-CONICET) y Dr. Álvaro Promis (Universidad de Chile); y a mi asesor académico de la Universidad Nacional de La Plata, Dr. Marcelo Barrera (LISEA-UNLP), por sus constantes consejos, guía en el trabajo, estímulos para la superación, compañía, gratos momentos y asesoramiento en todos los ámbitos durante mi carrera de doctorado.

A los miembros del comité evaluador de la tesis de doctorado y personal asesor de la Universidad Nacional de La Plata. A Corina Graciano y Lelia Gualteri, muchas gracias por todo.

A CONICET por el financiamiento de beca doctoral (latinoamericana) para desarrollar mis estudios de doctorado, la cual permitió mejorar mi formación científica a través de cursos, pasantías e innumerables viajes a congresos y reuniones científicas. Al CADIC por la infraestructura necesaria para comenzar y culminar mi trabajo de doctorado y por la facilitación en cuanto a la vivienda. Al personal de CADIC de diversa índole. Al Laboratorio de Recursos Agroforestales del CADIC-CONICET por los espacios de trabajo, equipos y todo lo necesario para el procesamiento de muestras.

A la Administración de Parques Nacionales (Ley 22.351), por permitir la autorización de mi proyecto de Investigación: “Ciclo de regeneración natural en bosques mixtos de *Nothofagus pumilio* y *N. betuloides*, ¿Son estables o dinámicos?”, en el Parque Nacional de Tierra del Fuego, Ushuaia, Argentina.

Al MSc. Alejandro Huertas Herrera, mi compañero personal, por su incondicional apoyo en lo académico y por acompañarme en el día a día.

Al Dr. Juan Manuel Cellini por su asesoría y colaboración en terreno respecto a las plantas de *Nothofagus*. Al botánico y curador Víctor Ardiles del Museo de Historia Natural de Santiago de Chile, por su instrucción y enorme colaboración respecto a las plantas no vasculares de los bosques mixtos. A la Ing. Ana Paula Blazina por su enorme colaboración en terreno y laboratorio, sobretodo en la última fase de este trabajo.

A tod@s quienes han contribuido en el desarrollo de la tesis, principalmente en la toma de datos, asesoramientos y procesamiento de muestras (por orden alfabético de apellido): Patricio Alonso, Miriam Arena, Julieta Benítez, Gimena Bustamante, Richard Dragomir, Sarah Kather, Montserrat Leal, Romina Mansilla, Luciana Mestre, Juan Andrés Miller, Yamina Micaela Rosas, Soledad Schwartz, Francisco Sola.

A Victoria Mosqueira y Carolina Zimicz por su aliento y buenas energías en este último tiempo. A Luis Santamaría y Milena Cruz por todos los momentos invaluable.

A Mónica, mi madre, a pesar de la distancia, no ha dejado de alentarme y enviarme todo el entusiasmo para que logre mis metas.

Finalmente agradezco al Consulado de Chile en Ushuaia, al Honorable Cónsul, Luciano Parodi Gambetti (en el período 2014- 2018) por su constante estímulo por unir nuestra cooperación binacional. A la Palmira Cárdenas y. Francisco Leal por su apoyo en tramitaciones relacionadas con Chile. Gracias amigos por hacerme sentir como en casa.

## Resumen

**Introducción:** La variación en la fenología reproductiva de las especies es un mecanismo importante para mantener la coexistencia de las mismas en los bosques mixtos. En estos, el impacto de los factores limitantes (bióticos y abióticos) en el éxito reproductivo podría estar influenciando sobre las proporciones de las especies que los conforman, variando entre una condición estable y una transición hacia tipos forestales monoespecíficos. Este estudio permite una aproximación basada en las primeras etapas del ciclo de regeneración natural de los bosques mixtos de *Nothofagus* deciduos-siempreverdes en Tierra del Fuego, evaluando las etapas de floración, pre-dispersión y post-dispersión de nueces, instalación y supervivencia de plantas de regeneración, y de los factores de pérdida en cada etapa, para tres tipos de bosques mixtos: con dominancia de la especie caducifolia *Nothofagus pumilio*, con dominancia de la especie siempreverde *Nothofagus betuloides* y con una proporción de aproximadamente 1:1 de ambas especies, comparando dos localizaciones geográficas (costa y montaña), durante tres ciclos de regeneración completos (C1: 2013-2014, C2: 2014-2015, C3: 2015-2016) y dos años posteriores a la instalación de las tres cohortes generadas (hasta enero 2018).

**Objetivo:** Determinar si los bosques mixtos de *Nothofagus* de Tierra del Fuego, considerando tres condiciones diferentes de dominancia de *N. pumilio* y *N. betuloides* y dos localizaciones geográficas características, se encuentran en un estado estable o representan transiciones hacia tipos forestales con dominancia de una especie, a través del análisis de las primeras etapas de su ciclo de regeneración natural (floración, pre- y post dispersión de nueces, instalación de plántulas y supervivencia de plantas); y de la probabilidad de transición desde la flor hasta la plántula.

**Área de estudio:** Bosques coetáneos de *Nothofagus* (>250 años) sin impacto de cosecha, al sur-oeste de Tierra del Fuego (Argentina). Los rodales de costa se ubicaron cercanos al Canal del Beagle, dentro del Parque Nacional Tierra del Fuego, mientras que los rodales de montaña, se ubicaron hacia el interior de la Isla, en el Paso Garibaldi (Cordillera de Los Andes fueguinos).

**Metodología:** i) Caracterización de la estructura forestal, microclima, variables físico-químicas de los suelos, y de ensambles de plantas del sotobosque (vasculares y no vasculares), ii) Instalación de trampas para la recolección mensual de biomasa aérea, cuantificación de estructuras reproductivas y no reproductivas en las etapas de floración, pre- y post-dispersión; iii) Seguimiento de parcelas permanentes de regeneración para analizar instalación de plantas y supervivencia de las plantas; (iv) análisis de probabilidades de transición mediante un enfoque integrado.

**Resultados:** Los tres tipos de bosque presentaron distintas características en su estructura forestal, microclimáticas, edáficas, y del sotobosque, de acuerdo a su composición y fases de desarrollo. Sin embargo, la localización del paisaje ejerció una fuerte influencia sobre la estructura del dosel, de los suelos

y de las plantas en el sotobosque. La producción de flores, nueces inmaduras y maduras varió interanualmente para ambas especies en los tipos de bosque, donde el ciclo 1 presentó desventajas en dispersión respecto a los demás ciclos. Durante la floración, las limitantes más importantes para ambas especies arbóreas fueron las pérdidas derivadas en nueces vacías, las cuales se atribuyen a un mecanismo de autoincompatibilidad durante la fecundación del óvulo. Durante la pre-dispersión, las mayores pérdidas generadas para ambas especies fueron por la caída de nueces inmaduras en forma prematura, asociada mayormente a eventos climáticos extremos (*e.g.* heladas tardías), pero para *N. betuloides* también fueron importantes aquellas pérdidas asociadas a factores bióticos por causa de aves e insectos. En la post-dispersión, *N. pumilio* presentó en general mayores pérdidas asociadas al forrajeo de nueces, y principalmente en la montaña. Para *N. betuloides*, estas pérdidas fueron similares entre los distintos factores evaluados, aunque ligeramente mayores por nueces llenas que no germinarán (por haber sido abortadas, estar muertas o ser no viables) antes de la estratificación invernal. Al final de cada ciclo, la proporción de plántulas potenciales para la instalación fue más alta para *N. pumilio* y en bosques de montaña que para *N. betuloides* y en la costa. Sin embargo, *N. betuloides* presentó un banco de plantas de mayor edad persistente y permanente, con mayor supervivencia en el tiempo, y más asociadas a micrositios con briófitas.

**Conclusión:** La evaluación de factores bióticos y abióticos es fundamental para detectar las principales causas de pérdida de estructuras reproductivas en el ciclo de regeneración, siendo en muchos casos diferente entre ambas especies estudiadas (*e.g.* mayores pérdidas por forrajeo durante la post-dispersión en *N. pumilio*, pero mayores por nueces no viables y pérdidas en la estratificación invernal en *N. betuloides*). La localización geográfica ejerce una fuerte influencia sobre el ciclo reproductivo de las especies, siendo ésta tan importante como el tipo de bosque. El enfoque integrado demuestra que los rodales de montaña tienen mayores probabilidades de producir una plántula que la costa, y que *N. pumilio* presenta una mejor probabilidad de transición que *N. betuloides*. Por lo tanto, en los bosques mixtos la tendencia sería a ser bosques no estables.

**Palabras clave:** árboles deciduos, árboles siempreverdes, dinámica natural, localización geográfica, Tierra del Fuego

## Abstract

**Introduction:** Variation in reproductive phenology among species is an important mechanism to maintain species coexistence in mixed forests. In these forests, the impact of the limiting factors (biotic and abiotic) on the reproductive success may influence the proportions of species that conform them, varying between a stable condition and a transition towards monospecific forests. This study offers an approximation based on the first stages of the natural regeneration cycle in mixed deciduos-evergreen *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego, testing the flowering, pre-dispersal and post-dispersal of nuts, recruitment and survival of regeneration seedlings, and loss factors in each stage, in three mixed forest types: with dominance of the deciduous species *Nothofagus pumilio*, with a dominance of the evergreen species *Nothofagus betuloides* and with a proportion of approximately 1:1 of both species, comparing two geographical locations (coast and mountain), during three entire regeneration cycles (C1: 2013-2014, C2: 2014-2015, C3: 2015-2016) and two years after the recruitment of the three produced cohorts (until January 2018).

**Objective:** The purpose of this study was to determine whether the mixed *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego, considering three different dominance conditions of *N. pumilio* and *N. betuloides* and two characteristic geographical locations, are in a stable state or represent transitions towards forest types with a dominance of single species, through the analysis of the first stages of its natural regeneration cycle (flowering, pre- and post-dispersal of nuts, recruitment and survival of seedlings), and the transition probability from the flower to the seedling.

**Study area:** Mature even-aged *Nothofagus* forests (>250 years) without harvesting impact at south-west Tierra del Fuego, Argentina. Coastal stands were located close to the Beagle Channel within Tierra del Fuego National Park, while mountain stands were located inner the Island, in Garibaldi Pass (Fuegian Andes Mountains).

**Methodology:** i) Characterization of the forest structure, microclimate, soil physico-chemical variables, and assemblages of understory (vascular and non-vascular) plants; ii) Installation of traps for the monthly collection of aboveground biomass, quantification of reproductive and non-reproductive structures in the stages of flowering, pre- and post-dispersal; iii) Monitoring of permanent regeneration plots to analyze the recruitment and survival of seedlings; (iv) Analysis of transition probabilities through an integrated approach.

**Results:** The three forest types presented different characteristics in forest structure, microclimate, soils, and understory, according to their composition and phases of development. However, the location of the landscape exerted a strong influence on the structure of the canopy, the soils and the plants in the understory. The production of flowers, immature and mature nuts varied interannually for both species in forest types, where cycle 1 had disadvantages in dispersal regarding the other cycles. During flowering, the most

important limiting factors for both tree species were the losses derived from empty nuts, which were attributed to a mechanism of self-incompatibility during the fertilization of the ovule. During pre-dispersal, the highest losses generated for both species were due to the premature fall of immature nuts, associated mainly with extreme climatic events (e.g., late frosts), but for *N. betuloides*, losses associated with biotic factors due to birds and insects were also important. In post-dispersal, *N. pumilio* presented in general higher losses associated with nuts foraging, and mostly in the mountains. For *N. betuloides*, these losses were similar in the different evaluated factors, although slightly larger by full nuts that do not germinate (due to abortion, dead or non-viable) before the winter stratification. At the end of each cycle, the proportion of potential seedlings for the recruitment was higher for *N. pumilio* and in mountain forests than for *N. betuloides* and in coast. However, *N. betuloides* presented a persistent and permanent bank of older plants, with higher survival over time, and more associated to microsites with bryophytes.

**Conclusion:** The evaluation of biotic and abiotic factors were fundamental to detect the main losses of reproductive structures in regeneration cycle, being in many cases different between both studied species (e.g. greater losses by foraging in the post-dispersion in *N. pumilio*, but greater due to non-viable nuts and losses in the winter stratification for *N. betuloides*). The geographic location exerts a strong influence over the reproductive cycle of these species, being as important as forest type. The integrated approach shows that mountain stands had more probabilities to produce a seedling than the coast, and that *N. pumilio* has a better transition probability than *N. betuloides*. Therefore, in mixed forests would tend to be no stable forests.

**Keywords:** deciduous trees, evergreen trees, natural dynamic, geographical location, Tierra del Fuego

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

---

### **CAPÍTULO 1: LOS BOSQUES MIXTOS DE NOTHOFAGUS EN TIERRA DEL FUEGO**

1.1 Características generales de los bosques mixtos	1
1.2 Bosques mixtos de <i>Nothofagus</i> en Tierra del Fuego	5
1.2.1 El género <i>Nothofagus</i> en Tierra del Fuego	5
1.2.2 Bosques de <i>Nothofagus pumilio</i>	6
1.2.3 Bosques de <i>Nothofagus betuloides</i>	7
1.2.4 Bosques mixtos de <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>N. betuloides</i>	8
1.2.5 Distribución de los bosques mixtos por localización geográfica	10
1.3 Ciclo de regeneración natural de los bosques de <i>Nothofagus</i>	12
1.4 Objetivo general	15
1.5 Hipótesis general	15
1.6 Organización de la Tesis	15
1.7 Aspectos particulares y términos aplicados en esta Tesis	16
1.8 Listado de abreviaturas	18

### **CAPÍTULO 2: DESCRIPCIÓN DEL ÁREA BAJO ESTUDIO**

2.1 Ubicación del área bajo estudio	21
2.2 Selección y descripción general de rodales de bosque mixto	22
2.3 Descripción general del clima en el área bajo estudio	24
2.4 Descripción general de los suelos en el área bajo estudio	25
2.5 Descripción general de la biodiversidad en el área bajo estudio	26

### **CAPÍTULO 3: ESTRUCTURA FORESTAL, VARIABLES ABIÓTICAS Y BIÓTICAS**

3.1 Introducción	28
3.2 Hipótesis de trabajo	31
3.3 Objetivo específico	31
3.4 Materiales y métodos	32
3.4.1 Caracterización de la estructura forestal	32
3.4.2 Caracterización de variables abióticas	33
3.4.3 Caracterización de variables bióticas	34
3.4.4 Análisis de datos	37
3.5 Resultados	37
3.5.1 Estructura forestal	37
3.5.2 Variables abióticas: Microclima y suelos	51
3.5.3 Variables bióticas: Estructura del sotobosque, plantas vasculares y no vasculares	64
3.6 Discusión	72
3.6.1 Estructura forestal de los bosques mixtos	72
3.6.2 Variables abióticas: microclima y suelo	73

3.6.3 Variables bióticas: estructura general del sotobosque, ensamble de plantas vasculares y ensamble de plantas no vasculares	75
3.7 Conclusión	78

#### **CAPÍTULO 4: CICLO DE REGENERACIÓN NATURAL: ETAPAS DE FLORACIÓN, PRE- Y POST- DISPERSIÓN DE NUECES**

4.1 Introducción	80
4.2 Hipótesis de trabajo	82
4.3 Objetivo específico	82
4.4 Materiales y métodos	82
4.4.1 Recolección y caracterización de estructuras reproductivas y no reproductivas	82
4.4.2 Ensayo de calidad	84
4.4.3 Ensayo de estratificación	85
4.4.4 Ensayo de forrajeo	86
4.4.5 Análisis de datos	86
4.5 Resultados	92
4.5.1 Producción de biomasa aérea de estructuras reproductivas y no reproductivas	92
4.5.2 Floración y sus principales factores de pérdida analizados	97
4.5.3 Pre-dispersión y sus principales factores de pérdida analizados	114
4.5.4 Post-dispersión y sus principales factores de pérdida analizados	127
4.5.5 Aspectos particulares de la producción interanual de nueces y hojarasca	141
4.6 Discusión	159
4.6.1 Ciclo fenológico y producción de biomasa de estructuras reproductivas y no reproductivas	159
4.6.2 Floración y sus principales factores de pérdida	161
4.6.3 Pre-dispersión y sus principales factores de pérdida	164
4.6.4 Post-dispersión y sus principales factores de pérdida	166
4.7. Conclusión	167

#### **CAPÍTULO 5: CICLO DE REGENERACIÓN: INSTALACIÓN DE PLÁNTULAS Y SUPERVIVENCIA DE LAS PLANTAS A LO LARGO DE TRES CICLOS DE REGENERACIÓN**

5.1 Introducción	170
5.2 Hipótesis de trabajo	172
5.3 Objetivo específico	173
5.4 Materiales y métodos	173
5.4.1 Caracterización y evaluación de la dinámica de la regeneración	173
5.4.2 Análisis de datos	174
5.5 Resultados	177
5.5.1 Instalación de plántulas y supervivencia de las plantas	177
5.5.2 Dinámica de la regeneración	190
5.5.3 Ciclo de regeneración y la interacción con variables ambientales	205
5.6 Discusión sobre el potencial de instalación, la instalación y supervivencia	206
5.7 Conclusión	211

## **CAPÍTULO 6: ENFOQUE INTEGRADO DEL CICLO DE REGENERACIÓN NATURAL. BOSQUES MIXTOS DE NOTHOFAGUS, ¿SON ESTABLES?**

6.1 Introducción	213
6.2 Hipótesis de trabajo	214
6.3 Objetivo específico	214
6.4 Metodología de análisis para arribar a un enfoque integrado	214
6.5 Resultados del enfoque integrado	215
6.6 Discusión del enfoque integrado	220
6.7 Conclusión	225

## **CAPÍTULO 7: CONSIDERACIONES FINALES**

7.1 Conclusiones generales	227
7.2 Recomendaciones para investigaciones futuras	229
7.3 Limitantes de este estudio	230
Bibliografía citada	231
Anexos	250
Publicaciones surgidas de este Tesis	278

---

# CAPÍTULO 1

## LOS BOSQUES MIXTOS DE *NOTHOFAGUS* EN TIERRA DEL FUEGO

---

### 1.1 Características generales de los bosques mixtos

### 1.2 Bosques mixtos de *Nothofagus pumilio* y *N. betuloides* en Tierra del Fuego

### 1.3 Ciclo de regeneración natural de los bosques mixtos

### 1.4 Objetivo general

### 1.5 Hipótesis general

### 1.6 Organización de la Tesis

### 1.7 Aspectos particulares y términos aplicados en esta Tesis

### 1.8 Listado de abreviaturas

---

### 1.1 Características generales de los bosques mixtos

La teoría sucesional clásica manifiesta un predecible y determinante estado final clímax para un ecosistema, cuya vegetación alcanzaría su máxima estabilidad, estando en equilibrio con el clima regional (Clements 1916). Sin embargo, esta teoría se contrapone con explicaciones más contemporáneas acerca de la dinámica de los bosques, las cuales involucran procesos estocásticos o semiestocásticos (grados de disturbio, dispersión, gradiente de recursos, fluctuaciones ambientales, interacciones biológicas, características e historia de vida de las especies) (Veblen *et al.* 2004). Actualmente, el concepto de la dinámica de los bosques considera la heterogeneidad de las comunidades en función de la distribución espacial de ciertos componentes abióticos (*e.g.* luz, agua, temperatura) asociados a los disturbios (naturales o antrópicos), lo cual se denomina dinámica de parches, aplicado tanto a escala de rodal como de paisaje (Pickett 1980).

Dos aristas son consideradas dentro del estudio de la dinámica de los bosques: los cambios sucesionales, que incluyen los cambios direccionales en la composición de las especies, y la dinámica de la regeneración que considera los cambios estructurales y demográficos, que mantiene la misma o similar composición de especies (Oliver y Larson 1996, Veblen *et al.* 2004). Estos procesos demográficos consideran la estructura de edades, el tamaño y la composición específica (Veblen *et al.* 2004). Por su parte, en la teoría Clementsiana (Clements 1916) los ecosistemas presentan un estado inicial causado por la historia de las especies que los componen en todos sus estratos (herbáceo, arbóreo) o por el ambiente, cuyo proceso de sucesión lo llevaría a alcanzar un estado clímax que es influenciada por el clima regional, es decir, alcanzar la estabilidad en equilibrio con el suelo, topografía y clima. En estudios posteriores, la tendencia fue considerar a la vegetación como comunidades estables (Obedorfer 1960, Schmithusen 1960). Gleason (1927) enfatizó el

comportamiento individualista de las especies y su fundamento en procesos estocásticos. Tansley (1935), consideró que los factores locales, como sustrato, posición y localización geográfica, llevarían a la sucesión a diferentes estados de clímax, considerando estos factores ajenos a los climáticos. Otras teorías llevadas más a la actualidad acerca de la dinámica de la regeneración, fue la de considerar los disturbios periódicos que muestran la alta inestabilidad de los sitios y de la importancia de los componentes espaciales y temporales de los disturbios (Sousa 1984, Veblen *et al.* 2004). En la actualidad, la ecología trata de relacionar a la sucesión con los eventos que ocurren en el sitio, (*e.g.* la disponibilidad de los propágulos para la regeneración) (Veblen *et al.* 2004). En cuanto al reemplazo de las especies, la dinámica de los bosques y los patrones de sucesión pueden estar correlacionados con la historia de vida de las especies (*e.g.* la tasa de crecimiento), y también, con los rasgos funcionales (*e.g.* las especies intolerantes a la sombra crecen más rápido y presentan alta capacidad de dispersión y las especies tolerantes crecen más lento y tienden a alcanzar edades mayores) (Promis 2009).

Se ha considerado que existe una gran cantidad de factores que interactúan sobre la dinámica de los bosques (Veblen *et al.* 2004), como las diferentes localizaciones geográficas, las diferencias en los ciclos de vida o ciclos de regeneración, el banco de semillas, la disponibilidad de los recursos (edáficos, microclima), la competencia, y la predación, entre otros (Pickett *et al.* 1987). Sin embargo, todos estos factores intervienen de forma dinámica a partir de lo cual se infiere la probabilidad de que el ecosistema alcancen estados finales estables, y que determinen la estabilidad o no a largo plazo (Pickett y White 1985).

La dinámica de regeneración en un bosque puede ser comprendida a partir de un disturbio catastrófico (*e.g.* fuego, inundación) o por disturbios de pequeña escala como la dinámica de claros de dosel (*e.g.* muerte de un árbol o un grupo de árboles), y por regeneración continua, que se da entre las especies capaces de adquirir la madurez y alcanzar el dosel en ausencia de disturbios (la disponibilidad de recursos que se requiere es más baja y su regeneración es uniforme en el tiempo y espacio) (Veblen *et al.* 2004). Entonces, aspectos de la dinámica de bosques sin disturbio (*e.g.* ciclo de regeneración natural) pueden dar aproximaciones sobre la sucesión de las especies arbóreas en el tiempo (Martínez Pastur *et al.* 2013a). En este contexto, el estudio de la dinámica de los bosques a escala de rodal permite hacer luego una extrapolación a una escala mayor como la de paisaje o regional, que de otra manera implicaría amplios esfuerzos en muestreos de campo por muchos años, o el uso de tecnologías más costosas como sensores remotos (Martínez Pastur *et al.* 2013a).

Los bosques mixtos son aquellos que presentan un dosel compuesto por más de una especie arbórea en proporciones más o menos equilibradas, siendo la mayoría de las veces combinaciones de especies caducifolias (latifoliadas) y siempreverdes (generalmente coníferas) (Bergeron *et al.* 2014). El antecedente de Kreps *et al.* (2010) no considera como bosques mixtos a rodales puros alternados en formato de parche. Por lo tanto, la dominancia de una especie a escala de rodal, es un bosque puro dentro de una matriz de bosque mixto, lo que también llevaría a poder interpretar que los bosques mixtos estarían conduciéndose a bosques monoespecíficos. La dinámica de estos bosques, entendida como el cambio estructural en el tiempo (Oliver y Larson 1996), no

necesariamente conduce a una variación de la abundancia relativa de las distintas especies que lo componen, sino que es el resultado de la interacción compleja entre las especies propias de una región y sus propiedades ecológicas, las condiciones ambientales y los disturbios a los que los bosques son sometidos (Cattellino *et al.* 1979).

En los bosques mixtos, la dinámica de la regeneración también se ve afectada por la respuesta diferencial de las especies que lo conforman, cuyos patrones de crecimiento pueden ser muy variables y dependen de las condiciones ambientales y las predisposiciones fisiológicas y genéticas de las especies (Oliver y Larson 1996), incluyendo no sólo cambios en su estructura de edades, sino también de tamaños (altura, diámetros, etc.) y composición específica (Cruz *et al.* 2007). Además, dos especies pueden tener similares patrones de crecimiento interactuando como una sola especie, donde la dominancia se da a partir de diferencias de edades, micrositios, distribución y separación entre ellas, dándoles a una o a la otra una ventaja competitiva (Oliver y Larson 1996). De esta manera, las interacciones entre los diferentes factores abióticos y bióticos que influyen sobre la composición y estructura de la regeneración de los bosques mixtos pueden determinar su transformación a bosques dominados sólo por especies siempreverdes (usualmente coníferas) o sólo por caducifolias (usualmente latifoliadas) (Bergeron *et al.* 2014), como parte de una sucesión natural (o antrópica). En el caso de bosques mixtos compuestos por pocas (*e.g.* dos especies) su transformación podría derivar a bosques monoespecíficos.

Ahora bien, la heterogeneidad espacial de microambientes en el bosque facilita la instalación de plántulas y supervivencia de las plantas de regeneración de diferentes especies arbóreas y promueve la coexistencia de estas (Grubb 1977). La heterogeneidad también se corresponde con un alto nivel de diversidad estructural y composicional (*e.g.* la variación en altura y densidad de dosel, diámetro de los árboles, irregularidad en la distribución espacial, presencia de madera muerta en pie y caída, distribución y fases de desarrollo, lo que conlleva a diferentes dinámicas de sucesión. Además, la modificación de la disponibilidad de recursos como la humedad, luz, nutrientes del suelo, que son esenciales para el crecimiento de las plántulas, son modificados por las perturbaciones independientemente de la escala (Canham y Marks 1985), aumentando dicha heterogeneidad del microambiente.

La heterogeneidad del ambiente físico muchas veces genera oportunidades de instalación y crecimiento en pequeños parches, que podrían tener la influencia de distintos disturbios de pequeña escala que cambian la disponibilidad de recursos (Pickett y Thompson 1978). Un ejemplo es la dinámica de parches, que en un bosque en equilibrio composicional (como un bosque mixto) podría estar cambiando continuamente la composición del dosel a escala de parches, pero observado a escalas de rodal completo, el patrón de reemplazo por fase de claros puede mantener constante la abundancia relativa de las especies dominantes (Veblen *et al.* 2004). Esta dinámica de parches se relaciona al nicho de regeneración (Grubb 1977), que es la probabilidad de éxito del reemplazo de un individuo maduro por un individuo nuevo de la siguiente generación. Este concepto se

relaciona con el principio de exclusión competitiva de Gause (1934) que considera que dos especies que compiten por los mismos recursos no pueden coexistir permanentemente. Dado la semejanza de necesidades de recursos de muchas especies arbóreas, a veces es difícil detectar diferencias entre los nichos de los árboles adultos y entender cómo pueden coexistir unos con otros en el mismo rodal (Veblen *et al.* 2004). En este sentido, conocer los diferentes requerimientos de la regeneración de las especies arbóreas que componen un bosque mixto podría generar antecedentes que permitan inferir sobre su estabilidad o cambios de los bosques mixtos, generando una aproximación basada en la regeneración hacia la conformación futura de estos. Algunos de estos requerimientos, como la producción de flores, dispersión de propágulos, germinación de las semillas y establecimiento de plántulas y el crecimiento, estructura de edades, patrones de distribución espacial, pueden ser distintos entre las especies que aparentemente poseen requerimientos similares como individuos adultos. A partir de ello surgen las interrogantes ¿Son estables o poseen una dinámica de cambios los bosques mixtos en cuanto a las características del ciclo reproductivo de cada especie que lo compone y a su composición específica?, ¿Cómo influyen distintos factores bióticos y abióticos sobre estas características del ciclo reproductivo de cada especie? y ¿Éstas diferencias ayudan a interpretar la sucesión natural de los bosques mixtos?. Esta comprensión requiere de estudios a largo plazo de la biología reproductiva de las especies en sus etapas iniciales, y en el corto plazo, una aproximación al ciclo de regeneración natural a través del estudio a escala de micrositios (Veblen *et al.* 2004).

Para el caso de los bosques sub-antárticos dominados por dos especies del género *Nothofagus*, diferentes nichos de regeneración, como por ejemplo la instalación de plántulas de una especie en troncos caídos y la persistencia de la otra en un banco de plantas en el sotobosque, podrían explicar la coexistencia de las dos en el mismo rodal (Veblen *et al.* 1981).

La presente Tesis aborda estos cuestionamientos acerca de la estabilidad composicional (específica) en bosques mixtos de dos especies del género *Nothofagus*, comparando las distintas etapas y sus factores limitantes de su ciclo de regeneración natural entre rodales dominados por una especie (o parches puros) con las etapas y factores limitantes de la misma especie dentro del bosque mixto. Asimismo la comparación entre las especies que conforman el bosque mixto, ya que si la estabilidad específica se ve afectada por más factores limitantes, se estaría rompiendo el equilibrio composicional donde una especie podría estar dominando por sobre la otra.

## 1.2 Bosques mixtos de *Nothofagus* en Tierra del Fuego

### 1.2.1 El género *Nothofagus* en Tierra del Fuego

El género *Nothofagus* (familia Nothofagaceae) se distribuye en el Hemisferio Sur (Swenson *et al.* 2001, González *et al.* 2006, Donoso y Donoso 2006, Promis *et al.* 2008), y está representado por 36 especies (78% siempreverdes y 22% caducifolias del total) (Promis *et al.* 2008). En Sudamérica, sólo 10 especies de este género se distribuyen entre Argentina y Chile, desde los 33° hasta los 56°S (Frangi *et al.* 2004, González *et al.* 2006, Donoso y Donoso 2006, Promis *et al.* 2008). En el archipiélago de Tierra del Fuego, los *Nothofagus* alcanzan el sector más austral de los bosques andino-patagónicos, extendiéndose entre los 52°25' a 56°S y 63°47' a 74°45'O, y en la porción argentina de la Isla Grande, estos bosques cubren el 35% de la superficie, representando uno de los recursos naturales más importantes de la provincia (Collado 2001). Tres especies de *Nothofagus* son dominantes: dos deciduas i) *N. pumilio* Poepp *et* Endl. Krasser, comúnmente llamada lenga, y ii) *N. antarctica* (Forster f.) Oersted, conocida como ñire o ñirre, y una especie siempreverde *N. betuloides* (Mirb.) Oersted, llamada coihue de magallanes o guindo (Moore 1983). Estas tres especies forman bosques puros, tanto caducifolias como siempreverdes (>90% de individuos de una sola especie), así como mixtos caducifolias-siempreverdes con dos especies codominantes (Gutiérrez 1994), cuya distribución, crecimiento y desarrollo se ven influenciados por la autoecología de cada especie (Veblen *et al.* 1996, González *et al.* 2006, Donoso y Donoso 2006, Ibarra *et al.* 2007) y su mayor o menor adaptación a la influencia oceánica, climática y de relieve de Tierra del Fuego. En las costas del Canal Beagle y de los grandes lagos fueguinos, desde el nivel del mar y hasta los 550-650 m.s.n.m., *N. pumilio* y *N. betuloides* conforman bosques tanto puros como mixtos. En estos, ambas especies pueden presentarse acompañadas por otras especies, como *Drymis winteri* Forster & Forster f. (canelo) y *Maytenus magellanica* (Lam.) Hooker f. (leñadura) (Moore 1983). De esta manera, la estructura de estos bosques es variable en función de las condiciones ecológicas rigurosas más o menos permanentes y los disturbios a los que se ven sometidos (Frangi *et al.* 2004).

Cabe destacar que las especies del género *Nothofagus* de Tierra del Fuego son monoicas y florecen en primavera. Sus nueces se dispersan a través del viento y el éxito reproductivo se basa en gran medida en la cantidad de nueces producidas y la viabilidad que estas tengan, existiendo años de mayor dispersión de nueces respecto de otros (Moore 1983, Schmidt 1989, Veblen *et al.* 1996, Frangi *et al.* 2004, González *et al.* 2006, Martínez Pastur *et al.* 2008, Soler *et al.* 2015). Las nueces de los *Nothofagus* van perdiendo su viabilidad al final de la temporada de crecimiento (Cuevas y Arroyo 1999, Martínez Pastur *et al.* 2008, Soler *et al.* 2010), por lo que no toda la oferta de nueces alcanza a formar un banco de plantas de regeneración en el sotobosque (Soler 2012, Martínez Pastur *et al.* 2013b). Estos bancos de plantas de regeneración pueden permanecer latentes por largos períodos de tiempo, a la sombra de un dosel más o menos cerrado (Cuevas y Arroyo 1999, Cuevas

2000, Promis 2009), y conformarán un bosque secundario si se reúnen las condiciones necesarias para su desarrollo, principalmente de luz y humedad de suelo, las que habitualmente se logran luego de disturbios o por competencia (Heinemann *et al.* 2000, Martínez Pastur *et al.* 2011a).

### **1.2.2 Bosques de *Nothofagus pumilio***

Los bosques deciduos de *N. pumilio* son ecosistemas altamente valiosos a nivel mundial ya que aún preservan extensas superficies sin manejo forestal intensivo (Martínez Pastur *et al.* 2013a). De acuerdo a su distribución en el paisaje, conforman usualmente mosaicos de rodales coetáneos originados por disturbios como avalanchas, caídas masivas por viento (Frangi *et al.* 2004), incendios, aprovechamientos forestales o dinámica natural, intercalados con otros tipos de bosques, pastizales o turbales (Lencinas *et al.* 2009). En el sector argentino de Tierra del Fuego, los bosques de *N. pumilio* abarcan alrededor de 317.000 ha (Collado 2001), ocupando la zona central de la isla y constituyendo las mejores masas económicas y forestalmente aprovechables de toda la Patagonia (Schmidt 1985). Son los únicos bosques que se intervienen a gran escala (Lencinas *et al.* 2007, Martínez Pastur *et al.* 2013b), siendo su madera muy apreciada para mueblería, molduras, pisos, revestimientos entre otros productos con valor agregado (Martínez Pastur *et al.* 2007, Schwarzkopf *et al.* 2017). Por esa razón se cortan actualmente ~ 400 ha por año, alimentado a la industria local del aserrado. Los árboles de *N. pumilio* alcanzan en Tierra del Fuego hasta 30 m de altura y 170 cm de diámetro (Figura 1.1) (Frangi *et al.* 2004). En alta montaña esta especie también puede crecer en forma achaparrada, irguiéndose hasta tan solo 40-50 cm del suelo. Es una especie relativamente longeva, de la cual se han encontrado individuos que alcanzan los 400 años de edad (Rebertus y Veblen 1993).



**Figura 1.1.** Bosque caducifolio y ejemplar de *Nothofagus pumilio* (lenga)

El sistema silvícola implementado históricamente en bosques de *N. pumilio* fue la tala rasa en fajas (Gea *et al.* 2004). Actualmente se aplican métodos, cuyos objetivos son obtener madera aserrable y asegurar el establecimiento de la regeneración, como las cortas de protección y la retención variable, que se basan tanto en criterios forestales como económicos (rendimiento y crecimiento) y de conservación (biodiversidad y legados en los bosques) (Martínez Pastur *et al.* 1997, Martínez Pastur *et al.* 2002, Martínez Pastur *et al.* 2008).

### **1.2.3 Bosques de *Nothofagus betuloides***

Los bosques siempreverdes de *N. betuloides* en el sector argentino de Tierra del Fuego ocupan cerca de 30.000 ha distribuidas en las costas occidentales del Estrecho de Magallanes y las costas del Canal del Beagle (Pisano 1971, Donoso 1981, Donoso y Donoso 2006), además de las zonas montañosas, en los faldeos de la Cordillera de Los Andes Fueguinos (Figura 1.2). Los árboles de *N. betuloides* pueden alcanzar una altura de 20 m, pero se han registrado ejemplares de 35 m, y también es posible encontrarlos de forma arbustiva. Asimismo, pueden alcanzar los 2 m de diámetro (Moore 1983). En la actualidad, estos bosques no son cosechados para la industria del aserrado, pero se han desarrollado propuestas de manejo silvícola que incluyen la aplicación de tratamientos intermedios (raleos), en las cuales destaca como una especie con un gran potencial para ser incorporada dentro de un manejo forestal intensivo, por los crecimientos que presenta y la rápida respuesta al manejo (Martínez Pastur *et al.* 2002). También se ha propuesto el método de cortas de selección y cortas sucesivas (con regeneración natural bajo dosel de protección) como el más apropiado para la instalación de un bosque secundario de esta especie (Schmidt y Cruz 2007).



**Figura 1.2.** Bosque siempreverde y ejemplar de *Nothofagus betuloides* (guindo)

#### **1.2.4 Bosques mixtos de *Nothofagus pumilio* y *N. betuloides***

Los bosques mixtos de *N. pumilio* y *N. betuloides* ocupan alrededor de 193.000 ha en el sector argentino de Tierra del Fuego (Collado 2001), y se encuentran principalmente en el sector sur de la Isla Grande, pudiendo presentar mixtura de estas especies en diferentes proporciones (Figura 1.3) (Martínez Pastur *et al.* 2012). A esta mixtura se le ha denominado como Bosque Magallánico Mixto, y son descritos como una comunidad ecotonal o de transición (Pisano 1977, Moore 1978, Frangi *et al.* 2004, Promis 2009), la cual ocurre frecuentemente a elevaciones bajas hasta acercarse a nivel del mar (Donoso y Donoso 2006), conociéndose en esta posición como Bosques Lluviosos Subantárticos (Veblen *et al.* 1983, Arroyo *et al.* 1996). En estos bosques mixtos es común encontrar abundante producción de plantas de regeneración bajo dosel o en sectores disturbados (Martínez Pastur *et al.* 2011a, Martínez Pastur *et al.* 2011b), ya sea por micro-volteos de viento, deslizamientos, daños por nieve o hielo, aprovechamientos forestales o cortes ocasionados por el castor (Rebertus y Veblen 1993, Heinemann *et al.* 2000, Anderson *et al.* 2009, Martínez Pastur *et al.* 2011a). Sin embargo, se desconoce si estos bosques mixtos son estados estables o transiciones hacia la predominancia de una de las dos especies.

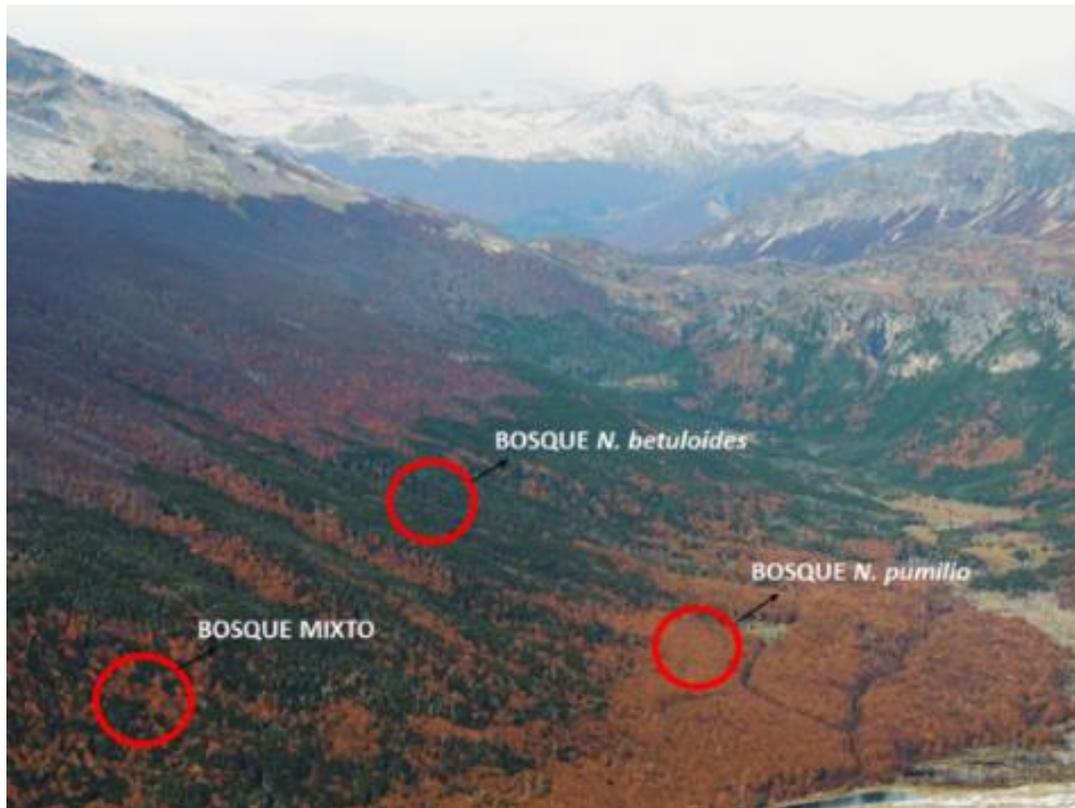
Las plantas de regeneración de *N. pumilio* y *N. betuloides* son favorecidas por la formación de claros debido a la luminosidad moderada que se genera (Cruz *et al.* 2007, Promis 2009). Sin embargo, *N. betuloides* tiende a ser más tolerante a la sombra que *N. pumilio* y crece de forma abundante bajo los pequeños claros

generados por la caída de árboles, principalmente sobre troncos (Rebertus y Veblen 1993, Cruz *et al.* 2007, Promis 2009). En estas condiciones se produce la alternancia de dominancia entre *N. pumilio* y *N. betuloides* (Veblen *et al.* 2004). En condiciones naturales los bosques mixtos de *Nothofagus* se encuentran sometidos a disturbios de gran escala, que ocasionarían el reemplazo de todo un rodal, hasta la caída de árboles individuales a través de la dinámica de claros (Veblen *et al.* 2004). *N. betuloides* puede dominar las fases iniciales del desarrollo de un rodal, dependiendo de la abundancia de micrositio adecuados para el establecimiento y de la composición específica del sotobosque en caso de disturbio (Veblen *et al.* 2004). Además, las plantas de *N. betuloides* pueden permanecer en el sotobosque por más de 50 años, llegando a encontrar individuos con edades superiores a los 100 años (Veblen *et al.* 1996).

Los bosques mixtos que componen estas especies son asociaciones que presentan mayores requerimientos hídricos que los bosques puros caducifolios, y cada especie presenta características en particular (Cruz *et al.* 2007). Promis *et al.* (2008) consideran que los bosques mixtos son transiciones de bosques siempreverdes a caducifolios, pero han observado que *N. betuloides* domina en sitios más húmedos y con escaso drenaje, mientras que *N. pumilio* lo hace en sitios con menor precipitación y mejor drenaje (Moore 1983, Thiers y Gerding 2007). Por lo tanto, la estabilidad en la mixtura podría depender de la persistencia o del cambio en las condiciones de humedad del suelo, independientemente de las características edáficas (Rebertus y Veblen 1993). Promis (2009) menciona que con la disminución de las lluvias, *N. pumilio* gana dominio en la transición de bosques mixtos a bosques caducifolios. *N. pumilio* tolera mayor variabilidad de temperaturas y *N. betuloides* se desarrolla mejor en aquellas zonas con temperaturas más estables, por esa razón su desarrollo es favorecido con la cercanía al mar (Veblen *et al.* 1996).

Se ha establecido que *N. betuloides* es una especie pionera inicial en campos morrénicos glaciares, que permite posteriormente la instalación de las especies caducifolias como *N. pumilio* (Armesto *et al.* 1992). Romanaña *et al.* (2005) sostienen que *N. betuloides* crece en suelos con menor fertilidad que *N. pumilio* y se adapta a factores limitantes en el suelo (Gutierrez *et al.* 1991). Donoso (1993) considera que ésta es una resistencia que tiene la especie a temperaturas más bajas y fuertes viento, lo cual la designa como una especie con mayor capacidad colonizadora en estos ambientes. Promis (2009) menciona que no existen conocimientos básicos acerca de las condiciones climáticas requeridas por *N. betuloides*, donde infiere que la distribución de esta especie estaría dada por la temperatura (inviernos suaves por cercanía al mar, elevaciones bajas y temperaturas mínimas que decrecen más al interior).

Los antecedentes presentados muestran diferencias en el comportamiento de la regeneración, considerando además que las características de mayor o menor tolerancia que tienen cada una de las dos especies consideradas como es la especie influyen en la distribución de los bosques mixtos. Sin embargo, se desconocen aspectos básicos de la dinámica del ciclo de regeneración en etapas previas a la instalación de las plántulas y si etapas previas son determinantes en la transformación de bosques mixtos a bosques puros.



**Figura 1.3.** Bosques mixtos en la ladera de una montaña de Tierra del Fuego: BOSQUE MIXTO = bosque de *N. pumilio* y *N. betuloides* con similares proporciones de ambas especies; BOSQUE *N. betuloides* = bosque con dominio de *N. betuloides*; BOSQUE *N. pumilio* = bosque con dominio de *N. pumilio*.

### 1.2.5 Distribución de los bosques mixtos en distintas localizaciones geográficas

Los bosques mixtos de *N. pumilio* y *N. betuloides* se distribuyen en la margen sur de la Isla Grande de Tierra del Fuego, próximos a la costa (como el Canal del Beagle) y en las laderas montañosas (Cordillera de los Andes fueguinos). Moore (1983), describe a aquellas zonas con bajas elevaciones, menores a 400 m.s.n.m., donde los bosques mixtos de *N. pumilio* y *N. betuloides* se encuentran distribuidos, mostrándose presentes tanto en zonas de baja elevación como en la costa y en zonas montañosas. La presencia de *N. betuloides* se hace cada vez más dominante en la medida que se aproxima al canal del Beagle, donde se presenta mayores precipitaciones y menores oscilaciones térmicas y heladas menos frecuentes (Allué *et al.* 2010). Además, esta especie tiende a seguir los valles glaciales, bordes de arroyo y lugares protegidos (Moore 1983).

Los bosques mixtos se encuentran a lo largo de la cordillera formando asociaciones complejas de bosques puros o mixtos, o representando diferentes estados sucesionales (Veblen *et al.* 2004). No obstante, existe una estrecha área entre las formaciones caducifolias y perennifolias, donde la *N. pumilio* y *N. betuloides* crecen juntos formando bosquetes de porcentajes variables de cada especie. Algunos autores han llamado a esta

zona bosque mixto (Tuhkanen 1992) aunque, no está claro si el bosque mixto representa un tipo forestal en equilibrio compositivo (Tuhkanen 1992, Veblen *et al.* 2004).

La localización costera de los bosques mixtos se da desde el nivel del mar hasta los 200 m.s.n.m, a una distancia menor a 1,5 km desde la costa. En montaña, los bosques mixtos se localizan en media ladera, alrededor de los 370 m.s.n.m, aproximadamente. La distribución de los bosques mixtos en media ladera, podría estar relacionada a la inversión térmica de la temperatura en el fondo de los valles. La temperatura disminuye con la altitud (cada 100 metros disminuye 1°C) (Massacessi *et al.* 2008). El aire pesado frío cae hasta el fondo de los valles, quedando en esas zonas de media ladera con temperaturas más altas. La distribución en el paisaje muestra esta variabilidad: en las partes más altas de las montañas se presentan bosques de *N. pumilio* continuos, en media ladera bosques mixtos de *N. pumilio* y *N. betuloides* con distintas proporciones de bosque mixto y hacia abajo próximos a los valles nuevamente se presentan bosques de *N. pumilio* (u otra especie caducifolia como *Nothofagus antarctica*). La estabilidad de estos bosques podría eventualmente estar sujeta a condiciones climáticas, como estas variaciones en las temperaturas, cambiando la distribución de las especies.

La topografía influye fuertemente sobre las características climáticas (temperatura y humedad) de los sitios. Los bosques puros de *N. betuloides* se desarrollan en un amplio rango topográfico, con importante variabilidad en sus suelos, lo que explicaría en parte las diferentes asociaciones de *N. betuloides* con las especies *N. pumilio*, *N. antarctica* y *Drimys winteri*. *N. betuloides-N. pumilio* ocupa mayoritariamente sitios más favorables con suelos más fértiles, mientras que el bosque mixto de *Nothofagus betuloides-N. antarctica* se ubica en terrenos de mayor altitud y pendiente, con suelos muy delgados; y el bosque mixto de *N. betuloides-D. winteri* se presenta en terrenos de menor altitud cercanos a la costa, con mayor humedad ambiental y precipitaciones, y suelos más profundos con menor drenaje (Thiers y Gerding 2007). El drenaje, la temperatura y la incidencia de la luz solar debidos a la posición topográfica (determinada por mayores pendientes en las zonas de montaña), pueden ser clave en la estabilidad específica de los bosques mixtos (Peterson 2000), al influir sustancialmente en su dinámica. Por ejemplo, los daños por viento varían entre localizaciones y exposiciones diferentes, que a su vez interactúan con factores climáticos y topográficos (Martínez Pastur *et al.* 2012). Entre los factores ambientales, el microclima y el suelo desempeñan un papel importante en la estructura y las características de la vegetación, que están influenciados por otros factores como la roca madre y la topografía (Donoso 1997). Los crecimientos de las plántulas probablemente dependen de la temperatura del aire, la radiación solar, y la humedad, ya que estas variables microclimáticas influyen sobre los procesos fisiológicos tales como la fotosíntesis, la respiración, la germinación de semillas y la mortalidad de las plántulas (Martínez Pastur *et al.* 2010).

La duración de la estación de crecimiento puede ser diferente entre ambas localizaciones geográficas, debido a la altitud. La estación de crecimiento sobre la costa y en zonas de valles es más corta (producto de bajas temperaturas), y mucho más larga en zonas de media ladera (donde la temperatura es más alta) (Roig *et*

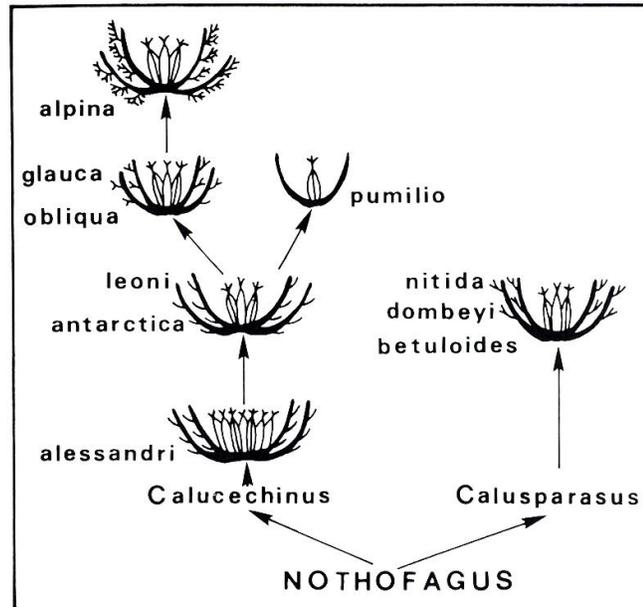
al. 2002). Esto eventualmente podría estar influyendo en la estabilidad de los bosques en las distintas localizaciones, ya que las especies tienen requerimientos distintos durante la fase de crecimiento.

### 1.3 Ciclo de regeneración natural de los bosques de *Nothofagus*

El principal proceso que determina la continuidad de los bosques es su potencial de regeneración (Rosenfeld *et al.* 2006, Martínez Pastur *et al.* 2011a, 2011b), existiendo factores internos o externos, bióticos y abióticos, que pueden influir o limitar el mismo (Pulido 2002, Pulido y Díaz 2005). La regeneración de los bosques en su sentido más amplio, incluyendo desde la instalación de las plántulas hasta la conformación de un bosque maduro, es un proceso de dinámica natural donde nuevos individuos son incorporados y otros excluidos, debido a la mortalidad natural (o la cosecha en el caso de los bosques intervenidos) (Harper 1977, Martínez Pastur *et al.* 2011a, 2011b). Las etapas iniciales del proceso de regeneración, que definen la disponibilidad de propágulos (Veblen *et al.* 1996), incluyen las que definen la disponibilidad de propágulos (producción de flores (o floración), fructificación, producción de semillas, pérdidas en pre- y post-dispersión), y la instalación y supervivencia de las plantas en sus primeros años de vida, cada una de las cuales se ve influenciada por distintos factores abióticos (*e.g.* micro-clima o propiedades del suelo) y bióticos (*e.g.* forrajeo de semillas), que los afectan o limitan (Pulido 2002, Pulido y Díaz 2005, Martínez Pastur *et al.* 2008, Soler *et al.* 2010). Las limitantes y los disparadores del ciclo de regeneración, incluyendo al componente genético, pueden variar con los tipos de bosques e incluso con su edad (Martínez Pastur *et al.* 2008, Soler *et al.* 2010), y su estudio es fundamental para poder identificar las etapas críticas y los umbrales de respuesta. La pérdida de individuos durante la etapa de regeneración está principalmente impulsada por interacciones bióticas y, más particularmente, por la competencia de recursos con otras plantas de árboles, árboles adultos o vegetación vecina (Messaoud y Houle 2006). La competencia de recursos se considera un determinante principal de la supervivencia y el crecimiento de las plantas y, en consecuencia, de la coexistencia de especies durante la etapa de regeneración (Nelson y Wagner 2014). La producción, dispersión y germinación de semillas, el establecimiento de plántulas, la supervivencia de plantas y el crecimiento son pasos sucesivos del proceso de regeneración que pueden actuar como un filtro contra las diferentes especies de árboles potencialmente disponibles en el sitio (Clark *et al.* 1999).

Las flores del género *Nothofagus* son unisexuales y monoicas. Las flores masculinas presentan las siguientes características: perigonio inconspicuo, varios tépalos verdosos y parcialmente unidos que rodean varios estambres, sus anteras cuelgan de largos filamentos para facilitar la polinización anemófila (Rodríguez y Calvo 1981, Moore 1983, Ramírez 1987). Las flores femeninas son sésiles, desnudas y constan de solo un gineceo paracárpico que puede ser bi o tricarpelar. Generalmente se presentan agrupadas en inflorescencias protegidas por una cúpula de origen caulinar. Las valvas de la cúpula, los apéndices y el número de flores que encierran, varían según la especie (Figura 1.4). Los frutos son nueces trígonas o aplanadas, según provenga de

un gineceo tri o bicarpelar (Ramírez 1987). Estas nueces contienen a las semillas (Cuevas y Arroyo 1999). También se considera a las semillas como nueces (Rodríguez 1990).



**Figura 1.4.** Infrutescencia en especies del género *Nothofagus*. Extraído de Ramírez (1987)

El desarrollo de los frutos ocurre durante el verano, formándose las semillas a partir de marzo y dispersándose masivamente en mayo en Patagonia Sur (Cuevas y Arroyo 1999, Donoso y Donoso 2006, Martínez Pastur et al. 2008). Como se denominan nueces, tanto a los frutos como a las semillas, y la diferenciación de estas es a partir de la época de desarrollo, en esta Tesis, se denominarán a los frutos como “nueces inmaduras” y a las semillas como “nueces maduras”, producto de su etapa final de desarrollo. Posterior al período de invierno, las nueces maduras que sobreviven a la estratificación y sean viables, germinan o se instalan en verano (diciembre- enero, en el mismo año o ciclo de dispersión). Después de la instalación, las plantas establecidas pueden persistir hasta 25 años creciendo lentamente en el suelo del bosque bajo un dosel cerrado (Cuevas y Arroyo 1999). Algunos estudios describen que las flores, las nueces inmaduras y las nueces maduras de *N. pumilio* no solo están expuestos a la depredación de insectos y aves (Martínez Pastur et al. 2008) sino que también pueden ser consumidos por roedores (de los géneros *Akodon*, *Euneomys* y *Oligoryzomys*) en el suelo del bosque después de la dispersión. Por el contrario, no hay registros que se refieran a la depredación de semillas por roedores, aves o insectos en los bosques de *N. betuloides*.

La dinámica de la regeneración de los bosques puros de *Nothofagus*, ha sido ampliamente estudiada principalmente para *N. pumilio* (Cuevas y Arroyo 1999, Pulido et al. 2000, Heinemann et al. 2000, Cuevas 2000, Gea et al. 2004, Rosenfeld et al. 2006, Promis et al. 2010, Martínez Pastur et al. 2011a, 2011b, 2014). Se asume que la regeneración está limitada por factores ambientales o por el ramoneo de herbívoros (e.g. *Lama guanicoe* Müller) (Pulido et al. 2000), y pocos estudios analizan otras etapas iniciales de este proceso y los

factores limitantes de la floración o la producción de nueces (semillazón) (Cuevas 2000, Martínez Pastur *et al.* 2008, Soler *et al.* 2010), o el forrajeo de aves e insectos (Díaz y Kitzberger 2006, Martínez Pastur *et al.* 2008, Soler *et al.* 2010). Por esta razón, se ha demostrado la utilidad de analizar el ciclo completo de floración, la dispersión de nueces inmaduras y maduras, la instalación de plántulas y la supervivencia de plantas como una herramienta para los estudios de dinámica con distintos fines (manejo y/o conservación) (Martínez Pastur *et al.* 2013b, Soler *et al.* 2013). Sin embargo, los estudios del ciclo de regeneración se han centrado principalmente en bosques monoespecíficos de *N. pumilio*, desconociéndose los factores limitantes en bosques puros de *N. betuloides* y en los bosques mixtos de ambas especies. Incluso es posible que, en el bosque mixto, estos factores se vean modificados para *N. pumilio* respecto a su comportamiento en bosques puros, ya que una especie pueda ser más favorecida que la otra en esta composición. Es importante determinar cómo estos bosques mixtos modifican sus limitantes cuando coexisten las dos especies, donde los recursos son compartidos, o eventualmente una especie puede influir en el hábitat de la otra o en la dinámica de los nutrientes (considerando que se trata de la mixtura compuesta de una especie caducifolia y otra especie siempreverde). El análisis de la influencia de dichos factores en el ciclo completo de regeneración de los bosques mixtos, permitiría determinar tendencias de la conformación futura de los bosques mixtos.

Un aspecto importante en cuanto al desconocimiento de los factores limitantes en el ciclo de regeneración de los bosques mixtos, es la influencia de la localización topográfica (*e.g.* los fenómenos de inversión térmica), ya que el ciclo fenológico se encuentra determinado por este factor, siendo diferente a distintas altitudes, que determinan diferencias de temperatura (que influye en la brotación y floración, caída de hojas y dispersión de las nueces) (Rusch 1992), así como de radiación y período de crecimiento (Roig *et al.* 2002). Las diferencias que puedan surgir por esta influencia podrían ayudar a entender la dinámica de los bosques mixtos en ambas localizaciones (costa y montaña) en que estos se encuentran presentes.

Si bien existen antecedentes de estudios sobre la estabilidad del ecotono entre bosques de *N. pumilio* y *N. betuloides* en Tierra del Fuego (Kreps *et al.* 2010), se desconoce la estabilidad de los bosques mixtos en parches extensos donde las dos especies coexisten formando rodales con distinta predominancia de ambas, o incluso en casi iguales proporciones. El trabajo de Kreps *et al.* (2010) analizó un parche de bosque de *N. betuloides* aislado, a una distancia de 15 km de otros bosques de *N. betuloides*, dentro de una matriz de bosque de *N. pumilio*. Es de interés poder determinar las condiciones de estabilidad de los bosques mixtos en general, y no solo en la línea de contacto entre los dos tipos de bosques monoespecíficos, a los fines de su manejo y conservación. El análisis de los distintos factores bióticos y abióticos que influyen en la dinámica de la regeneración permitiría evaluar dicha estabilidad en las primeras etapas de regeneración del bosque, y brindar las herramientas básicas para realizar modelos predictivos a una escala mayor de estudio (escala de paisaje).

#### **1.4 Objetivo general**

Determinar si los bosques mixtos de *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus betuloides* de Tierra del Fuego, considerando tres condiciones diferentes de dominancia específica (dominancia de *N. pumilio*, dominancia de *N. betuloides*, y ambas especies en iguales proporciones) y dos localizaciones geográficas características (costa y montaña), se encuentran en un estado estable de proporciones específicas o representan transiciones hacia tipos forestales con dominancia de una especie, a través del análisis de su estructura forestal, de variables abióticas y bióticas, de su sotobosque, de las primeras etapas de su ciclo de regeneración natural (floración, pérdidas en pre- y post dispersión, instalación de plántulas y supervivencia de plantas, incluyendo las pérdidas reproductivas), y de la probabilidad de transición desde la flor hasta la plántula, a lo largo de tres períodos consecutivos.

#### **1.5 Hipótesis general**

La estabilidad específica de los bosques mixtos de *Nothofagus* en Tierra del Fuego, está influenciada por el equilibrio entre las especies que lo componen, el cual depende de la estructura forestal, de las características abióticas y bióticas de los sitios, del sotobosque, y de la incidencia de los factores bióticos y abióticos que generan pérdidas durante las etapas iniciales del ciclo de regeneración (floración, pre- y post-dispersión de nueces, instalación de plántulas y supervivencia de plantas). Si estas etapas no varían en el tiempo, podrían conducir a tasas de reclutamiento similares, mostrando dicha estabilidad en los bosques mixtos.

#### **1.6 Organización de la Tesis**

En una primera parte, esta Tesis hace una introducción a las principales características de los bosques mixtos de *Nothofagus* en Tierra del Fuego, mostrando además la implicancia que tiene este estudio en su estabilidad o dinamismo, basándose en el estudio del ciclo de regeneración natural (Capítulo 1). En una segunda parte, se describe el área de estudio y los sitios de muestreo (Capítulo 2). En la tercera parte se describen la estructura forestal y algunos factores abióticos (características microclimáticas y edáficas de los sitios de estudio) y bióticos (la composición del sotobosque, tanto de plantas vasculares como no vasculares o briófitas) (Capítulo 3). En una cuarta parte, se presentan los resultados que corresponden a las primeras etapas y estados reproductivos del ciclo de regeneración natural (Floración, pre y post dispersión de nueces), analizando diferentes factores de pérdida (bióticos y abióticos) (Capítulo 4). En una quinta parte se presentan los resultados correspondientes a las etapas finales del ciclo (Instalación de plántulas y supervivencia de las plantas de regeneración) en relación con la dinámica natural del banco de plantas de regeneración y la influencia de los distintos factores abióticos y bióticos (Capítulo 5). En la sexta parte se realiza un análisis basado en un enfoque

integrador del ciclo de vida de los bosques mixtos de *N. pumilio* y *N. betuloides* (Capítulo 6). En la séptima parte se detallan las conclusiones, recomendaciones y limitantes de este estudio (Capítulo 7).

## 1.7 Aspectos particulares y términos aplicados en esta Tesis

En esta Tesis se realizará una aproximación al análisis de la estabilidad específica de los bosques mixtos de *N. pumilio* y *N. betuloides* basada en el estudio del ciclo de regeneración de las fases reproductivas e iniciales de regeneración natural (en adelante, ciclo de regeneración), analizando aquellos factores limitantes que puedan interferir en el proceso. Se intentará integrar todos aquellos aspectos de ciclo de regeneración natural de los bosques mixtos, analizando el efecto de tres fuentes de variación sobre los datos obtenidos: las distintas proporciones de especies que conforman los bosques (mixtos con dominancia de una especie o mixtos de similar proporción de especies), la localización geográfica de acuerdo con su distribución natural (en sitios de costa y sitios de montaña), y el tiempo (variaciones interanuales en la producción de propágulos a lo largo de tres años del ciclo natural completo, desde octubre 2012 hasta septiembre 2015, diferenciando las temporadas de crecimiento en cada año). Además, se evaluó la regeneración natural durante dos años de supervivencia luego de la instalación de las plántulas: Plántulas instaladas a partir del año 2014 y la supervivencia hasta el año 2018.

En forma detallada, este enfoque integrador del ciclo de regeneración considerará los componentes de varias etapas sucesivas, conectadas como probabilidades de transición entre flores, nueces inmaduras, nueces maduras y plántulas de regeneración (Harper 1977, Jordano y Herrera 1995, Rey y Alcántara 2000, Pulido *et al.* 2010, Soler 2012, Soler *et al.* 2013), así como también incluirá una estimación relativa de los diferentes factores bióticos y abióticos que generan pérdidas en el potencial reproductivo y que determinarán la probabilidad de que una flor femenina alcance a formar una plántula instalada. La Figura 1.5 (basado en el trabajo de Soler 2012) esquematiza la propuesta para el estudio del ciclo de regeneración natural de los bosques mixtos de *N. pumilio* y *N. betuloides*.

Se definen a continuación los aspectos particulares y términos aplicados que serán considerados en esta Tesis:

### ■ Etapas

**1.-Floración; 2.-Pre-dispersión de nueces; 3.-Post-dispersión de nueces; 4. –Instalación de plántulas y supervivencia de plantas**

### ■ Estados reproductivos

**Flores femeninas:** total de flores femeninas al inicio del ciclo, todas con las mismas probabilidades de ser fecundadas por flores masculinas;

**Nueces inmaduras:** todas las flores femeninas fertilizadas que derivan en frutos tipo nueces (período enero y febrero)

**Nueces maduras:** total de nueces inmaduras que derivan en nueces maduras (semillas, a partir de marzo-mayo)

**Nueces maduras dispersadas:** total de nueces depositadas en el suelo durante la post-dispersión, que han escapado del forrajeo pre-dispersivo;

**Plántulas (0-1 año):** plántulas de *N. pumilio* y *N. betuloides* emergidos durante la estación de crecimiento en la que se realiza el muestreo. En ocasiones, aún se observan los cotiledones expandidos;

**Plantas >1 año:** período posterior a plántulas, que han sobrevivido más de 1 año después de la instalación y que van adquiriendo caracteres vegetativos de plantas adultas como las hojas.

#### ■ Factores de pérdida

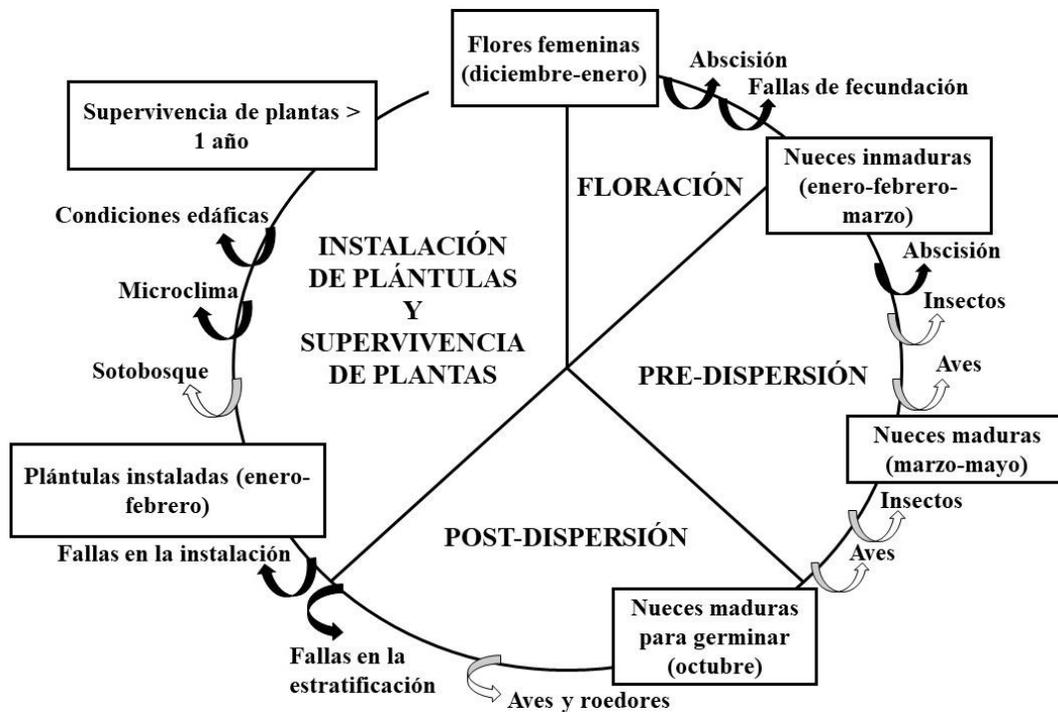
Factores bióticos: aquellos relacionados fundamentalmente con los diferentes tipos de interacciones planta-animal (Stephenson 1981, Pulido 2002, Pías *et al.* 2007):

- Ataque de insectos sobre nueces inmaduras y nueces maduras
- Forrajeo de aves sobre nueces inmaduras y nueces maduras
- Forrajeo de aves y roedores sobre nueces maduras dispersadas
- Influencia del sotobosque (plantas vasculares y no vasculares) sobre las plantas de *N. pumilio* y *N. betuloides*

Factores abióticos: aquellos relacionados a condiciones climáticas adversas o de recursos limitados (*e.g.* nutrientes), que pueden conducir al aborto espontáneo de estructuras reproductivas (Stephenson 1981, Bazzaz *et al.* 2000):

- Abcisión de flores femeninas
- Falla de fertilización (derivan en nueces vacías)
- Falla de viabilidad de nueces (muertas + no viables) y fallas en la estratificación
- Fallas durante la instalación
- Microclima
- Condiciones edáficas

El ramoneo de plantas de regeneración no es considerado dentro de este estudio, ya que en los ambientes estudiados no se ha detectado tránsito de herbívoros nativos ni domésticos.



**Figura 1.5.** Modelo propuesto para el ciclo de regeneración natural de los bosques mixtos basado en Soler (2012). Las divisiones en el círculo muestran las diferentes etapas del ciclo, en la que cada una presenta diferentes estados reproductivos (rectángulos). Fuera del círculo se observan los factores que influyen en la probabilidad de transición a la siguiente etapa. Las flechas negras corresponden a factores abióticos y las flechas blancas, a factores bióticos.

## 1.8 Listado de abreviaturas

- A** = Proporción de arena (%)
- A1** = Año de seguimiento 1
- A2** = Año de seguimiento 2
- A3** = Año de seguimiento 3
- AB** = Área basal (m<sup>2</sup>/ha)
- AB%** = Porcentaje de área basal (%)
- AD** = Altura dominante (m)
- Ar** = Proporción de arcilla (%)
- BAF o k** = Factor de área basal Bitterlich
- Br** = Cobertura de plantas no vasculares o briófitas (%)
- C/N** = Relación carbono/nitrógeno
- C1** = Ciclo 1
- C2** = Ciclo 2
- C3** = Ciclo 3
- CC** = Cobertura de copas (%)
- CCF** = Cobertura de copas febrero (%)
- CH** = Cobertura de hojas (%)
- CHE** = Cobertura hepáticas (%)

**CIC** = Capacidad de intercambio catiónico (meq/100gr)  
**CM** = Rodal mixto de la costa con similar proporción de especies  
**CMU** = Cobertura musgos (%)  
**CNb** = Rodal de la costa con dominancia de *N. betuloides*  
**CNp** = Rodal de la costa con dominancia de *N. pumilio*  
**Co** = Clase de copas co-dominante  
**CO** = Carbono orgánico total (%)  
**COF** = Fase de desarrollo crecimiento óptimo final  
**COI** = Fase de desarrollo crecimiento óptimo inicial  
**CT** = Cobertura total plantas no vasculares o briófitas (%)  
**DE** = Fase de desarrollo en desmoronamiento  
**DICO** = Plantas dicotiledóneas (%)  
**DM** = Diámetro cuadrático medio (cm)  
**Do** = Clase de copa dominante  
**Dt** = Densidad total de plantas (miles/ha)  
**EN** = Fase de desarrollo envejecimiento  
**Es** = Número de estratos plantas vasculares  
**FFA** = Flores femeninas abscionadas (%)  
**FFV** = Flores femeninas derivadas en nueces vacías (fallas en la fertilización) (%)  
**FM** = Flores masculinas (millones/ha)  
**FPN** = Flores que producen nueces (%)  
**H** = Hojarasca (kg/ha)  
**He** = Cobertura de helechos (%)  
**HR** = Humedad relativa del aire (%)  
**HS** = Humedad del suelo (%)  
**I** = Instalación efectiva de plántulas (%)  
**IM-I** = Índice de Morisita para la instalación  
**IM-T** = Índice de Morisita para el total de plantas de regeneración.  
**IAF 5** = Índice de área foliar (m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>)  
**In** = Clase de copas intermedio  
**L** = Proporción de limo (%)  
**M** = Rodales mixtos con similar proporción de ambas especies  
**MC** = Mixtura de copas (%)  
**MM** = Rodal mixto de la montaña con similar proporción de especies  
**MNb** = Rodal de la montaña con dominancia de *N. betuloides*  
**MNp** = Rodal de la montaña con dominancia de *N. pumilio*  
**MO** = Materia orgánica total (%)  
**MONO** = Plantas monocotiledóneas (%)  
**N** = Densidad de árboles por hectárea (ind/ha)  
**Nb** = Rodales con dominancia de *N. betuloides*  
**NE** = Nueces llenas que no germinarán después de la estratificación invernal (%)  
**NF** = Nueces llenas forrajeadas en el suelo del bosque por roedores y aves (%)  
**NI** = Nueces inmaduras abscionadas (%)  
**NIA** = Nueces inmaduras forrajeadas por aves (%)

**NII** = Nueces inmaduras afectadas por insectos (%)  
**NLL** = Nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (millones/ha)  
**NMA** = Nueces maduras forrajeadas por aves en el dosel (%)  
**NMI** = Nueces maduras afectadas por insectos en el dosel (%)  
**NNG** = Nueces llenas que no germinarán antes de la estratificación invernal (muertas, abortadas y/o no viables) (%)  
**Np** = Rodales con dominancia de *N. pumilio*  
**NP** = Nueces potenciales (millones/ha)  
**NPOS** = Nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (%)  
**NPRE** = Nueces totales en la pre-dispersión (millones/ha)  
**NT** = Nitrógeno total (%)  
**NTA** = Nueces maduras totales sin daños por insectos y aves (millones/ha)  
**NV** = Nueces viables al final del ciclo (%)  
**P** = Fósforo (ppm)  
**pH**  
**PI** = Potencial de instalación de plántulas (millones/ha)  
**PP** = Precipitación media anual (mm/año)  
**PPN** = Productividad primaria neta ( $\text{gr}/\text{m}^2/\text{año}$ )  
**PRG** = Porcentaje de radiación global (%)  
**PT** = Biomasa ( $\text{kg}/\text{ha}$ )  
**R** = Resistencia a la penetración ( $\text{Newton}/\text{cm}^2$ )  
**RD** = Radiación directa ( $\text{W}/\text{m}^2$ )  
**RDF** = Radiación difusa ( $\text{W}/\text{m}^2$ )  
**Re** = Residuos: ramas y troncos de más de 3 cm de diámetro (%)  
**RG** = Radiación global ( $\text{W}/\text{m}^2$ )  
**RH** = Riqueza hepáticas  
**Ri** = Riqueza de especies  
**RM** = Riqueza musgos  
**RT** = Riqueza total de plantas no vasculares o briófitas  
**S1** = Proporción de supervivencia de plantas al año 1 (%)  
**S2** = Proporción de supervivencia de plantas al año 2 (%)  
**SD** = Suelo desnudo (%)  
**Su** = Clase de copas suprimido  
**T** = Temperatura anual media ( $^{\circ}\text{C}$ )  
**TA** = Temperatura del aire ( $^{\circ}\text{C}$ )  
**TS** = Temperatura del suelo ( $^{\circ}\text{C}$ )  
**Veg** = Vegetación (%)  
 $\delta$  = Densidad aparente del suelo ( $\text{gr}/\text{cm}^3$ )  
**1** = Cohorte 1  
**2** = Cohorte 2  
**3** = Cohorte 3

## CAPÍTULO 2.

### DESCRIPCIÓN DEL ÁREA BAJO ESTUDIO

---

#### 2.1 Ubicación del área bajo estudio

#### 2.2 Selección y descripción general de rodales de bosque mixto

#### 2.3 Descripción general del clima en el área bajo estudio

#### 2.4 Descripción general de los suelos en el área bajo estudio

#### 2.5 Descripción general de la biodiversidad en el área bajo estudio

---

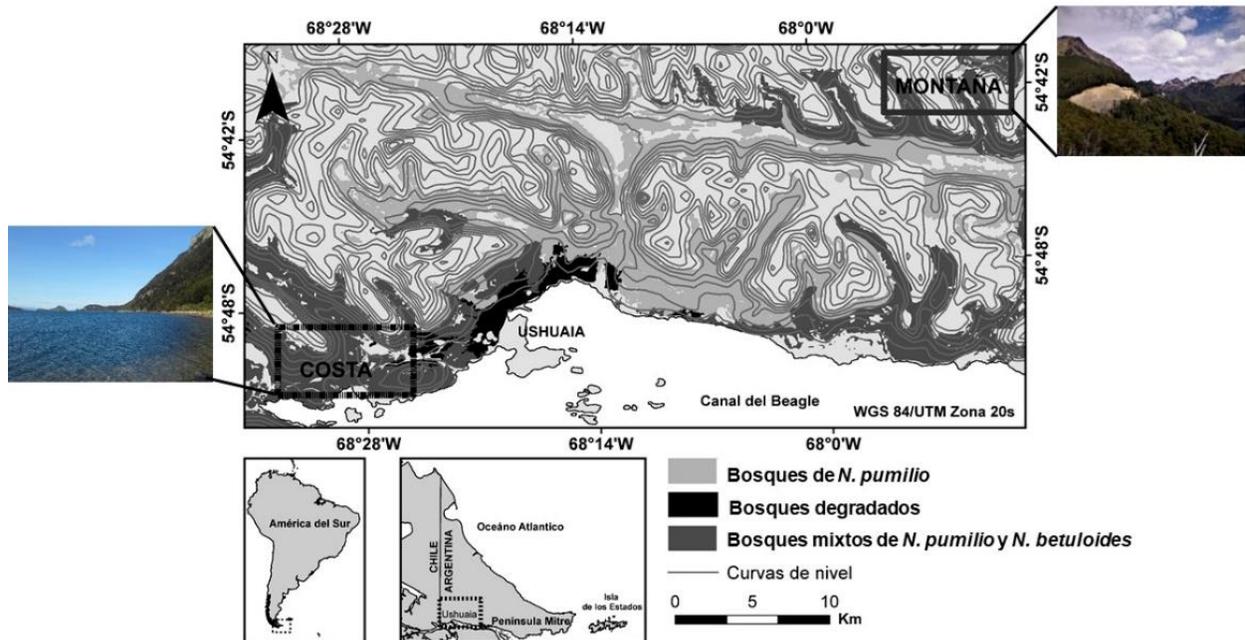
#### 2.1 Ubicación del área bajo estudio

El área de estudio se ubicó en la zona sur de la Isla Grande de Tierra del Fuego, en el sector argentino. Allí se seleccionaron bosques mixtos en dos localizaciones geográficas (Figura 2.1): i) una próxima a la costa del Canal de Beagle (54°83'82''S, 68°53'05''W; 54°82'62''S, 68°44'08''W), y ii) otra en la montaña sobre la Sierra Alvear (54°69'01''S, 67°82'16''W; 54°68'35''S, 67°80'08''W) hacia el interior de la Isla. La altitud en la costa varía entre 60 y 191 m.s.n.m. y en la montaña entre 329 y 370 m.s.n.m., presentando un terreno ondulado, con pendientes suaves que se acentúan en los faldeos de los cerros. Ambas localizaciones geográficas contienen bosques mixtos deciduos-siempreverdes de *Nothofagus* en edad madura (bosques coetáneos >250 años), con rodales de distintas dominancias (proporciones de área basal, cobertura de copas y densidad) de *N. pumilio* y *N. betuloides*, los cuales no presentan impactos de cosecha en al menos los últimos 50 años.

Frederiksen (1988), ha clasificado esta zona donde se ubican los sitios de este estudio (a macro-escala) de acuerdo con su relieve, geología y clima. Es una zona alpina, formada por valles interconectados en forma de “U” que corresponde al sector cordillerano marginal y que permaneció cubierta por glaciares durante el Pleistoceno. Además, Frederiksen (1988) indica que el clima es húmedo (~1000 mm de precipitación anual) aunque con menor precipitación en comparación a otras zonas como las islas del archipiélago de Tierra del Fuego (~3000 mm).

La localización geográfica seleccionada como representativa de la costa se encuentra dentro del área protegida Parque Nacional de Tierra del Fuego. Los disturbios más frecuentes en estos bosques corresponden a perturbaciones naturales producto de la caída de árboles viejos (volteos de viento), donde se generan claros de diferentes tamaños. La localización geográfica seleccionada como representativa de la montaña pertenece a terrenos fiscales y se encuentra próxima a la Ruta Nacional N°3 y al Lago Escondido (Paso Garibaldi). Los disturbios más frecuentes en estos bosques también son producto de la dinámica de claros. En ambas localizaciones, la presencia de herbívoros no es frecuente (como *Lama guanicoe* Müller.) y por ende no se

observaron evidencias de uso por parte de los mismos (e.g. ramoneo a las plantas de regeneración, pisoteos y compactación) dentro de los rodales.



**Figura 2.1.** Ubicación del área de estudio en el Parque Nacional Tierra del Fuego (próximos a costa Canal del Beagle) y en la Sierra Alvear (Paso Garibaldi)

## 2.2 Selección y descripción general de rodales de bosque mixto

La elección de rodales con distintas proporciones de especies se realizó a partir de imágenes satelitales de invierno, período en que es posible e idóneo discriminar las coberturas de la vegetación siempreverde (*N. betuloides*) y decidua (*N. pumilio*) por diferencias en el grano y en el color. En cada localización geográfica se seleccionaron seis rodales, en fase de desarrollo de envejecimiento-desmoronamiento mayor a 250 años, que presentan una alta heterogeneidad estructural interna y con un tamaño mínimo de 2 ha. En total, para este estudio se trabajó en 12 rodales: cuatro rodales con dominancia de *N. pumilio* (Rodaletos puros Np), cuatro rodales con dominancia de *N. betuloides* (Rodaletos puros Nb) y cuatro rodales con aproximadamente igual proporción de ambas especies (Rodaletos mixtos M). La nomenclatura de los rodales y sus principales características de acuerdo con la localización geográfica y al tipo de bosque se presentan en la Tabla 2.1.

**Tabla 2.1.** Definición de los tratamientos de estudio y características particulares de acuerdo a la localización geográfica y el tipo de bosque mixto que representa cada rodal

Rodal	Localización Geográfica	Tipo de bosque	Código combinado	Réplica	Altitud (m.s.n.m)	Pendiente %	Orientación
1	C	Np	CNp	1	60	3	S-SE
2	C	M	CM	1	81	18	S-SO
3	C	Nb	CNb	1	100	10	SO
4	C	Np	CNp	2	184	9	S
5	C	M	CM	2	191	9	O-SO
6	C	Nb	CNb	2	177	20	O-SO
7	M	Np	MNp	1	353	5	O-NO
8	M	M	MM	1	352	13	O
9	M	Nb	MNb	1	370	7	O-SO
10	M	Np	MNp	2	345	17	O-NO
11	M	M	MM	2	350	15	O-NO
12	M	Nb	MNb	2	329	18	O-SO

Localización geográfica: C = Costa, M = Montaña. Tipo de bosque: Np = bosque con dominancia específica de *N. pumilio*, M: bosque con similar proporción de ambas especies, Nb: bosque con dominancia específica de *N. betuloides*.

Respecto de la micro-topografía, los rodales de CNp fueron relativamente planos, cuya variabilidad fue dada por el microambiente generado por la caída de árboles (descalce, raíces, madera en descomposición), acompañada de una alta cobertura de herbáceas y hojarasca. En los rodales de CM, la micro-topografía está dada por ondulaciones en torno a una ladera, donde la heterogeneidad fue a causa de la caída de árboles, y la consecuente madera en descomposición. Por otra parte, la variabilidad en CNb fue ocasionada por una alta cobertura de arbustos, herbáceas, briófitas, hojarasca y madera en descomposición. La micro-topografía en los rodales de MNp (con una alta cobertura de herbáceas), presentaron ondulaciones de terreno de media ladera, altamente húmedos en comparación a los rodales de la costa. Los rodales MM presentaron también estas ondulaciones en media ladera, acompañada de una alta heterogeneidad ocasionada por árboles caídos en distintos grados de descomposición y alta cobertura herbácea en claros. Por último, los rodales de MNb presentaron ondulaciones de terreno de media ladera, además de una fuerte variabilidad por la heterogeneidad de árboles caídos y alta cobertura de briófitas y contenido de humedad.

En términos generales, y para la mayoría de los análisis realizados en este estudio, se consideraron como factores principales al tipo de bosque (tres niveles) y a la localización geográfica (dos niveles). Para algunas de las variables se consideró además un factor temporal (ciclo o cohorte), con niveles independientes entre sí. Cada nivel de este factor correspondió a los años en que se realizó el estudio, definiendo a cada año como ciclo reproductivo (desde el inicio de la estación de crecimiento y hasta el final de la época invernal). El Ciclo 1 (C1) incluyó desde octubre de 2012 a septiembre de 2013, el Ciclo 2 (C2) desde octubre de 2013 a septiembre de 2014 y el Ciclo 3 (C3) desde octubre de 2014 a septiembre de 2015. Por otra parte, al momento

de analizar las variables dentro de los bosques mixtos M, se consideraron a las especies arbóreas (*N. pumilio* y *N. betuloides*) como factor principal.

### 2.3 Descripción general del clima en el área bajo estudio

A escala de paisaje y de acuerdo con la localización geográfica, las temperaturas anuales medias son menores en la costa que en la montaña, así como también la precipitación es menor en costa que en montaña (ver Tabla 2.2). Cabe destacar que estos patrones también estuvieron reflejados en la productividad primaria neta (PPN), estimada a través de análisis temporales de imágenes satelitales ráster (con una resolución espacial de aproximadamente 30 m) (Zhao y Running 2010), a partir de la combinación de variables. La PPN media anual fue menor en la costa que en la montaña, sin mayor fluctuación entre los ciclos. En cambio, la PPN en la montaña se presentó con valores mayores y con diferencias más notorias entre los ciclos. En todos los ciclos, tanto la PPN, como la temperatura y la precipitación fueron más alta en la montaña que en la costa.

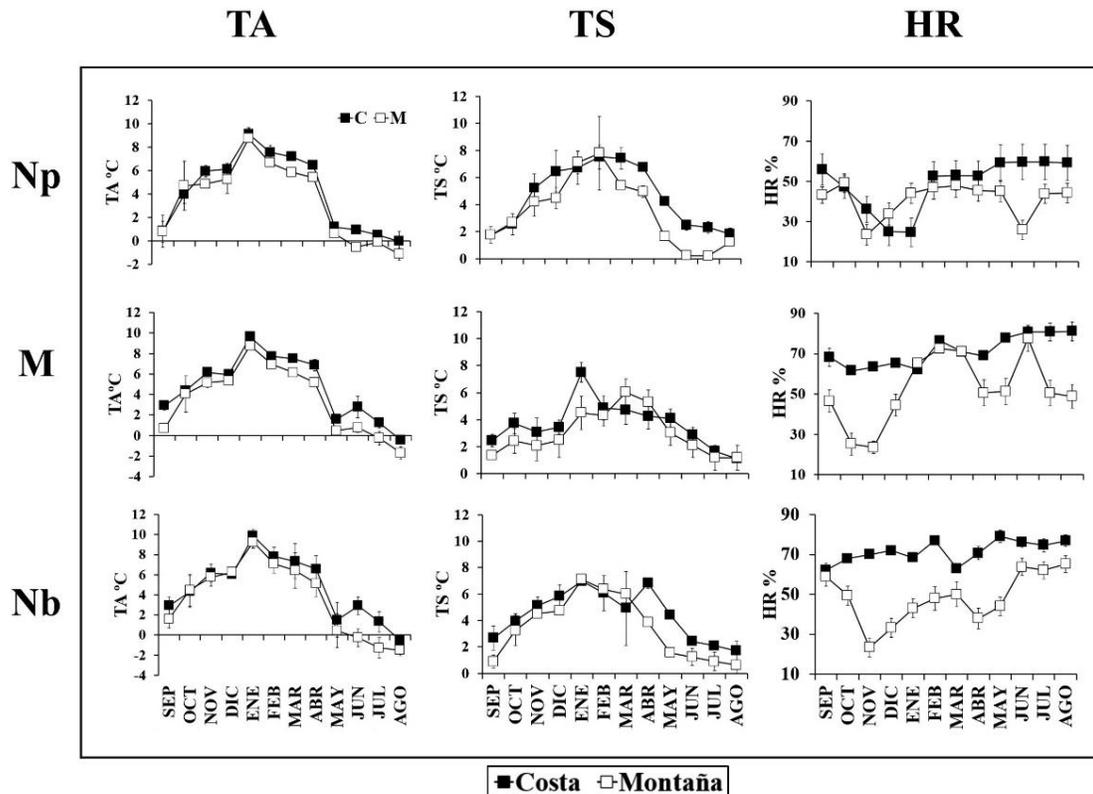
**Tabla 2.2.** Valores promedio anual para cada ciclo de estudio (C1, C2, C3) a escala regional de la productividad primaria neta PPN ( $\text{gr/m}^2/\text{año}$ ), temperatura media anual T ( $^{\circ}\text{C}$ ) y precipitación anual media PP ( $\text{mm/año}$ ) de cada localización geográfica (donde se presentan los rodales de estudio) obtenidos mediante sensores remotos (<http://globalclimatemonitor.org/#>- <http://rainsphere.eng.uci.edu>-<http://files.ntsug.umt.edu>)

Ciclo	PPN ( $\text{gr/m}^2/\text{año}$ )			T ( $^{\circ}\text{C}$ )			PP ( $\text{mm/año}$ )			
	C1	C2	C3	C1	C2	C3	C1	C2	C3	
Localización geográfica	Costa	521,7	562,3	509,4	3,4	2,8	2,9	699,5	786,0	781,0
	Montaña	736,9	588,4	637,8	4,7	4,1	4,3	741,0	821,0	800,0

Los tipos de bosque mixto presentaron variaciones en la temperatura del aire ( $^{\circ}\text{C}$ ), la temperatura del suelo ( $^{\circ}\text{C}$ ) y la humedad relativa (%) según la localización geográfica en la que se encontraron (Figura 2.2). La temperatura promedio del aire más elevada se registró durante el mes de enero, para los tres tipos de bosque y las dos localizaciones geográficas, cuyos valores oscilaron entre 8,5 y 9,5 $^{\circ}\text{C}$ . Las temperaturas más bajas se registraron entre los meses de junio y agosto, principalmente para los tres tipos de bosques localizados en la montaña, con temperaturas que alcanzaron -2 $^{\circ}\text{C}$  en promedio.

En cuanto a la temperatura promedio del suelo (obtenido por data logger HOBO H8, cuyo sensor se ubicó a 5 cm de profundidad del suelo), se registró hasta 0 $^{\circ}\text{C}$  durante los meses junio y julio para Np en la montaña. Sin embargo, esas mínimas no fueron observadas en los demás tipos de bosques en ninguna localización. En los períodos donde se observó mayor variación de la temperatura de suelo, ocurrió entre los meses de febrero en Np (cuya temperatura media está por sobre los 7 $^{\circ}\text{C}$  tanto en costa como en montaña) y en marzo para Nb, tanto en costa como en montaña. La humedad relativa (%) fue más alta en los rodales de la

costa que en los de la montaña, alcanzando ~50% y el ~35%, respectivamente; sin mayores diferencias entre los rodales de cada localización.



**Figura 2.2.** Variación mensual media de: Temperatura del aire °C, Temperatura del suelo °C y Humedad relativa (%) para cada tipo de bosque y localización en el paisaje. Las barras representan el error estándar. Datos obtenidos a través de data loggers (HOBO H8) ubicados en los rodales bajo estudio, que permanecieron activos durante un año (2012-2013).

## 2.4 Descripción general de los suelos en el área bajo estudio

En general, Frederiksen (1988) describe que las áreas de estudio se encuentran dentro de la denominada Cordillera Central, que ha sido formada por rocas metamórficas. Estas corresponden a morrenas laterales onduladas, cuyos suelos son mayormente húmedos, debido a la forma “U” de los valles, caracterizados además por su gran profundidad, longitud y pendiente. Las principales diferencias en la formación de los suelos son dadas por la topografía local, principalmente con las variaciones en la textura y la pendiente.

Los suelos localizados en la montaña, donde se distribuyen los bosques mixtos en laderas medias y bajas, se encuentran en morrenas arenosas y excesivamente bien drenadas, con un régimen de humedad del tipo Udico en el suelo (Frangi *et al.* 2004). Este régimen caracteriza los suelos de climas húmedos con una distribución regular de la pluviometría a lo largo del año. Al tratarse de un régimen de humedad percolante hay pérdidas importantes de calcio, magnesio, potasio, entre otros elementos. Los suelos viejos, con régimen Udico, tienden a ser ácidos e infértiles. Los suelos en esta localización acumulan un alto contenido de carbono orgánico

en el horizonte superficial, además presentan una alta actividad biológica. La topografía empinada hace que los suelos sean fuertemente lixiviados (Frederiksen 1988, Frangi *et al.* 2004).

En los suelos de la costa donde se distribuyen los bosques mixtos de estudio, el material original es limoso y generalmente son bien drenados. La actividad biológica es menor en comparación con los suelos de la montaña. También el régimen de humedad el del tipo Udico y también presentan fuerte lixiviación de los nutrientes. La humedad en la localización de la costa se da principalmente por la cercanía al mar y la topografía local (Frederiksen 1988, Frangi *et al.* 2004).

## 2.5 Descripción general de la biodiversidad en el área bajo estudio

La diversidad del sotobosque presente en los bosques mixtos del área de costa (Parque Nacional Tierra del Fuego), está representada por especies herbáceas como el cadillo (*Acaena magellanica* (Lam.) Vahl.), amor seco (*Acaena ovalifolia* Ruiz & Pavón.), pegajosa (*Adenocaulon chilense* Less.), oreja de ratón (*Cerastium fontanum* Baumg.), pasto de chanco (*Cotula scariosa* (Cass.) Franchet.), peludo (*Dysopsis glechomoides* (A. Richard) Müller.), pega-pega (*Galium aparine* L.), frutilla del diablo (*Gunnera magellanica* Lam.), perejil de campo (*Osmorhiza depauperata* Phil.), oreja de ratón (*Pratia repens* Gaudich.), botón de oro chico (*Ranunculus minutiflorus* Bert. ex Phil.), botón de oro (*Ranunculus peduncularis* Sm.), parrilla (*Ribes magellanicum* Poiret.), diente de león (*Taraxacum officinale* Weber.), trébol blanco (*Trifolium repens* L.), verónica (*Veronica serpyllifolia* L.), violeta amarilla (*Viola magellanica* Forster f.). Entre los arbustos se destaca el calafate (*Berberis buxifolia* Lam.). Entre las arbóreas se encuentran las especies siempreverdes, tales como el canelo (*Drimys winteri* Forster & Forster f.), notro (*Embothrium coccineum* Forster & Forster f.), maitén chico (*Maytenus disticha* (Hooker f.) Urban.), leña dura (*Maytenus magellanica* (Lam.) Hooker f.) (Martínez Pastur *et al.* 2015). Cabe mencionar que, en los bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego habitan diferentes especies de *Cyttaria*, que son hongos endémicos de los bosques Andino-Patagónicos que viven sobre individuos de *Nothofagus*, entre los que se destacan el pan de indio (*Cyttaria darwinii* (Berk. emend.) Espinosa.) y llao llao (*Cyttaria hariotti* Fisch.) (Frangi *et al.* 2004).

En los bosques de la montaña, se han reportado recientemente las siguientes especies herbáceas nativas que coinciden con los bosques mixtos de la costa: *G. magellanica*, *D. glechomoides*, *V. magellanica*, *A. ovalifolia*, *T. officinale*, *R. magellanica*, *A. magellanica*, *A. chilense*, *C. fontanum*, *P. mucronata*, *R. repens* (Huertas Herrera *et al.* 2018); y también algunas exóticas (e.g. *T. officinale* y *T. repens*). Además, en los bosques de montaña se registran el Senecio (*Senecio acanthifolius* Hombron & Jacquinet.), perejil de campo (*Osmorhiza chilensis* Hooker & Arn.), frutilla (*Rubus geoides* Sm.), berro amargo (*Cardamine glacialis* (Forster F.) DC.), chaura (*Pernettya pumila* (L. f.) Hooker.), pasto azul (*Poa nemoralis* L.), entre otras. Dentro

de los helechos se describe a la pluma de mar (*Blechnum penna-marina* (Poiret) Kuh) y entre los arbustos el calafate (*Berberis buxifolia* Lam.) y murtilla (*Empetrum rubrum* Vahl ex Willd.).

Con respecto a la fauna, las especies terrestres de mayor tamaño que se pueden observar en estos bosques son el zorro colorado o culpeo fueguino (*Pseudalopex culpaeus* lycoides) (APN 2007). Las especies de roedores nativos presentes en estos bosques y que han sido identificados son tres: ratón de hocico amarillo (*Abrothrix xanthorhinus xanthorhinus* Waterhouse.), ratón de cola larga (*Oligoryzomys longicaudatus magellanicus* (Osgood.) Mann.) y la rata chinchilla (*Euneomys chinchilloides* Waterhouse.) (Lizarralde *et al.* 1996). En las zonas de montaña no se tiene un registro acerca de las especies de fauna, sólo a través de observaciones personales (presencia del zorro colorado y roedores).

De los animales exóticos se han reportado 19 especies (Lizarralde y Escobar 2000) de las cuales cuatro son característicamente invasoras, siendo éstas el castor americano (*Castor canadensis* Kulh), la rata almizclera (*Ondatra zibethicus* Linnaeus.), el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus* Linnaeus.) y el visón (*Mustela vison* Schreber) (Frangi *et al.* 2005, APN 2007). Estas especies se encuentran presentes en zonas costeras (Parque Nacional Tierra del Fuego), pero no se tiene registros de ellas en bosques mixtos de la montaña.

En cuanto a la presencia de aves en los bosques mixtos de la costa (Parque Nacional Tierra del Fuego) bajo distintas coberturas, se encuentran el peuquito (*Accipiter bicolor* Vieillot.), cachudito (*Anairetes parulus* Kittlitz.), rayadito (*Aphrastura spinicauda* Gmelin.), cabecita negra austral (*Carduelis barbata* Molina.), carpintero negro (*Campephilus magellanicus* King.), churrete real (*Cinclodes patagonicus* Gmelin.), viudita o peutrén (*Colorhamphus parvirostris* Darwin.), tordo patagón (*Curaeus curaeus* Molina.), fio-fio (*Elaenia albiceps* Hellmayr.), cachaña (*Enicognathus ferrugineus* Müller.), Águila mora (*Geranoaetus melanoleucus* Vieillot.), caburé austral o chuncho (*Glaucidium nanum* King.), chimango o tiuque (*Milvago chimango* Vieillot.), comesebo grande (*Muscisaxicola maclovianus* Garnot.), cometocino patagónico (*Phrygilus patagonicus* Lowe.), comesebo grande (*Pygarrhichas albogularis* King.), churrín del sur (*Scytalopus magellanicus* Gmelin.), picaflor chico (*Sephanoides sephanoides* Molina.), golondrina chilena (*Tachycineta meyeni* Cabanis.), ratona común o chercán (*Troglodytes aedon* Vieillot.), zorzal patagónico (*Turdus falcklandii* King.), diucón (*Xolmis pyrope* Kittlitz.), chincol o chingolo (*Zonotrichia capensis* Statius Müller.) (Martínez Pastur *et al.* 2015). En los bosques mixtos de montaña no se ha hecho el registro de aves, sólo se tienen referencias a través de observaciones personales (*e.g.* rayadito, cachaña, chimango).

# CAPÍTULO 3.

## ESTRUCTURA FORESTAL, VARIABLES ABIÓTICAS Y BIÓTICAS

---

### 3.1 Introducción

### 3.2 Hipótesis de trabajo

### 3.3 Objetivo específico

### 3.4 Materiales y métodos

### 3.5 Resultados

### 3.6 Discusión

### 3.7 Conclusión

---

### 3.1 Introducción

La estructura forestal corresponde a la forma en que las especies ocupan el espacio vertical y horizontal, así como también su expresión fisionómica (Oliver y Larson 1996, Cruz *et al.* 2007). El estudio de la estructura de los rodales, su desarrollo y dinámica de los bosques, es una base fundamental para la aplicación de las prácticas silviculturales y la ordenación de los bosques (Schmidt y Urzúa 1982, Donoso 1993). Los distintos aspectos y características de los rodales van desde las cualidades de las especies o conjunto de ellas, hasta la organización espacial horizontal y vertical, estructura de edades, diámetro, altura, fases de desarrollo y las distintas características de la dinámica de dosel (Schmidt y Urzúa 1982, Lencinas 2005, Cruz *et al.* 2007). También se ha definido a la estructura se define como la distribución de la frecuencia de árboles a través de las clases de edades (coetáneos o multietáneos), de diámetro o tamaño de las copas (Daniel *et al.* 1982). Este último caso se refiere más a la clasificación de las copas, de acuerdo a su posición “social” dentro de los rodales (dominantes, codominantes, intermedios y suprimidos).

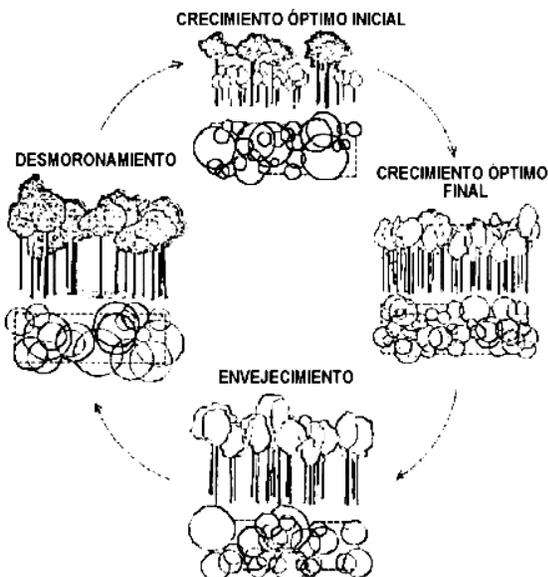
La estructura forestal se relaciona con una serie de variables que involucran factores abióticos y bióticos. Gracias a su estrato arbóreo y su interacción con las variables abióticas, en los bosques se originan una serie de condiciones locales, climáticas y ecológicas muy diferentes a otros ambientes (Frangi *et al.* 2004). Estas diferencias se dan en cuanto a la temperatura, humedad, contenido de nutrientes de las capas superiores del suelo (Daniel *et al.* 1982); e incluso, en cuanto al flujo de energía controlado en sus estructuras para la obtención de recursos de la atmósfera y el suelo (Frangi *et al.* 2004).

En cuanto al microclima en el interior del bosque, algunas variables abióticas, varían de acuerdo a los cambios de estructura, ya sea por aprovechamientos o disturbios a pequeña y gran escala (Promis *et al.* 2010). Por ejemplo, los niveles de radiación solar, presentan directa relación con los cambios de cobertura del dosel

arbóreo (Promis 2009, Martínez Pastur *et al.* 2011b). Estos cambios son dinámicos durante el año en condiciones naturales, de acuerdo a las características de las especies, como en los bosques deciduos, que pierden su follaje ampliando y disminuyendo alternativamente los niveles de radiación al interior del bosque (Martínez Pastur *et al.* 2011b). En los bosques primarios, además de los cambios anuales, se producen alteraciones a partir de pequeños disturbios que generan un nivel de heterogeneidad en el espacio y temporalidad en el dosel, lo que afectaría la disponibilidad de los recursos para la regeneración (Veblen *et al.* 2004). En su conjunto, también se generan cambios en la temperatura, humedad del ambiente y del suelo, que influyen directamente sobre los procesos ecológicos de los componentes naturales del bosque a ese nivel (Caldentey *et al.* 2000, Promis *et al.* 2010).

Las propiedades físicas y químicas del suelo son factores claves que pueden determinar la distribución de las especies forestales a nivel de paisaje (Quesada *et al.* 2009, Li *et al.* 2013). Al mismo tiempo, la composición del dosel también puede influir en el desarrollo del suelo de los diferentes tipos de bosques (Boyle 2005, Li *et al.* 2013). Asimismo, la humedad disponible en el suelo es una de las variables de mayor importancia para la regeneración de *Nothofagus* (Heinemann *et al.* 2000, Frangi *et al.* 2004, Martínez Pastur *et al.* 2007).

En Tierra del Fuego, los bosques se presentan como mosaicos con situaciones diferentes, que reflejan tipos de vegetación, calidades de sitio y estados o fases de desarrollo diferentes en distintos sectores (Schmidt y Urzúa 1982). Las fases de desarrollo presentan una duración variable dentro de un ciclo natural del bosque y se definen como: regeneración inicial, regeneración avanzada, crecimiento óptimo, envejecimiento, desmoronamiento y desmoronamiento con regeneración (Schmidt y Urzúa 1982). Esta clasificación fue hecha para rodales de *N. pumilio* (Figura 3.1), donde la fase juvenil se denomina “crecimiento óptimo inicial”, que comienza desde la instalación de las plántulas hasta los 40 años de edad. Posteriormente, se describe una fase más avanzada de desarrollo, la denominada “crecimiento óptimo final” la cual presenta alta densidad de individuos (1000-30.000 ind/ha) cuya edad varía entre los 40 a 120 años. Luego, se describe una fase de maduración “envejecimiento”, la cual presenta una densidad menor a la que precede (500- 600 ind/ha), con edades que varían desde 120 a 250 años. Por último, se describe una fase de desarrollo final, denominada “desmoronamiento”, en la cual se presentan edades desde los 250 a 500 años. En la medida que avanzan dichas fases de desarrollo, los rodales disminuyen la cobertura de dosel y van presentando síntomas de degradación (enfermedades, pudriciones). Además, las fases más avanzadas de envejecimiento incrementan la susceptibilidad de los árboles frente al viento, que genera caídas de árboles que ocasionan cambios microclimáticos (*e.g.* mayor entrada de luz, cambios en la humedad del suelo) (Promis *et al.* 2010).



**Figura 3.1.** Fases de desarrollo para el bosque de *N. pumilio* (Schmidt y Urzúa 1982)

Los bosques de *Nothofagus* en Tierra del Fuego, pueden ser regulares (o sea coetáneos, formados por una clase de edad) o irregulares (o sea multietáneos, formados por más grupos de edades y varias clases diamétricas) (Schmidt y Urzúa 1982). En cuanto a la calidad de sitio, se ha desarrollado un índice para los bosques de *N. pumilio*, calculado para una edad base de 60 años, que varía entre 9,8 y 23,2 m. Los rodales que crecen en sitios de alta calidad ( $SI_{60} = > 16,5$  m), tienen un volumen total de más de  $650 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  y árboles con una altura total de más de 24 m. En sitios de media calidad, ( $SI_{60} = 13,1$  a  $16,5$  m), los rodales presentan un volumen de  $700 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  y con árboles de una altura total entre 20,5 y 24 m, mientras que los rodales que crecen en sitios de baja calidad ( $SI_{60} = < 13,1$  m) tienen un volumen menor a  $550 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  y árboles con una altura inferior a 20,5 m (Martínez Pastur *et al.* 1997). Para *N. betuloides* no existe un índice de calidad de sitio, pero se puede considerar a la altura dominante como un buen indicador de la misma. Normalmente superan los 16 m de altura, alcanzando los 24 m e incluso más, mientras que las existencias volumétricas brutas reportadas para la producción, consideran una fluctuación entre  $300$  y  $600 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  (Promis *et al.* 2007). Para los bosques mixtos de *N. betuloides* y *N. pumilio*, las existencias totales varían entre  $260$  a  $740 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  (Schmidt y Urzúa 1982, Schmidt *et al.* 1992), para lo cual el volumen varía desde  $100$  a  $420 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ .

Todas estas variaciones no influyen solamente sobre los árboles, sino que también sobre las variables bióticas como las plantas del sotobosque (plantas inferiores, arbustos, herbáceas) y animales que forman parte del ecosistema boscoso (Donoso 1997). Entre las variables bióticas, el sotobosque en los ecosistemas forestales es una de las más importantes, ya que afecta al flujo de energía y el ciclo de nutrientes, la biodiversidad y la capacidad de regeneración (Gilliam 2007). Además, el sotobosque responde rápidamente a las perturbaciones tanto naturales como antropogénicas (Lencinas *et al.* 2011) (*e.g.* evitando la erosión y generando microambientes adecuados para el desarrollo de otras especies) (Simonson *et al.* 2014). Sin embargo, las

plantas del sotobosque tanto vasculares como no vasculares, tienen una composición, estructura y patrones de distribución heterogéneos, que dependen de los estratos, la estructura del bosque, las condiciones microambientales y del tipo de rodal (Márialigeti *et al.* 2016, Tinya y Ódor, 2016).

En los bosques de *Nothofagus*, un rasgo visible de muchos de los rodales, es que las copas de los árboles tienen una altura similar y no se entrecruzan. También pueden presentar aspecto de “tejado” en algunas posiciones en montañas, lo que ofrece una mayor resistencia al viento (Frangi *et al.* 2004). Sin embargo, puede haber características estructurales que los hace más vulnerables a la acción de disturbios, como ocurre con las olas de viento o un mal manejo silvicultural que desestabilice al rodal y favorezca el volteo por viento (Cellini 2010).

En este capítulo se caracterizaron los parámetros de estructura forestal de las distintas composiciones de bosque mixto y, a su vez, se analizó la influencia de los distintos factores abióticos y bióticos que podrían estar influyendo en el ciclo de regeneración de los mismos. El análisis de estos aspectos antes mencionados, permitió evaluar cómo influyen estos entre sí (*e.g.* variaciones en el microclima, el suelo y la estructura forestal sobre el sotobosque) y entregaría información de las distintas variables para analizar las pérdidas de cada etapa en el ciclo de regeneración.

### **3.2 Hipótesis de trabajo**

Los bosques mixtos de *N. pumilio* y *N. betuloides* con distinta proporción de ambas especies y en distintas localizaciones geográficas presentan diferencias en estructura forestal y en las condiciones que caracterizan el sitio (textura y pH del suelo, temperatura, compactación). Estas diferencias influyen en la disponibilidad de recursos (radiación, humedad, nutrientes), que a su vez determina el ensamble de plantas vasculares y no vasculares que conforman su sotobosque.

### **3.3 Objetivo específico**

Analizar la estructura forestal, y las características abióticas (microclimáticas y edáficas) y bióticas (plantas vasculares y no vasculares del sotobosque) de los diferentes tipos de bosques para cada localización geográfica.

### 3.4 Materiales y métodos

#### 3.4.1 Caracterización de la estructura forestal

En cada uno de los rodales se realizaron parcelas de estructura forestal ( $n=10$ ) que se ubicaron aleatoriamente en cada sitio ( $N=10$  parcelas  $\times$  3 tipos de bosque  $\times$  2 localizaciones en el paisaje= 60 parcelas en total), utilizando el método de muestreo angular (Bitterlich 1984) mediante un dendrómetro electrónico Criterion RD-1000 (Laser Technology, USA). Con este método, se determinó el área basal (AB), a partir de un punto fijo proyectado con un ángulo horizontal hacia cada árbol, donde éste se selecciona si sobrepasa el ángulo proyectado. El área basal por hectárea (AB,  $m^2/ha$ ) en esa posición se calcula multiplicando el número de árboles por el factor de área basal utilizado (BAF o  $k$ ), el cual representa los metros cuadrados por hectárea del árbol muestreado. El valor de  $k$  utilizado para este muestreo fue 6 o 7. Además, fue calculado el porcentaje de AB (%) respecto al área basal de los rodales. A los árboles seleccionados, junto a la determinación de las especies en el caso de los rodales mixtos, se determinó el diámetro cuadrático medio (DM, cm). Asimismo, en cada parcela se determinó la altura dominante (AD, m) como el promedio de la altura de los 3 individuos más altos por parcela, midiendo dicho valor con un hipsómetro digital láser TruPulse 200 (Laser Technology, USA). La densidad de árboles por hectárea ( $N$ , ind/ha), se calculó respecto al  $k$  utilizado y el AB estimado.

Se determinó la clase de copas (Su: suprimido, In: intermedio, Co: co-dominante y Do: dominante) de acuerdo con la posición del individuo dentro del dosel superior, y la fase de crecimiento siguiendo la clasificación propuesta para *N. pumilio* por Schmidt y Urzúa (1982) (COI: Crecimiento óptimo inicial, COF: Crecimiento óptimo final, E: envejecimiento, D: desmoronamiento). Para esta clasificación, los rodales fueron agrupados por código combinado (tipo de bosque  $\times$  localización geográfica: CNp, CM, CNb, MNp, MM, MNb).

Asimismo, se caracterizó el dosel arbóreo durante un año completo y de manera mensual. Se tomaron fotografías hemisféricas al dosel ( $n=10$ ) en cada parcela forestal ( $N=10$  parcelas  $\times$  3 tipos de bosque  $\times$  2 localizaciones en el paisaje  $\times$  12 meses =720 fotografías en total), para evaluar parámetros relacionados a la estructura de la copa de los árboles. Se utilizó un lente ojo de pez circular de gran apertura F3.5 de 8 mm (Sigma, Japón), montado sobre una cámara digital con un lente de 35 mm (Nikon D610, Japón) sobre un trípode a 1 m sobre el piso, nivelada horizontalmente con un nivel de burbujas, y orientada hacia el norte magnético con una brújula. Cada foto fue analizada con el programa Gap Light Analyzer v2.0 (Frazer *et al.* 2001) y se calculó el porcentaje de cobertura de copa (CC, %), el índice efectivo de área foliar (IAF,  $m^2/m^2$ ) integrado sobre los  $0^\circ$  a  $60^\circ$  sobre el cenit (Stenburg *et al.* 1994). Cabe mencionar que las mejores fotografías se obtienen en días u horas en los cuales no haya incidencia de luz solar directa sobre el lente (*e.g.* cuando el cielo se encuentre totalmente cubierto de nubes) (Roxburgh y Kelly 1995). Para el manejo del programa, se utilizaron

las siguientes variables de entrada: (a) distorsión de proyección específica proporcionada por la empresa fabricante de lentes; (b) un compuesto de la cuadrícula de la región del cielo por 20 azimuts y 4 regiones cenitales; (c) un valor constante de  $1367 \text{ W/m}^2$  para el flujo de radiación solar total fuera de la atmósfera de la Tierra (Hardya *et al.* 2004) y de 0,6 para el coeficiente de transmisión de cielo despejado (factor que describe la claridad regional de la atmósfera con respecto a la transmisión instantánea de radiación directa); (d) índice de nubosidad (nubosidad medida específica del sitio), fracción espectral (proporción de energía solar que cae dentro del rango limitado del espectro electromagnético a la radiación de onda corta aportado por todas las longitudes de onda) y fracción de haz (proporción de radiación espectral directa a global incidente en superficie horizontal) obtenidos a partir de datos de radiación (años 2004-2005) proporcionados por la Universidad de Magallanes (Santana *et al.* 2006) y VAG-Ushuaia (Estación Global de Vigilancia Atmosférica).

Para los bosques M, el porcentaje de mixtura de copas (MC, %) se determinó a través de un recuento de puntos sobre una grilla superpuesta con la fotografía de invierno (agosto), donde se pudo diferenciar claramente la cobertura de copas de la especie siempreverde (*N. betuloides*) respecto de la caducifolia (*N. pumilio*) y se comparó con la fotografía del mes de febrero (mes de mayor cierre de copas). Esta comparación se realizó a través de un cálculo de proporción de la cobertura de *N. betuloides* del mes de agosto sobre la cobertura total obtenida en el mes de febrero, obteniendo también la proporción de copas de *N. pumilio*. De esta manera, se obtuvo el porcentaje de coberturas de hojas (CH, %) a través de la diferencia entre CC (%) y el porcentaje de tronco y ramas que se puede obtener con la fotografía de invierno.

### 3.4.2 Caracterización de variables abióticas

Las variables abióticas caracterizadas son principalmente las referidas a las variables microclimáticas y edáficas. A través de las fotografías hemisféricas, se calculó la radiación global (RG,  $\text{W/m}^2$ ) y porcentaje radiación global (PRG, %) a nivel de sotobosque transmitida a través del dosel y calculada a partir de la suma de sus dos componentes (radiación directa- RD,  $\text{W/m}^2$ ) y radiación difusa RDF,  $\text{W/m}^2$ ). Esta metodología siguió a Martínez Pastur *et al.* (2011b).

Se tomaron muestras de suelo (n=10) en cada tipo de bosque y localización en el paisaje (N=10 muestras  $\times$  3 tipos de bosque  $\times$  2 localizaciones en el paisaje=60 muestras en total) durante enero de 2014, a 20 cm de profundidad. Para esto, se utilizó un barreno con un cilindro de volumen conocido ( $84,7 \text{ cm}^3$ ). Las muestras fueron secadas en horno a  $70^\circ\text{C}$ , trituradas en un molino analítico tipo Cole-Parmer (EE.UU.) y tamizadas a través de un cernidor de 2 mm. Estas muestras fueron enviadas al Laboratorio de Ciencias del Suelo (Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Nacional de Córdoba), donde se determinaron propiedades químicas como: materia orgánica total (MO, %) y carbono orgánico total (CO, %) ambas propiedades analizadas con LECO®, nitrógeno total (N, %) usando el método Kjeldhal, relación carbono/nitrógeno (C/N,

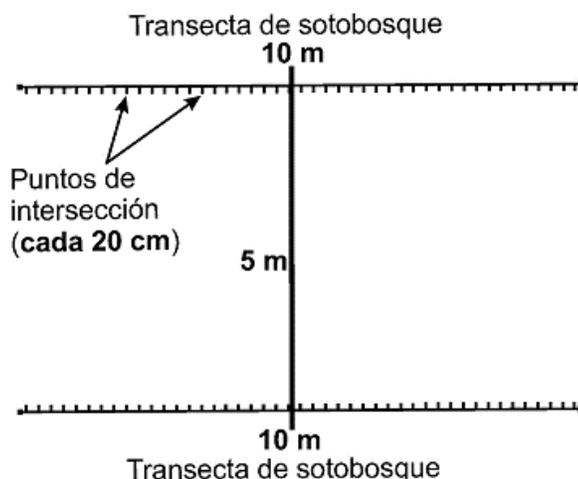
sin unidad), fósforo (P, ppm) usando el método Bray y Kurtz (Bray y Kurtz 1945), la capacidad de intercambio catiónico (CIC, meq/100gr) usando acetato de amonio (Wenk y Bulakh 2004). De las propiedades físicas se determinó la clase textural del suelo: proporción de arena (A, %), limo (L, %) y arcilla (Ar, %), usando el método Bouyoucus (1936). El pH se obtuvo con peachímetro Orion en el Laboratorio de Recursos Agroforestales del CADIC. Por otra parte, otras muestras de suelos (N=10 muestras × 3 tipos de bosque × 2 localizaciones en el paisaje= 60 muestras en total) se tomaron a 5 cm de profundidad con el fin de calcular la densidad aparente de la capa orgánica ( $\delta$ , gr/cm<sup>3</sup>). En este caso, también se utilizó el mismo barreno de suelo. Este cálculo de densidad fue relacionada al valor volumétrico. Posteriormente, estas muestras se secaron en horno a 70°C, y luego fueron pesadas en una balanza de precisión ( $\pm$  0,0001 g). Además, durante enero de 2014 se midió la humedad del suelo (HS, %) y resistencia del suelo a la penetración (que está relacionada con la compactación del suelo; R, Newton/cm<sup>2</sup>), realizando 5 mediciones, distanciadas a 1 m entre ellas, por cada parcela de seguimiento de la regeneración (N=5 mediciones x 10 parcelas x 3 tipos de bosque x 2 localizaciones geográficas= 300 mediciones en total). La resistencia del suelo a la penetración fue determinada usando un Penetrómetro manual (Eijkelkamp Agrisearch Equipment, Países Bajos) y la humedad del suelo fue determinada con una probeta de humedad MP406 (ICT, Australia).

### 3.4.3 Caracterización de variables bióticas

La caracterización de las variables bióticas se realizó tanto para el ensamble de plantas vasculares como el ensamble de plantas no vasculares. El muestreo de plantas vasculares fue llevado a cabo durante la época estival (enero-febrero, 2014). Este período es considerado como el más apropiado para estudiar la vegetación en bosques de *Nothofagus* a esta latitud porque las estructuras (*e.g.* hojas, flores) de las especies de plantas del sotobosque se expresan mejor y son más fáciles de identificar (Lencinas *et al.* 2008a).

Para evaluar la estructura y composición de las plantas del sotobosque (dicotiledóneas, monocotiledóneas y helechos), se establecieron parcelas compuestas por 2 transectas lineales (de 10 m de longitud cada una), asociadas a cada parcela de estructura forestal (N= 2 transectas × 10 parcelas × 3 tipos de bosque × 2 localizaciones en el paisaje= 120 transectas en total). Las transectas fueron localizadas paralelas entre sí y separadas por 5 m una de la otra, ubicando al centro, la parcela forestal. Sobre cada transecta, los muestreos se realizaron utilizando el método de intercepción puntual (Levy y Madden 1993), completando 50 puntos por transecta (cada 20 cm) (Figura 3.2). En cada uno de los puntos se registró la especie de planta vascular por debajo de 1,30 m de altura, con el fin de obtener la riqueza de especie. Además, se registró la presencia de suelo desnudo (incluyendo rocas u hojarasca, sin vegetación), residuos (ramas y troncos de más de 3 cm de diámetro). El registro de cada punto se realizó diferenciando en estratos, siendo siempre uno el superior o dominante, y pudiendo ser varios los estratos inferiores o suprimidos. En base a estos datos se calculó

posteriormente la cobertura del suelo por especie y tipos: suelo desnudo u hojarasca sin vegetación (SD, %), residuos (Re, %), y vegetación (Veg, %). Además, la cobertura de plantas vasculares, se diferenció en dicotiledóneas (DICO, %), monocotiledóneas (MONO, %) y helechos (He, %), además de la cobertura de líquenes (L, %) y de plantas no vasculares o briófitas (Br, %). Entre las plantas dicotiledóneas se contabilizaron también a las plantas de regeneración. La cobertura de cada parcela se calculó promediando entre las dos transectas, y se estimó por estratos (estrato dominante, y estratos suprimidos), y totales (estratos dominantes más suprimidos). También se calculó el número de estratos en cada punto interceptado (Es). Las plantas vasculares fueron determinadas taxonómicamente y clasificadas por su origen (nativas o exóticas) y formas de vida (arbóreas, arbustos, hierbas postradas, hierbas erectas, pastos rizomatosos y cespitosos) siguiendo a Moore (1983) y Correa (1969-1998). En el caso de las plantas que no pudieron ser determinadas en campo, se recolectó el ejemplar para su determinación respecto al material herborizado en el herbario Tierra del Fuego, del Laboratorio de Recursos Agroforestales (CADIC). El inventario florístico de cada transecta se complementó registrando las especies de plantas vasculares detectadas en la misma, pero que no fueron interceptadas en ninguno de los puntos, asignándoseles valores de cobertura menores al correspondiente a un punto de intercepción (0,5%, ya que cada punto representa un 1%). La riqueza específica (número de especies, Ri) por parcela se calculó sumando el total de especies detectadas en las dos transectas, tanto en el muestreo de intercepción puntual como en el inventario florístico. Se calculó la frecuencia de ocurrencia (%) de cada especie para cada tipo de bosque y localización geográfica.



**Figura 3.2.** Esquema del muestreo por intersección puntual sobre las transecta de sotobosque. Extraído de Soler (2012)

Para las plantas no vasculares, se realizó un estudio complementario a finales de febrero del 2015. Para evaluar la estructura y composición de plantas no vasculares del sotobosque (briófitas), se utilizó solo una de las mismas transectas instaladas para la evaluación de las plantas vasculares. Sobre cada transecta, los muestreos se realizaron utilizando el método de intercepción puntual (Levy y Madden 1993) completando 50 puntos por transecta (cada 20 cm), donde se colectaron pequeñas muestras del material con el fin de identificar

la especie. Para la colecta de los ejemplares de plantas no vasculares, se siguió la guía de campo propuesta por Ardiles *et al.* (2008). Para la determinación de las especies en laboratorio, se siguieron las metodologías propuestas por Ardiles y Peñaloza (2013), junto con la consulta de literatura especializada (Hässel de Menéndez 1963, Ochi 1970, Ochi 1982, Matteri 1985, Muñoz 1999, Muñoz y Pando 2000, Gradstein *et al.* 2001, Hedenäs 2003, Fransén 2004, Jiménez y Cano 2006, Gallego y Cano 2007, Hässel de Menéndez y Villagrán 2007, Cano y Gallego 2008). Con el objetivo de obtener detalles estructurales, confirmar y/o complementar la información taxonómica, se realizó el análisis microscópico de los ejemplares (Área botánica - Museo Nacional de Historia Natural, Santiago de Chile), lográndose observar en detalle partes específicas de los gametofitos y esporofitos. La nomenclatura de las especies de musgos siguió la propuesta de Müller (2009), y para las hepáticas, de Hässel de Menéndez y Rubies (2009). El material estudiado se depositó en el Herbario de briófitas del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile (SGO) (Foto 3.3). Los datos obtenidos de cobertura (CT, %) y riqueza (RT) de plantas no vasculares totales, y para musgos (riqueza RMU, %; cobertura CMU, %) y para hepáticas (riqueza RHE, %; cobertura CHU, %) por parcela complementaron a los obtenidos para las plantas vasculares para la caracterización general de la vegetación del sotobosque, pero se analizaron por separado. Se calculó la frecuencia de ocurrencia (%) de cada especie para cada tipo de bosque y localización geográfica.



**Foto 3.1.** Material colectado y almacenado de plantas no vasculares

### 3.4.4 Análisis de datos

Las variables de estructura forestal, y las variables abióticas y bióticas fueron analizadas mediante ANDEVAs dobles considerando el tipo de bosque y la localización en el paisaje como factores principales. Para el caso de estructura de dosel y variables de radiación solar, se realizaron ANDEVAs triples que consideraron el tipo de bosque, la localización en el paisaje y el mes como factores de análisis. Las variables fueron transformadas mediante raíz cuadrada (conteos) o arcoseno de la raíz cuadrada (%) para alcanzar el supuesto de normalidad. Luego, se aplicó el test de Tukey ( $p < 0,05$ ) para la comparación de medias. Cuando se detectaron interacciones significativas entre dichos factores, éstas fueron graficadas para su mejor interpretación y se realizaron ANDEVAs simples para probar estas diferencias estadísticamente. Para estos análisis se utilizó el software Statistica 7.0 © Stat Soft. Inc 1984-2004. Dentro de las variables de estructura forestal, en el tipo de bosque M (que presenta similar proporción de las especies *N. pumilio* y *N. betuloides*), se analizaron las características de estas especies dentro del bosque M.

Para encontrar especies vasculares y no vasculares asociadas significativamente en cada tipo de bosque y localización geográfica, se utilizó el análisis de especies indicadoras (ISA, por sus siglas en inglés) (Dufrêne and Legendre 1997, Bakker 2008). El máximo valor del indicador (IndVal) entre los grupos (tipos de bosque y localización geográfica, por separado) se evaluó para determinar su significación estadística ( $p < 0,05$ ) usando una prueba de permutación Monte Carlo (número de ejecuciones 4999). Para las plantas vasculares, se siguió a Tejeda Cruz *et al.* (2008), donde las especies con  $\text{IndVal} \geq 50$  y los valores de  $p < 0,05$  se consideraron como especies indicadoras. Para el caso de las plantas no vasculares, se siguió el criterio usado por Jiang *et al.* (2018), el cual considera que las especies indicadoras de plantas no vasculares presentarían un  $\text{IndVal} \geq 10$  y los valores de  $p < 0,05$ . Para estos análisis se utilizó PC-Ord (McCune y Mefford, 1999).

Por último, se aplicaron técnicas de estadística multivariada como el Análisis Canónico de Correspondencia (CCA) con el fin de explicar la variación en los distintos factores en torno a la riqueza de plantas vasculares y plantas no vasculares, respecto a las variables ambientales que mejor expliquen esta variación (de acuerdo con su nivel de significancia). Para estos análisis se utilizó CANOCO 5 5.4 © Biometrics 1997-2014.

## 3.5 Resultados

### 3.5.1 Estructura forestal

La estructura forestal presentó diferencias significativas en cada variable para cada tipo de bosque (Tabla 3.1). Np tuvo una densidad de árboles significativamente menor (381 árb/ha) que Nb, pero con DM y

AD mayores (63,2 cm y 21,9 m para Np, vs. 37,5 cm y 15,9 m para Nb, respectivamente). M no difirió de Np en N y AD, pero el DM en M (47,9 cm), fue intermedio entre Np y Nb. Las diferencias no fueron significativas entre las localizaciones geográficas, excepto para el área basal. Además, solo en esta variable ocurrió una interacción, expresándose los valores medios de cada tipo de bosque × localización geográfica (ANEXO 3-I, Tabla 3.1.1). Esta interacción fue dada principalmente por el significativo y más alto valor de AB en Nb (91 m<sup>2</sup>/ha) y M (88,8 m<sup>2</sup>/ha) que Np (62,4 m<sup>2</sup>/ha) de montaña. En la costa, estas diferencias entre bosque no fueron significativas. Los bosques de M entre costa y montaña son significativamente diferentes, siendo mayor el AB en montaña (88,8 m<sup>2</sup>/ha) que en costa (65,4 m<sup>2</sup>/ha).

**Tabla 3.1.** ANDEVA doble para evaluar el efecto del tipo de bosque (Np, M, Nb) y localización geográfica (costa y montaña) sobre las variables de estructura forestal

Factor		AB	N	AD	DM
A: Tipo de bosque	Np	66,5 a	381 a	21,9 b	63,2 c
	M	77,1 ab	910 b	17,6 a	47,9 b
	Nb	84,5 b	1238 b	15,9 a	37,5 a
	F	7,12	21,36	12,31	33,35
	(p)	(0,002)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
B: Localización	Costa	71,37 a	790	18,7	51,7
	Montaña	80,73 b	896	18,3	47,4
	F	5,76	0,15	0,20	2,81
	(p)	(0,020)	(0,701)	(0,683)	(0,100)
A × B	F	5,71	2,61	1,8	0,75
	(p)	(0,006)	(0,083)	(0,175)	(0,476)

AB = Área basal (m<sup>2</sup>/ha), N = Densidad arbórea (ind/ha), AD = Altura dominante (m), DM = Diámetro cuadrático medio (cm). Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey p<0,05)

**Tabla 3.1.1.** ANDEVA simple para evaluar las interacciones de la Tabla 3.1 entre el tipo de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña)

Localización	Área Basal	Tipo de bosque			F(p)
		Np	M	Nb	
Costa	70,7	65,4 A	78	3,22 (0,056)	
Montaña	62,4 a	88,8 bB	91 b	7,61 (0,002)	
	F(p)	2,58 (0,126)	7,67 (0,013)	4,33 (0,052)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey p<0,05)

Dentro del tipo de bosque mixto con similar proporción de las especies de *N. pumilio* y *N. betuloides* (M), las especies presentaron diferencias significativas solamente en la proporción de AB (*N. pumilio* fue de

57,7 % y *N. betuloides* 42,3%) y en N (*N. pumilio* fue de 683 ind/ha y *N. betuloides* 227 ind/ha) (Tabla 3.2). Las diferencias fueron significativas en la localización geográfica solamente para DM (costa 54,4 cm y montaña 44,7 cm). Sin embargo, en MC % se presentó una interacción (ANEXO 3-II, Tabla 3.2.1), debido a que *N. pumilio* tuvo valores mayores de MC % en la costa que montaña, mientras que para *N. betuloides*, fue significativamente mayor en la montaña que en la costa. Entre las especies, fue significativamente mayor para *N. pumilio* que *N. betuloides* en la costa y a la inversa, fue mayor en *N. betuloides* que en *N. pumilio* en la montaña.

**Tabla 3.2.** ANDEVA doble para evaluar el efecto de las especies en el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y localización geográfica (costa y montaña) sobre las variables de estructura forestal

Factor		AB	AB%	N	AD	DM	MC
A: Especie	<i>N. pumilio</i>	43,5	57,7 b	683 b	18,0	45,7	45,7
	<i>N. betuloides</i>	33,6	42,3 a	227 a	18,5	53,4	44,5
	F	2,37	5,43	9,23	0,07	2,75	0,12
	(p)	(0,132)	(0,026)	(0,004)	(0,789)	(0,106)	(0,734)
B: Localización	Costa	32,7	50,0	366	17,2	54,4 b	44,9
	Montaña	44,4	50,0	544	19,3	44,7 a	45,2
	F	3,32	0,00	9,98	1,36	4,31	0,01
	(p)	(0,077)	(1,000)	(0,093)	(0,253)	(0,045)	(0,937)
A × B	F	1,36	4,28	0,21	0,05	4,12	8,89
	(p)	(0,251)	(0,050)	(0,650)	(0,829)	(0,050)	(0,005)

AB = Área basal (m<sup>2</sup>/ha), AB% = Porcentaje de área basal, N = Densidad arbórea (ind/ha), AD = Altura dominante (m), DM = Diámetro cuadrático medio (cm), MC = Mixtura de copa (%). Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

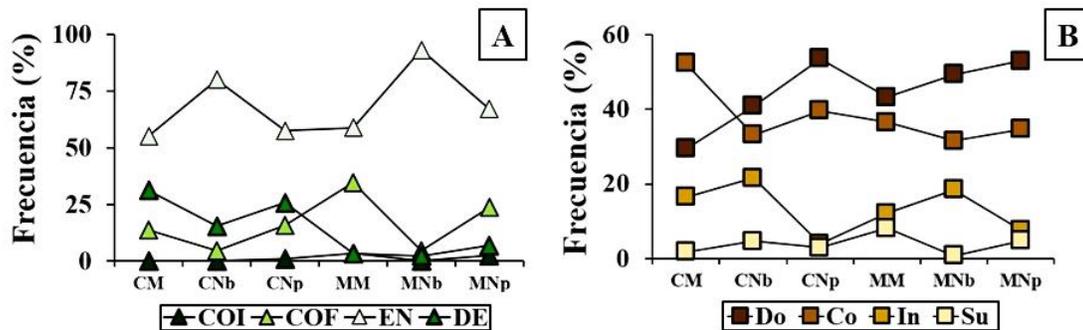
**Tabla 3.2.1.** ANDEVA simple para evaluar las interacciones de la Tabla 3.2 entre el tipo de bosque (Np, M y Np) y la localización geográfica (costa y montaña)

		Tipo de bosque			
		Mixtura de copas (MC)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		50,76 b	39,09 aA	15,01 (0,001)
	Montaña		40,58	49,84 B	2,13 (0,162)
	F(p)		4,34 (0,052)	4,54 (0,047)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

La distribución de frecuencias de las diferentes fases de desarrollo de cada tipo de bosque × la localización geográfica, mostró que estos estaban conformados principalmente por árboles en la fase de envejecimiento (> al 50 % de los árboles) (Figura 3.3A). Los tres tipos de rodales de la costa, presentaron

árboles en desmoronamiento (< al 27 % de los árboles), en crecimiento óptimo final y en crecimiento óptimo inicial (ambas < al 25 % de los árboles). En la Figura 3.3 B se presentó la distribución de frecuencia de las diferentes clases de copa de los tipos de bosque combinados con la localización geográfica. Con excepción de CM, todos los rodales presentaron mayormente árboles en la clase dominante (> al 40 % de los árboles), seguida de una clase co-dominante (< al 40 %). CM presentó principalmente árboles en la clase co-dominante (casi el 60 % de los árboles). Todos los rodales presentan como siguiente clase de importancia a la intermedia (< al 20 % de los árboles) y suprimido (< al 10 % de los árboles).



**Figura 3.3.** A. Distribución de frecuencia de las diferentes fases de desarrollo (COI = crecimiento óptimo inicial, COF = crecimiento óptimo final, EN = envejecimiento, DE = desmoronamiento) y B. Distribución de frecuencia de las diferentes clases de copa (Do = dominante, Co = codominante, In = intermedio, Su = suprimido), para los tres tipos de bosques y su localización en el paisaje (CM = Costa-mixtos, CNb = Costa-*N. betuloides*, CNp = Costa-*N. pumilio*, MM = Mixtos-montaña, MNb = Montaña-*N. betuloides*, MNp = Montaña-*N. pumilio*).

La estructura de dosel presentó diferencias significativas por tipo de bosque, localización geográfica en todos los meses del año (Tabla 3.3). Los mayores valores de cobertura de copas correspondieron a los bosques de Nb (85 %) y los menores valores a Np (81 %). En cuanto a la localización geográfica, los bosques en la costa presentaron mayor cobertura de copas (83 %), pero en la montaña hubo mayor cobertura de hojas (12 %). Se observaron también diferencias significativas entre costa y montaña para el índice de área foliar, cuyo valor fue mayor en montaña (1,89 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>) que en la costa (1,85 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>). La variación mensual en los factores fue notoria y mostraron características disímiles mes a mes. Un caso fue la variación de la cobertura de copas, que presentó un valor mínimo en el mes de agosto (77 %), y alcanzó un valor máximo el mes de febrero (90 %) (Figura 3.4). Algo similar ocurre en el valor máximo y mínimo alcanzado por el índice de área foliar (IAF agosto 1,48 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> e IAF febrero 2,43 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>). Asimismo, también es variable mes a mes la cobertura de hojas del bosque (menor cobertura en agosto 5,1 % y mayor cobertura en febrero 17,7 %). Además, todas las variables presentaron interacciones (ANEXO 3-III, Tabla 3.3.1 a Tabla 3.3.12). Estas variables se presentaron entre el tipo de bosque × localización geográfica y entre la localización geográfica × mes. Np y Nb de la costa presentaron mayor CC % que la montaña, contrariamente a lo encontrado en M, que presentó mayor CC % en la montaña. Similar a CC % fue para IAF (m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>). En cuanto a CH %, este presentó valores más altos en la montaña que en la costa. La interacción entre la localización y el mes, mostró valores de CC % mayores

entre los meses de septiembre y abril en la costa que en montaña. CH % fue mayor en montaña que en costa a lo largo de los meses y el IAF ( $m^2/m^2$ ) fue mayor en costa entre los meses septiembre y febrero. Sin embargo, cada mes tuvo su particularidad. La estación de crecimiento comienza en septiembre (Tabla 3.3.1) y con ello la aparición de las yemas florales. Es por ello en este mes, los valores de CH %, CC% son significativamente menores en la costa para Np (1,2 % y 76 %, respectivamente) que en M (4,9 % y 75,4%, respectivamente) y Nb (4,9 % y 75,4%, respectivamente). De acuerdo a las localizaciones, CH% para Nb, fue significativamente mayor en montaña (11,9 %) que en costa (7,1 %), mientras que CC % para Np, fue significativamente mayor en costa (76 %) que en montaña (71,2 %). IAF en septiembre, presentó diferencias significativas entre los tipos de bosque en la montaña (Np: 1,2  $m^2/m^2$ ; M: 1,6  $m^2/m^2$ ; Nb: 1,8  $m^2/m^2$ ) y solamente en Np se presentó diferencias significativas entre costa (1,5  $m^2/m^2$ ) y montaña (1,2  $m^2/m^2$ ). En octubre (Tabla 3.3.2), la estructura de dosel cambió significativamente entre los tipos de bosque, donde Np aumenta significativamente su CH % (6,5 % en costa; 7,6 % en montaña) y CC % (81,4 % en costa; 77,9 % en montaña), así como también los bosques M en CH% (9,9 % en costa; 80,4 % en montaña) y en menor proporción, también hay un aumento en Nb en CH% (8,5 % en costa; 13,2 % en montaña) y CC % (83,4 % en costa; 83,6 % en montaña). Entre las localizaciones, las diferencias son significativas sólo para CH % en Nb (mayor en montaña) y para CC % en Np (mayor en costa). IAF en octubre sólo presentó diferencias significativas entre los tipos de bosques de la montaña, al igual que en septiembre (Np: 1,6  $m^2/m^2$ ; M: 1,8  $m^2/m^2$  y Nb: 1,8  $m^2/m^2$ ). En noviembre (Tabla 3.3.3), se presentó un valor de CH % significativamente más alto en M (13,3 % en costa y 15,1 % en montaña) que en Np (11,2 % en costa y 11,6 % en montaña) y Nb (9,6 % en costa y 14,6 % en montaña). Sólo en Nb fue significativamente más alto en montaña que en la costa. En cuanto a CC % e IAF, para ambas variables se observó diferencias significativas entre los tipos de bosque en la montaña, con valores similares y más altos en M (85,5 % y 2,0  $m^2/m^2$ , respectivamente) y Nb (85 % y 1,9  $m^2/m^2$ , respectivamente). Solamente para Np se presentó diferencias significativas entre las localizaciones, donde fue más alto en costa (86,1 % y 2  $m^2/m^2$ , respectivamente) que en montaña (81,9 % y 1,7  $m^2/m^2$ , respectivamente). En diciembre (Tabla 3.3.4), el valor de CH % sigue siendo significativamente más alto en los bosques de M (15,5 %), seguido de Np (13,5 %) y M (12 %) en la costa. Solamente en Nb se presentó diferencias significativas entre las localizaciones, con valores más altos en montaña (15 %) que en costa (12 %). En CC % e IAF, se presentó diferencias significativas entre los tipos de bosques, con valores más altos en M (88,1 % y 2,3  $m^2/m^2$ ), seguido de Np (85,2 % y 2  $m^2/m^2$ ) y Nb (85,4 % y 1,9  $m^2/m^2$ ) en la montaña. Sólo en Np se presentó diferencias significativas entre las localizaciones para CC %, con valores más altos en costa (88,4 %) que en montaña (85,2 %). En IAF, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones, donde en Np fue más alta en costa (2,2  $m^2/m^2$ ) que en montaña (2  $m^2/m^2$ ) y en los bosques de M más altas en montaña (2,3  $m^2/m^2$ ) que en costa (2,1  $m^2/m^2$ ). En enero (Tabla 3.3.5), para el valor de CH %, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la costa, con valores más altos de Np (16 %) y M (18,2 %) respecto a Nb (13,1 %). Entre las localizaciones, el valor de

CH % en Nb fue significativamente más alto en montaña (15,5 %) respecto a la costa (13,1 %). Por el contrario, el valor de CC % fue significativamente más alto para M (89,7 %), seguido de Np (88,5 %) y Nb (85,9 %) en la montaña. Entre las localizaciones, para este mes los valores de CC % fueron significativamente más altos en Np (90,9 %) y Nb (88 %) de la costa. En IAF durante enero presentó diferencias significativas entre tipos de bosque de ambas localizaciones, con valores más altos en M (2,3 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> en costa y 2,4 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> en montaña) y Np (2,6 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> en costa y 2,3 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> en montaña) respecto a Nb (2,2 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> en costa y 2 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> en montaña) y entre las localizaciones solamente para Np (mayor en costa que en montaña). En febrero (Tabla 3.3.6) se produjeron los valores más altos de CH %, CC % e IAF, con diferencias significativas entre todos los tipos de bosques para ambas localizaciones, alcanzando valores más altos para Np (costa: 17,1 %; 88,1 %; 2,3 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>, respectivamente y montaña: 19,9 %; 91,9 %; 2,4 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>, respectivamente). Entre las localizaciones, para CH % en Np se presentó diferencias significativas con valores más altos en montaña que en costa. En CC %, las diferencias fueron significativas solo para Nb, con valores más altos en costa que en montaña. En IAF, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones, con mayor valor en costa para Np y en montaña para Nb. En marzo (Tabla 3.3.7), las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque en la costa para CH % (Np: 15,2 %; M: 17,5 %; Nb: 12,2%). Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas para Nb, con valores más altos en montaña (15,2 %) que en costa (12,2 %). Para CC %, las diferencias son significativas para Np entre las localizaciones, donde fue mayor en costa (90,1 %) y montaña (87,7 %). En IAF, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque en la costa (Np: 2,4 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>; M: 2,3 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>; Nb: 2,1 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>). En abril (Tabla 3.3.8), para CH %, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la costa, donde comienza a notarse una disminución en todos los tipos de bosque, respecto al mes anterior (Np: 11,9 %; M: 13,7 %; Nb: 10,7 %). Entre las localizaciones, las diferencias se aprecian entre costa (10,7 %) y montaña (14,1 %) sólo en Nb. En mayo (Tabla 3.3.8), se observaron diferencias significativas entre los tipos de bosque para ambas localizaciones, para CC % en costa (Np: 79,9 %; M: 79 %; Nb: 84,3 %) y en montaña (Np: 75,9 %; M: 81,7 %; 83,8 %). Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas para Np en costa (79,9 %) y montaña (75,9 %). En IAF, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la montaña (Np: 1,4 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>; M: 1,7 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>; Nb: 1,8 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>). Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas para Np entre costa (1,6 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>) y montaña (1,4 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>). Los meses invernales comprendidos entre junio y agosto (Tablas 3.3.9-3.3.12), presentaron diferencias significativas entre los tipos de bosque y localización geográfica, (e.g. alcanzando valores cercanos a 0 % en CH para Np de la costa y montaña en el mes de agosto), y notándose una disminución paulatina con el avance de los meses en todas las variables para cada tipo de bosque.

**Tabla 3.3.** ANDEVA triple para evaluar el efecto del tipo de bosque (Np, M, Nb), localización geográfica (costa y montaña) y meses del año sobre las variables de estructura de dosel

<b>Factor</b>		<b>CC</b>	<b>CH</b>	<b>IAF 5</b>
A: Tipo de bosque	Np	81,6 a	8,9 a	1,82 a
	M	82,8 b	12,4 b	1,89 b
	Nb	84,5 c	11,9 b	1,90 b
	F	50,88	125,39	10,42
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
B: Localización	Costa	83,4 b	9,94 a	1,85 a
	Montaña	82,6 a	12,22 b	1,89 b
	F	10,22	145,47	9,11
	(p)	(0,001)	(<0,001)	(0,003)
C: Mes	Septiembre	77,4 ab	5,5 a	1,54 a
	Octubre	81,3 d	9,4 c	1,72 b
	Noviembre	84,5 e	12,6 d	1,92 c
	Diciembre	86,6 fg	14,8 ef	2,12 d
	Enero	88,6 hi	16,7 gh	2,29 ef
	Febrero	89,6 i	17,7 h	2,43 f
	Marzo	87,7 gh	15,8 fg	2,19 de
	Abril	85,2 ef	13,3 de	1,95 c
	Mayo	80,7 cd	8,8 c	1,68 b
	Junio	79,1 bc	7,2 b	1,61 ab
	Julio	77,9 ab	6,0 ab	1,52 a
	Agosto	77,1 a	5,1 a	1,48 a
	F	129,62	198,94	120,02
(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	
A × B	F	38,75	17,09	23,22
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × C	F	0,21	0,32	1,09
	(p)	(0,997)	(0,981)	(0,364)
B × C	F	12,79	19,64	9,32
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B × C	F	0,70	1,08	0,50
	(p)	(0,840)	(0,366)	(0,973)

CC = Cobertura de dosel (%), CH = Cobertura de Hojas (%), IAF5 = Índice de área foliar (m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>). Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de septiembre

		Tipo de bosque			
	Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	1,2 a	4,9 ab	7,1 bA	21,83 (<0,001)
	Montaña	0,8 a	7,3 b	11,9 cB	44,53 (<0,001)
	F(p)	0,45 (0,512)	2,63 (0,122)	25,82 (<0,001)	

		Tipo de bosque			
	Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	76,0 aB	75,4 a	82,0 b	7,95 (0,002)
	Montaña	71,2 aA	77,7 b	82,2 c	39,95 (<0,001)
	F(p)	14,68 (0,001)	1,16 (0,295)	0,03 (0,874)	

		Tipo de bosque			
	Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	1,5 B	1,5	1,7	3,12 (0,060)
	Montaña	1,2 aA	1,6 b	1,8 b	19,06 (<0,001)
	F(p)	16,35 (<0,001)	0,29 (0,597)	0,04 (0,854)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de octubre

		Tipo de bosque			
	Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	6,5 a	9,9 b	8,5 abA	4,60 (0,019)
	Montaña	7,6 a	10,6 ab	13,2 bB	7,74 (0,002)
	F(p)	1,29 (0,270)	0,12 (0,732)	35,51 (<0,001)	

		Tipo de bosque			
	Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	81,4 B	80,4	83,4	1,65 (0,211)
	Montaña	77,9 aA	81,0 b	83,6 c	10,39 (<0,001)
	F(p)	7,07 (0,016)	0,09 (0,768)	0,05 (0,832)	

		Tipo de bosque			
	Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	1,7	1,7	1,8	0,85 (0,438)
	Montaña	1,6 a	1,8 b	1,8 b	3,49 (0,045)
	F(p)	2,06 (0,168)	0,55 (0,467)	0,04 (0,841)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de noviembre

		Tipo de bosque			
	Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	11,2 ab	13,3 b	9,6 aA	5,75 (0,008)
	Montaña	11,6 a	15,1 b	14,6 abB	4,37 (0,023)
	F(p)	0,09 (0,773)	1,88 (0,187)	29,18 (<0,001)	

		Tipo de bosque			
	Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	86,1 B	83,8	84,4	1,73 (0,195)
	Montaña	81,9 aA	85,5 b	85,0 b	5,43 (0,010)
	F(p)	15,90 (0,001)	1,26 (0,276)	0,31 (0,585)	

		Tipo de bosque			
	Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	2,0 B	1,9	1,9	1,15 (0,332)
	Montaña	1,7 aA	2,0 b	1,9 ab	5,58 (0,009)
	F(p)	17,40 (0,001)	1,58 (0,225)	0,02 (0,881)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.4.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de noviembre

		Tipo de bosque			
	Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	11,2 ab	13,3 b	9,6 aA	5,75 (0,008)
	Montaña	11,6 a	15,1 b	14,6 abB	4,37 (0,023)
	F(p)	0,09 (0,773)	1,88 (0,187)	29,18 (<0,001)	

		Tipo de bosque			
	Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	86,1 B	83,8	84,4	1,73 (0,195)
	Montaña	81,9 aA	85,5 b	85,0 b	5,43 (0,010)
	F(p)	15,90 (0,001)	1,26 (0,276)	0,31 (0,585)	

		Tipo de bosque			
	Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	2,0 B	1,9	1,9	1,15 (0,332)
	Montaña	1,7 aA	2,0 b	1,9 ab	5,58 (0,009)
	F(p)	17,40 (0,001)	1,58 (0,225)	0,02 (0,881)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.5.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de diciembre

		Tipo de bosque				
		Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	13,5 ab	15,5 b	12,0 aA	7,10 (0,003)	
	Montaña	14,8	17,7	15,0 B	2,87 (0,074)	
	F(p)	1,13 (0,302)	3,43 (0,080)	8,90 (0,008)		

		Tipo de bosque				
		Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	88,4 B	85,9	86,9	1,81 (0,182)	
	Montaña	85,2 aA	88,1 b	85,4 a	4,53 (0,020)	
	F(p)	8,83 (0,008)	2,17 (0,158)	2,26 (0,150)		

		Tipo de bosque				
		Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	2,2 B	2,1 A	2,1	1,33 (0,282)	
	Montaña	2,0 aA	2,3 bB	1,9 a	7,91 (0,002)	
	F(p)	6,26 (0,022)	4,42 (0,049)	1,45 (0,244)		

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.6.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de enero

		Tipo de bosque				
		Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	16,0 b	18,2 b	13,1 aA	14,59 (<0,001)	
	Montaña	18,2	19,3	15,5 B	3,23 (0,055)	
	F(p)	2,16 (0,159)	0,65 (0,431)	6,62 (0,019)		

		Tipo de bosque				
		Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	90,9 B	88,7	88,0 B	3,04 (0,065)	
	Montaña	88,5 bA	89,7 b	85,9 aA	9,06 (0,001)	
	F(p)	9,50 (0,006)	0,53 (0,477)	5,29 (0,034)		

		Tipo de bosque				
		Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	2,6 bB	2,3 ab	2,2 a	4,29 (0,024)	
	Montaña	2,3 bA	2,4 b	2,0 a	10,15 (0,001)	
	F(p)	9,14 (0,007)	0,69 (0,417)	3,60 (0,074)		

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.6.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de febrero

		Tipo de bosque			
	Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	17,1 bA	19,4 c	14,1 a	17,65 (<0,001)
	Montaña	19,9 bB	20,0 b	15,9 a	5,07 (0,014)
	F(p)	4,50 (0,048)	0,20 (0,663)	4,01 (0,061)	

		Tipo de bosque			
	Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	90,3 b	89,9 ab	88,9 aB	3,85 (0,034)
	Montaña	91,9 b	90,4 b	86,3 aA	13,33 (<0,001)
	F(p)	4,55 (0,050)	0,18 (0,675)	8,84 (0,008)	

		Tipo de bosque			
	Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	2,7 bB	2,6 ab	2,1 aA	3,57 (0,042)
	Montaña	2,4 bA	2,5 b	2,3 aB	12,42 (<0,001)
	F(p)	5,76 (0,028)	0,20 (0,664)	6,48 (0,020)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.7.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de marzo

		Tipo de bosque			
	Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	15,2 b	17,5 c	12,2 aA	19,16 (<0,001)
	Montaña	17,3	17,4	15,2 B	1,37 (0,271)
	F(p)	3,36 (0,084)	0,01 (0,912)	9,51 (0,006)	

		Tipo de bosque			
	Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	90,1 B	87,9	87,1	3,19 (0,057)
	Montaña	87,7 A	87,8	85,6	2,10 (0,142)
	F(p)	4,71 (0,044)	0,02 (0,882)	1,92 (0,183)	

		Tipo de bosque			
	Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	2,4 b	2,3 ab	2,1 a	3,71 (0,038)
	Montaña	2,2	2,2	1,9	3,36 (0,050)
	F(p)	4,29 (0,053)	0,08 (0,776)	0,99 (0,334)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.8.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de abril

		Tipo de bosque			
	Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	11,9 ab	13,7 b	10,7 aA	5,61 (0,009)
	Montaña	14,1	15,0	14,1 B	0,24 (0,784)
	F(p)	2,68 (0,119)	0,90 (0,354)	16,66 (<0,001)	
		Especie			
	Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	86,8	84,2	85,6	1,39 (0,266)
	Montaña	84,5	85,4	84,5	0,39 (0,678)
	F(p)	4,02 (0,060)	0,42 (0,524)	1,60 (0,222)	
		Especie			
	Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	2,1	1,9	1,9	0,87 (0,430)
	Montaña	1,9	1,9	1,9	0,51 (0,605)
	F(p)	2,57 (0,126)	0,20 (0,662)	0,28 (0,601)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.9.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de mayo

		Tipo de bosque			
	Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	4,8 a	8,6 b	9,4 bA	12,71 (<0,001)
	Montaña	5,5 a	11,3 b	13,4 bB	28,12 (<0,001)
	F(p)	0,56 (0,462)	4,27 (0,053)	24,52 (<0,001)	
		Tipo de bosque			
	Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	79,9 aB	79,0 a	84,3 b	5,01 (0,014)
	Montaña	75,9 aA	81,7 b	83,8 b	23,40 (<0,001)
	F(p)	7,01 (0,016)	1,74 (0,203)	0,33 (0,571)	
		Tipo de bosque			
	Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	1,6 B	1,7	1,9	1,69 (0,203)
	Montaña	1,4 aA	1,7 b	1,8 b	20,20 (<0,001)
	F(p)	7,78 (0,012)	0,22 (0,645)	0,11 (0,741)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.10.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de junio

		Tipo de bosque			
	Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	2,3 a	6,8 bA	8,3 bA	29,50 (<0,001)
	Montaña	3,2 a	9,7 bB	12,6 cB	38,72 (<0,001)
	F(p)	2,58 (0,126)	5,27 (0,034)	23,89 (<0,001)	

		Tipo de bosque			
	Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	77,2 aB	77,2 a	83,2 b	9,23 (0,001)
	Montaña	73,6 aA	80,1 b	82,9 b	23,19 (<0,001)
	F(p)	6,51 (0,020)	2,28 (0,148)	0,06 (0,802)	

		Tipo de bosque			
	Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	1,5 B	1,6	1,8	3,46 (0,050)
	Montaña	1,4 aA	1,7 b	1,8 b	22,51 (<0,001)
	F(p)	6,09 (0,024)	0,51 (0,482)	0,00 (0,949)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.11.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de julio

		Tipo de bosque			
	Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,9 aA	5,2 bA	7,7 cA	37,17 (<0,001)
	Montaña	1,8 aB	8,5 bB	12,1 cB	54,46 (<0,001)
	F(p)	5,07 (0,037)	6,34 (0,022)	28,70 (<0,001)	

		Tipo de bosque			
	Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	75,8 aB	75,7 a	82,6 b	9,64 (<0,001)
	Montaña	72,2 aA	78,9 b	82,5 b	25,71 (<0,001)
	F(p)	6,69 (0,017)	2,13 (0,162)	0,01 (0,929)	

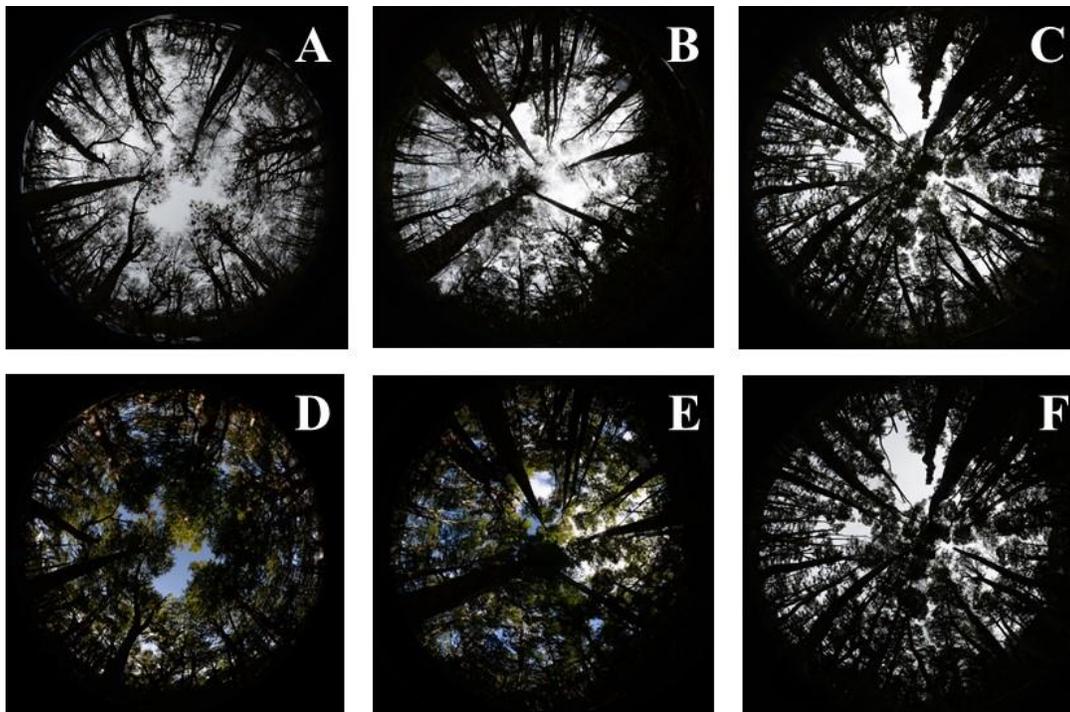
		Tipo de bosque			
	Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	1,4 aB	1,5 a	1,7 b	6,68 (0,004)
	Montaña	1,2 aA	1,6 b	1,8 c	27,59 (<0,001)
	F(p)	5,74 (0,028)	0,87 (0,362)	0,39 (0,539)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.3.12.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.3 entre los tipos de bosque (Np, M y Np) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de agosto

		Tipo de bosque			
	Cobertura de hojas (CH)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,01 aA	4,6 b	6,8 cA	35,88 (<0,001)
	Montaña	0,4 aB	7,5 b	11,6 cB	59,02 (<0,001)
	F(p)	5,29 (0,034)	4,24 (0,054)	31,63 (<0,001)	
		Especie			
	Cobertura de copas (CC)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	74,9 aB	75,1 a	81,7 b	9,11 (0,001)
	Montaña	70,8 aA	77,8 b	81,9 c	26,71 (<0,001)
	F(p)	8,04 (0,011)	1,59 (0,224)	0,05 (0,827)	
		Especie			
	Índice de Área Foliar (IAF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	1,3 aB	1,4 a	1,6 b	6,51 (0,005)
	Montaña	1,2 aA	1,5 b	1,7 c	24,86 (<0,001)
	F(p)	3,59 (0,074)	1,39 (0,253)	1,36 (0,259)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )



**Figura 3.4.** Fotografías hemisféricas de tres tipos de rodales en dos momentos del año (valores máximos y mínimos de cobertura): Arriba-Agosto (invierno), Abajo-Febrero (verano). A y D corresponden a un rodal con dominancia de *Nothofagus pumilio*. B y E corresponden a un rodal mixto. C y F corresponden a un rodal con dominancia de *N. betuloides*.

### 3.5.2 Variables abióticas: microclima y suelos

- **Microclima**

El análisis mensual del dosel arbóreo permitió precisar la variabilidad en la estructura de copas y en los niveles de radiación solar. Las variables de radiación solar presentaron diferencias significativas por tipo de bosque solamente en PRG%, cuyo porcentaje de radiación fue  $N_p > M > N_b$  (Tabla 3.4). En la localización geográfica se presentaron diferencias significativas para RD y RDF, donde fue más alto RD ( $0,93 \text{ W/m}^2$ ) en costa que en montaña ( $0,82 \text{ W/m}^2$ ) y el RDF mayor en montaña ( $3,95 \text{ W/m}^2$ ) que en costa ( $3,71 \text{ W/m}^2$ ). Todas las variables presentaron diferencias significativas en su variación mensual, donde los valores más altos que variaron entre los meses septiembre y diciembre, para luego disminuir hasta el invierno. Pese a que la significancia no ocurrió en todos los factores, las interacciones fueron significativas en todos sus niveles (ANEXO 3-IV, Tabla 3.4.1 a Tabla 3.4.12). Para las interacciones entre tipo de bosque  $\times$  localización geográfica, se observó que los tipos de bosque tuvieron comportamientos diferentes entre sí, alternándose entre costa y montaña. La RD, fue más alta en  $N_p$  y  $N_b$  de la montaña que en la costa y, por el contrario, RD en el M de la costa fue mayor que la montaña. Situaciones similares ocurren para RDF, RG y PRG en esta interacción. Las interacciones entre tipo de bosque  $\times$  mes y localización geográfica  $\times$  mes, mostró las variaciones durante los meses septiembre y marzo. En PRG se observó distintos comportamientos a lo largo de los meses entre los tipos de bosque ( $N_p > M > N_b$ ) y entre la localización geográfica (notoriamente mayor entre diciembre y julio para la montaña).

En detalle, durante el mes de septiembre (Tabla 3.4.1), se observó diferencias significativas entre RD ( $\text{W/m}^2$ ) para todos los tipos de bosque en ambas localizaciones (e.g. estos alcanzan valores más altos entre los tipos de bosque en M:  $1,8 \text{ W/m}^2$  de la costa y en  $N_p$ :  $1,6 \text{ W/m}^2$  en la montaña). Entre las localizaciones, los niveles de RD fueron significativamente más altos en la costa para M y para  $N_b$  en la montaña ( $1,5 \text{ W/m}^2$ ) significativamente más altos que en costa ( $1,0 \text{ W/m}^2$ ). Estas variaciones en las distintas variables de radiación solar fueron significativas y fluctuantes entre todos los tipos de bosque y localizaciones. En RDF ( $\text{W/m}^2$ ), todos los tipos de bosque son significativamente diferentes en ambas localizaciones. Sin embargo, entre las localizaciones para  $N_p$  son significativamente más altas en montaña ( $5,1 \text{ W/m}^2$ ) que en costa ( $4,5 \text{ W/m}^2$ ). En RG ( $\text{W/m}^2$ ) y PRG (%), la tendencia es similar para todos los tipos de bosque y entre localizaciones geográficas son más altas para  $N_p$  en la montaña ( $6,7 \text{ W/m}^2$  y  $33,4 \%$ , respectivamente) que en costa ( $5,8 \text{ W/m}^2$  y  $29,2 \%$ , respectivamente), y por el contrario, en M fue significativamente más alto en la costa ( $6,2 \text{ W/m}^2$  y  $31,2 \%$ , respectivamente) que en montaña ( $4,9 \text{ W/m}^2$  y  $23,2 \%$ , respectivamente). En octubre (Tabla 3.4.2), se observó que las distintas variables de radiación solar presentaron diferencias significativas entre todos los tipos de bosque para ambas localizaciones, con valores más altos principalmente en la costa para RD ( $N_p$ :  $2,9 \text{ W/m}^2$ ; M:  $3,3 \text{ W/m}^2$ ;  $N_b$ :  $2,4 \text{ W/m}^2$ ). En RDF los niveles son más altos en la montaña respecto a costa y con diferencias

significativas entre los tipos de bosque (Np: 2,9 W/m<sup>2</sup>; M: 3,3 W/m<sup>2</sup>; Nb: 2,4 W/m<sup>2</sup>). En RG y PRG, las diferencias fueron significativas entre los bosques de montaña RG (Np: 9,9 W/m<sup>2</sup>; M: 8,7 W/m<sup>2</sup>; Nb: 7,3 W/m<sup>2</sup>) y PRG (Np: 29 %; M: 25,3 %; Nb: 21,4 %). En noviembre (Tabla 3.4.3), las diferencias fueron significativas principalmente entre las localizaciones para algunos tipos de bosque. En RD, para M, el valor de costa (2,6 W/m<sup>2</sup>) fue significativamente más alto que montaña (1,6 W/m<sup>2</sup>). En RDF, para Np, el valor de montaña (8 W/m<sup>2</sup>) fue significativamente más alto que costa (6,7 W/m<sup>2</sup>) y por el contrario para Nb (costa: 7,7 W/m<sup>2</sup> y montaña: 6,7 W/m<sup>2</sup>). Para RG, las diferencias son significativas para Np, entre costa 8,6 W/m<sup>2</sup> y montaña 10,1 W/m<sup>2</sup>, asimismo ocurre para PRG en este tipo de bosque (costa 19,4 W/m<sup>2</sup> y montaña 22,6 W/m<sup>2</sup>). Entre diciembre y febrero (Tabla 3.4.4 a tabla 3.4.6), las diferencias son significativas entre los tipos de bosque de la montaña, comenzando a observarse un cambio a partir de marzo (Tabla 3.4.7) y abril (Tabla 3.4.8), donde las diferencias son significativas entre los tipos de bosque de la costa. Desde mayo hasta agosto (Tabla 3.4.9 a tabla 3.4.12), las diferencias son significativas en todos los tipos de bosque para ambas localizaciones en todas las variables.

**Tabla 3.4.** ANDEVA triple para evaluar el efecto del tipo de bosque (Np, M, Nb), localización geográfica (costa y montaña) y meses del año sobre las variables de radiación solar

Factor		RD	RDF	RG	PRG
A: Tipo de bosque	Np	0,91	3,88	4,79	21,1 c
	M	0,88	3,83	4,71	19,9 b
	Nb	0,83	3,78	4,61	18,4 a
	F	2,18	0,84	1,69	26,11
	(p)	(0,114)	(0,434)	(0,185)	(<0,001)
B: Localización	Costa	0,93 b	3,71 a	4,63	18,6
	Montaña	0,82 a	3,95 b	4,77	20,0
	F	12,7	13,93	3,26	1,85
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,071)	(0,174)
C: Mes	Septiembre	1,35 e	4,04 d	5,39 d	26,7 f
	Octubre	2,52 g	6,19 e	8,71 fg	25,5 f
	Noviembre	1,98 f	7,29 f	9,27 g	20,8 e
	Diciembre	1,12 e	7,31 f	8,43 f	18,6 cde
	Enero	0,76 d	6,21 e	6,97 e	15,8 ab
	Febrero	0,57 cd	4,57 d	5,14 d	13,6 a
	Marzo	0,66 cd	3,35 c	4,02 c	16,1 bc
	Abril	0,44 bc	1,99 b	2,44 b	17,6 bcd
	Mayo	0,21 ab	1,22 a	1,43 a	20,6 e
	Junio	0,02 a	0,88 a	0,88 a	18,5 cde
	Julio	0,17 a	0,89 a	1,06 a	19,2 de
	Agosto	0,67 cd	2,01 b	2,68 b	24,6 f
	F	221,11	463,05	505,57	57,53
(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	
A × B	F	34,31	16,67	26,02	39,25
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × C	F	5,08	1,56	1,97	2,32
	(p)	(<0,001)	(0,108)	(0,029)	(0,009)
B × C	F	2,27	6,25	6,11	8,48
	(p)	(0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B × C	F	2,04	1,36	1,38	0,97
	(p)	(0,004)	(0,129)	(0,116)	(0,506)

RD = Radiación directa (W/m<sup>2</sup>), RDF = Radiación difusa (W/m<sup>2</sup>), RG = Radiación global (W/m<sup>2</sup>), Porcentaje de radiación global (%). Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.4.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.4 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de septiembre

		Tipo de bosque			
	Radiación directa (RD)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	1,3 ab	1,8 bB	1,0 aA	5,80 (0,008)
	Montaña	1,6 b	0,8 aA	1,5 bB	3,37 (0,037)
	F(p)	0,89 (0,358)	9,45 (0,007)	5,01 (0,038)	

		Tipo de bosque			
	Radiación difusa (RDF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	4,5 bA	4,4 b	3,2 a	12,86 (<0,001)
	Montaña	5,1 bB	4,1 b	2,9 a	36,37 (<0,001)
	F(p)	7,02 (0,016)	1,19 (0,289)	2,29 (0,147)	

		Tipo de bosque			
	Radiación global (RG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	5,8 bA	6,2 bB	4,2 a	12,04 (<0,001)
	Montaña	6,7 bB	4,9 aA	4,4 a	20,28 (<0,001)
	F(p)	10,61 (0,004)	6,25 (0,022)	0,23 (0,637)	

		Tipo de bosque			
	Porcentaje de radiación global (PRG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	29,2 bA	31,2 bB	21,2 a	12,02 (<0,001)
	Montaña	33,4 bB	23,2 aA	21,9 a	15,24 (<0,001)
	F(p)	9,45 (0,007)	6,72 (0,018)	0,19 (0,671)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.4.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.4 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de octubre

		Tipo de bosque			
	Radiación directa (RD)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	2,9 ab	3,3 bB	2,4 a	3,89 (0,033)
	Montaña	2,5	2,2 A	2,0	1,11 (0,344)
	F(p)	1,88 (0,187)	8,45 (0,009)	1,72 (0,206)	

		Tipo de bosque			
	Radiación difusa (RDF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	6,0 A	6,2	5,6	0,80 (0,462)
	Montaña	7,5 bB	6,5 b	5,3 a	11,82 (<0,001)
	F(p)	10,02 (0,005)	0,23 (0,635)	0,64 (0,433)	

Continuación tabla 3.4.2

Tipo de bosque				
Radiación global (RG)	Np	M	Nb	F(p)
Costa	8,9	9,5	7,9	2,20 (0,130)
Montaña	9,9 b	8,7 ab	7,3 a	10,50 (<0,001)
F(p)	2,42 (0,137)	1,03 (0,324)	1,65 (0,216)	

Tipo de bosque				
Porcentaje de radiación global (PRG)	Np	M	Nb	F(p)
Costa	26,1	27,8	23,2	2,20 (0,130)
Montaña	29,0 b	25,3 ab	21,4 a	10,27 (<0,001)
F(p)	2,21 (0,154)	1,07 (0,314)	1,73 (0,205)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.4.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.4 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de noviembre

Tipo de bosque					
Localización	Radiación directa (RD)	Np	M	Nb	F(p)
Costa		1,9 a	2,6 bB	1,9 a	6,56 (0,005)
Montaña		2,0	1,6 A	1,8	0,98 (0,389)
	F(p)	0,38 (0,548)	14,71 (0,001)	0,30 (0,589)	

Tipo de bosque					
Localización	Radiación difusa (RDF)	Np	M	Nb	F(p)
Costa		6,7 A	7,7	7,7 A	1,58 (0,225)
Montaña		8,0 B	6,9	6,7 B	3,09 (0,062)
	F(p)	6,54 (0,019)	0,81 (0,379)	4,97 (0,039)	

Tipo de bosque					
Localización	Radiación global (RG)	Np	M	Nb	F(p)
Costa		8,6 A	10,2	9,6	2,73 (0,083)
Montaña		10,1 B	8,6	8,5	3,22 (0,060)
	F(p)	6,06 (0,024)	3,60 (0,074)	3,64 (0,073)	

Tipo de bosque					
Localización	Porcentaje de radiación global (PRG)	Np	M	Nb	F(p)
Costa		19,4 A	22,9	21,6	2,73 (0,083)
Montaña		22,6 B	19,3	18,9	3,18 (0,057)
	F(p)	5,91 (0,026)	3,63 (0,073)	3,68 (0,071)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.4.4.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.4 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de diciembre

		Tipo de bosque			
	Radiación directa (RD)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,93 A	1,21	0,97	1,77 (0,189)
	Montaña	1,49 bB	1,01 a	1,08 ab	4,16 (0,026)
	F(p)	7,57 (0,013)	1,29 (0,271)	0,85 (0,370)	

		Tipo de bosque			
	Radiación difusa (RDF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	6,4 A	7,4	7,2	1,31 (0,287)
	Montaña	8,1B	6,8	8,0	2,39 (0,111)
	F(p)	7,24 (0,015)	0,49 (0,492)	2,38 (0,140)	

		Tipo de bosque			
	Radiación global (RG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	7,3 A	8,6	8,2	1,81 (0,183)
	Montaña	9,6 B	7,8	9,1	2,75 (0,082)
	F(p)	9,57 (0,006)	0,77 (0,392)	2,51 (0,131)	

		Tipo de bosque			
	Porcentaje de radiación global (PRG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	16,1 A	18,9	18,0	1,81 (0,183)
	Montaña	21,1 B	17,3	20,0	2,74 (0,082)
	F(p)	9,52 (0,006)	0,77 (0,391)	2,50 (0,132)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.4.5.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.4 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de enero

		Tipo de bosque			
	Radiación directa (RD)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,7	0,7	0,9	2,39 (0,111)
	Montaña	0,7	0,7	0,8	0,48 (0,624)
	F(p)	0,03 (0,861)	0,04 (0,853)	1,23 (0,282)	

		Tipo de bosque			
	Radiación difusa (RDF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	5,2 A	5,9	6,5	1,95 (0,162)
	Montaña	6,3 abB	5,8 a	7,6 b	5,23 (0,012)
	F(p)	4,72 (0,044)	0,03 (0,859)	4,23 (0,055)	

Continuación tabla 3.4.5

		Tipo de bosque			
	Radiación global (RG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	5,9	6,7	7,4	2,21 (0,129)
	Montaña	6,9 ab	6,6 a	8,4 b	4,88 (0,016)
	F(p)	3,98 (0,061)	0,02 (0,895)	3,23 (0,089)	

		Tipo de bosque			
	Porcentaje de radiación global (PRG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	13,3	15,1	16,7	2,21 (0,129)
	Montaña	15,7 ab	14,9 a	18,9 b	4,88 (0,016)
	F(p)	3,92 (0,063)	0,02 (0,892)	3,21 (0,090)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.4.6.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.4 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de febrero

		Tipo de bosque			
	Radiación directa (RD)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,4	0,5 B	0,5	3,03 (0,065)
	Montaña	0,5 ab	0,4 aA	0,7 b	3,87 (0,033)
	F(p)	0,09 (0,772)	7,04 (0,016)	3,23 (0,089)	

		Tipo de bosque			
	Radiación difusa (RDF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	3,5	4,5	4,9 A	3,35 (0,050)
	Montaña	4,2 a	4,5 a	5,8 bB	7,79 (0,002)
	F(p)	4,40 (0,050)	0,00 (0,988)	4,70 (0,044)	

		Tipo de bosque			
	Radiación global (RG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	3,9	5,3	5,5 A	3,19 (0,057)
	Montaña	4,7 a	4,9 a	6,5 bB	8,40 (0,002)
	F(p)	3,75 (0,069)	0,27 (0,611)	5,31 (0,033)	

		Tipo de bosque			
	Porcentaje de radiación global (PRG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	10,5	13,9	14,5 A	3,19 (0,057)
	Montaña	12,5 a	12,9 a	17,1 bB	8,42 (0,001)
	F(p)	3,60 (0,074)	0,28 (0,606)	5,22 (0,035)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.4.7.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.4 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de marzo

		Tipo de bosque			
	Radiación directa (RD)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,5	0,8	0,7	2,59 (0,094)
	Montaña	0,6	0,5	0,8	3,12 (0,061)
	F(p)	1,00 (0,331)	3,46 (0,079)	2,34 (0,144)	
		Tipo de bosque			
	Radiación difusa (RDF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	2,6 a	3,2 ab	3,6 b	4,41 (0,022)
	Montaña	3,5	3,4	3,8	0,63 (0,542)
	F(p)	6,56 (0,019)	0,30 (0,593)	0,87 (0,364)	
		Tipo de bosque			
	Radiación global (RG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	3,1 a	4,0 ab	4,2 b	4,73 (0,017)
	Montaña	4,1	3,9	4,7	1,30 (0,290)
	F(p)	5,48 (0,031)	0,02 (0,903)	1,56 (0,228)	
		Tipo de bosque			
	Porcentaje de radiación global (PRG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	12,7 a	16,1 ab	16,9 b	4,73 (0,017)
	Montaña	16,6	15,9	18,7	1,30 (0,289)
	F(p)	5,16 (0,036)	0,02 (0,882)	1,47 (0,241)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.4.8.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.4 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de abril

		Especie			
	Radiación directa (RD)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,5	0,6 B	0,4 A	1,14 (0,336)
	Montaña	0,4 b	0,1 aA	0,6 bB	60,25 (<0,001)
	F(p)	1,99 (0,175)	22,33 (<0,001)	8,05 (0,011)	
		Especie			
	Radiación difusa (RDF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	1,7 A	2,1	2,0	1,80 (0,185)
	Montaña	2,1 B	2,0	2,0	0,07 (0,929)
	F(p)	5,01 (0,038)	0,08 (0,777)	0,01 (0,904)	

Continuación tabla 3.4.8

		Especie			
	Radiación global (RG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	2,2	2,7	2,4	1,29 (0,291)
	Montaña	2,5 ab	2,2 a	2,7 b	3,77 (0,036)
	F(p)	1,80 (0,196)	2,32 (0,145)	4,03 (0,059)	

		Especie			
	Porcentaje de radiación global (PRG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	16,2	19,2	17,4	1,29 (0,292)
	Montaña	17,8 ab	15,7 a	19,1 b	3,65 (0,039)
	F(p)	1,34 (0,263)	2,46 (0,135)	3,56 (0,075)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.4.9.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.4 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de mayo

		Tipo de bosque			
	Radiación directa (RD)	Np	M	Nb	F(p)
	Costa	0,2	0,3	0,1	1,49 (0,243)
	Montaña	0,2 a	0,1 a	0,4 b	11,33 (<0,001)
	F(p)	0,00 (0,972)	3,89 (0,064)	15,90 (0,001)	

		Tipo de bosque			
	Radiación difusa (RDF)	Np	M	Nb	F(p)
	Costa	1,3 b	1,3 b	0,9 a	4,54 (0,020)
	Montaña	1,6 c	1,2 b	0,9 a	20,79 (<0,001)
	F(p)	4,82 (0,041)	0,52 (0,479)	0,03 (0,865)	

		Tipo de bosque			
	Radiación global (RG)	Np	M	Nb	F(p)
	Costa	1,5 ab	1,6 b	1,1 a	4,60 (0,019)
	Montaña	1,7 b	1,3 a	1,4 a	8,60 (0,001)
	F(p)	3,78 (0,068)	2,64 (0,122)	9,40 (0,007)	

		Tipo de bosque			
	Porcentaje de radiación global (PRG)	Np	M	Nb	F(p)
	Costa	21,3 ab	22,6 b	16,0 a	4,61 (0,019)
	Montaña	24,7 b	18,7 a	20,4 a	7,59 (0,002)
	F(p)	2,72 (0,117)	2,94 (0,104)	8,67 (0,009)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.4.10.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.4 entre los tipos de bosque (Np, M y Np) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de junio

		Tipo de bosque			
	Radiación directa (RD)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,01	0,05	0,03	0,45 (0,644)
	Montaña	0,0	0,001	0,03	1,83 (0,180)
	F(p)	1,60 (0,222)	3,18 (0,091)	0,04 (0,853)	

		Tipo de bosque			
	Radiación difusa (RDF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,9 bA	0,9 b	0,7 a	5,36 (0,011)
	Montaña	1,2 cB	0,8 b	0,7 a	36,57 (<0,001)
	F(p)	13,26 (0,002)	1,51 (0,235)	0,04 (0,840)	

		Tipo de bosque			
	Radiación global (RG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,9 ab	0,9 b	0,7 a	4,58 (0,019)
	Montaña	1,2 b	0,8 a	0,7 a	33,42 (<0,001)
	F(p)	10,22 (0,005)	2,68 (0,118)	0,11 (0,748)	

		Tipo de bosque			
	Porcentaje de radiación global (PRG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	19,3 ab	20,4 b	15,0 a	4,59 (0,019)
	Montaña	23,9 b	17,1 a	15,1 a	28,07 (<0,001)
	F(p)	7,02 (0,016)	3,20 (0,091)	0,01 (0,920)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.4.11.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.4 entre los tipos de bosque (Np, M y Np) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de julio

		Tipo de bosque			
	Radiación directa (RD)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,1 A	0,1	0,1A	1,73 (0,197)
	Montaña	0,3 B	0,2	0,3 B	2,10 (0,142)
	F(p)	6,03 (0,024)	0,49 (0,491)	7,41 (0,014)	

		Tipo de bosque			
	Radiación difusa (RDF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,9 bA	1,0 b	0,7 a	11,47 (<0,001)
	Montaña	1,1 cB	0,9 b	0,7 a	33,14 (<0,001)
	F(p)	13,37 (0,001)	0,17 (0,685)	0,01 (0,931)	

Continuación tabla 3.4.11

		Tipo de bosque			
	Radiación global (RG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	1,0 bA	1,2 b	0,7 a	6,15 (0,006)
	Montaña	1,5 bB	1,0 a	0,9 a	7,65 (0,002)
	F(p)	10,05 (0,005)	0,52 (0,479)	3,20 (0,091)	

		Tipo de bosque			
	Porcentaje de radiación global (PRG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	19,0 bA	20,9 b	13,5 a	6,18 (0,006)
	Montaña	26,0 bB	18,7 a	17,0 a	6,87 (0,004)
	F(p)	8,11 (0,011)	0,67 (0,423)	2,89 (0,107)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.4.12.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la Tabla 3.4 entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) para el mes de agosto

		Especie			
	Radiación directa (RD)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	1,1 b	0,9 abB	0,5 a	4,71 (0,018)
	Montaña	0,8 b	0,2 aA	0,4 ab	6,03 (0,007)
	F(p)	2,42 (0,137)	12,30 (0,003)	0,76 (0,395)	

		Especie			
	Radiación difusa (RDF)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	2,2 bA	2,1 b	1,6 a	7,67 (0,002)
	Montaña	2,6 cB	2,0 b	1,6 a	26,60 (<0,001)
	F(p)	7,46 (0,014)	0,28 (0,602)	0,39 (0,542)	

		Especie			
	Radiación global (RG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	3,2 b	3,1 bB	2,2 a	7,74 (0,002)
	Montaña	3,3 b	2,2 aA	2,0 a	27,16 (<0,001)
	F(p)	0,28 (0,605)	5,71 (0,028)	0,84 (0,372)	

		Especie			
	Porcentaje de radiación global (PRG)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	29,8 b	28,7 bB	19,8 a	7,77 (0,002)
	Montaña	30,2 b	20,5 aA	18,4 a	25,05 (<0,001)
	F(p)	0,05 (0,822)	5,95 (0,025)	1,05 (0,318)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

- **Suelos**

El contenido de P y pH presentaron diferencias significativas entre los tipos de bosque (Tabla 3.5). El contenido de P en Np (35,54 ppm) superó significativamente a los tipos de bosque M (16,64 ppm) y Nb (15,25 ppm). La CIC no presentó diferencias significativas, pero se observó un gradiente cercano al pH que presentó diferencias significativas por tipos de bosque (Np > M > Nb). Respecto a la localización geográfica, se encontraron diferencias significativas en C/N, donde la costa (12,37) tuvo un valor más alto que en la montaña (12,04). Se detectaron dos interacciones (ANEXO 3-V, Tabla 3.5.1). Una interacción ocurrió para P, debido a que Np en la costa (64,64 ppm), fue significativamente mayor que M (25,85 ppm) y Nb (19,96 ppm). Entre las localizaciones, Np y M de la costa son significativamente mayores que en la montaña. Otra interacción fue significativa para el pH, debido a que todos los tipos de bosque presentaron valores de pH significativamente diferentes en la costa (Np: 5,2; M: 4,6; Nb: 3,7), pero M y Nb presentaron valores de pH similares en la montaña (3,9 y 3,8 respectivamente).

**Tabla 3.5.** ANDEVA doble para evaluar el efecto del tipo de bosque (Np, M, Nb), localización geográfica (costa y montaña) sobre propiedades químicas de los suelos

Factor	MO	CO	NT	C/N	P	CIC	pH	
A: Tipo de bosque	Np	16,8	9,75	0,81	12,05	35,54 b	34,46	4,9 c
	M	15,85	9,19	0,73	12,42	16,64 a	31,07	4,3 b
	Nb	17,01	9,87	0,81	12,13	15,25 a	28,7	3,7 a
	F	0,12	0,12	0,3	2,16	7,06	0,98	24,52
	(p)	(0,885)	(0,888)	(0,745)	(0,125)	(<0,001)	(0,381)	(<0,001)
B: Localización	Costa	14,88	8,63	0,7	12,37 b	36,82 b	25,32 a	4,1
	Montaña	18,22	10,57	0,88	12,04 a	8,13 a	37,51 b	4,5
	F	2,67	2,6	3,33	4,45	33,88	13,04	3,95
	(p)	(0,108)	(0,113)	(0,073)	(0,040)	(<0,001)	(0,001)	(0,052)
A × B	F	0,29	0,29	0,45	1,7	9,25	0,07	3,87
	(p)	(0,749)	(0,749)	(0,643)	(0,192)	(<0,001)	(0,930)	(0,027)

MO = Materia Orgánica Total (%), CO = Carbono Orgánico Total (%), NT = Nitrógeno Total (%), C/N = Relación Carbono/Nitrógeno, P = Fósforo (ppm), CIC = Capacidad de Intercambio Catiónico (meq/100gr) y pH. Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.5.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 3.5 en entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña)

		Tipo de bosque			
Fósforo (P)		Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	64,64 bB	25,85 aB	19,96 a	9,10 (0,001)
	Montaña	6,44 A	7,43 A	10,54	0,56 (0,577)
	F(p)	37,93 (<0,001)	5,12 (0,036)	1,41 (0,251)	

		Tipo de bosque			
pH		Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	5,2 b	4,6 aB	3,7 a	18,46 (<0,001)
	Montaña	4,6 b	3,9 aA	3,8 a	13,51 (<0,001)
	F(p)	3,80 (0,067)	13,9 (0,002)	1,04 (0,322)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

Para las propiedades físicas, no hubo diferencias significativas entre los tipos de bosque (Tabla 3.6). Sin embargo, la localización geográfica, presentó diferencias significativas en casi todas las propiedades, excepto en  $\delta$ . El contenido de L y Ar fue significativamente mayor en los rodales de la costa, así como en la TS. Los suelos más cálidos y secos se registraron en la costa en comparación con los suelos de montaña. Por otro lado, A y la HS fueron significativamente mayores en la montaña que en la costa. Solamente se presentó una interacción significativa para las propiedades físicas, que fue para la R (ANEXO 3-VI, Tabla 3.6.1). Esta interacción se debió a que Np (614 Newton/cm<sup>2</sup>) fue mayor a M (432 Newton/cm<sup>2</sup>) y Nb (377 Newton/cm<sup>2</sup>) en sitios costeros, mientras que todos los tipos de bosque mostraron valores similares en la montaña. En consecuencia, todos los tipos de bosque presentaron un R significativamente mayor en la costa que en la montaña.

**Tabla 3.6.** ANDEVA doble para evaluar el efecto del tipo de bosque (Np, M, Nb), localización geográfica (costa y montaña) sobre propiedades físicas de los suelos

Factor		HS	R	TS	Ar	Li	A	$\delta$
A: Tipo de Bosque	Nb	39,3	250,5	3,9	3,8	10,8	85,4	0,73
	Np	31,4	392,8	3,7	4,2	13,2	82,6	0,7
	M	34,9	288,3	3,2	4,1	11,8	84,1	0,76
	F	1,47	2,4	1,05	0,11	1,42	0,86	0,21
	(p)	(0,240)	(0,099)	(0,352)	(0,898)	(0,251)	(0,431)	(0,810)
B: Localización	Costa	13,4 a	474,2 b	4,1 b	4,8 b	13,6 b	81,6 a	0,75
	Montaña	57,0 b	146,8 a	3,1 a	3,3 a	10,4 a	86,3 b	0,71
	F	135,07	78,69	4,73	4,87	7,46	7,25	0,43
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,032)	(0,032)	(0,009)	(0,009)	(0,516)
A × B	F	2,84	3,2	1,1	0,31	1,16	0,61	0,24
	(p)	(0,067)	(0,040)	(0,338)	(0,736)	(0,322)	(0,547)	(0,790)

HS = Humedad de suelo (%), R = Resistencia a la compactación (Newton/cm<sup>2</sup>), TS = Temperatura de suelo (°C), Ar = Arcilla (%), L= Limo (%) A = Arena (%),  $\delta$  = Densidad de Suelo (gr/cm<sup>3</sup>). Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.6.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 3.6 en entre el tipo de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña)

		Tipo de bosque			F(p)
Localización	Resistencia (R)	Np	M	Nb	
	Costa	614 bB	432 abB	377 aB	5,63 (0,009)
Montaña	172 A	145 A	125 A	1,21 (0,314)	
	F(p)	102,08 (<0,001)	15,27 (0,001)	27,88 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

### 3.5.3 Variables bióticas: estructura del sotobosque, plantas vasculares y no vasculares

- Estructura general del sotobosque y ensamble de plantas vasculares**

La estructura del sotobosque estuvo influenciada tanto por el tipo de bosque como por la localización geográfica (Tabla 3.7). Por tipo de bosque, Ri y E fueron significativamente más altos en Np. En la montaña se presentó una Ri significativamente más alta que en la costa. Solamente en dicha variable hubo interacción significativa (ANEXO 3-VIII, Tabla 3.7.1) y fue dada por la alta Ri de Np (14,4) y M (9,6) en la montaña por sobre estos tipos de bosque en la costa. En Nb fue significativamente mayor la Ri en costa (7,2) que en montaña (6,1). En la montaña también fue significativamente mayor la cantidad de E que en la costa. Respecto al suelo desnudo (SD), se encontraron diferencias significativas, donde fue mayor el porcentaje de SD en M, seguido por Nb y Np. A su vez, fue significativamente más alto en costa que en montaña. Finalmente, el % de Veg, que

consideró la suma total del porcentaje de cobertura de vegetación de todos los estratos, fue significativamente más alto en Np > Nb > M, así como también significativamente más alto en montaña que en costa.

Se registraron 46 especies de plantas vasculares en todo el muestreo (4 helechos, 12 monocotiledóneas y 30 dicotiledóneas, ver ANEXO 3-VII). La riqueza de especies se relacionó con el tipo de bosque (Np > M > Nb), donde el 33% (15 especies) fueron compartidas por todos estos. La riqueza fue menor en la costa que en la montaña (33 vs. 36 especies, respectivamente), y el 50% de la riqueza total (23 especies) se compartió entre ambas localizaciones. Respecto a las especies exclusivas de cada localización geográfica, 10 especies correspondieron a la costa y 13 fueron exclusivas en la montaña.

La frecuencia de ocurrencia se relacionó con el tipo de bosque, donde las especies más frecuentes fueron *N. betuloides*, *Rubus geoides* y *Pernettya pumila* en Nb (con más del 70% de la frecuencia de ocurrencia) y *N. pumilio*, *Codonorchis lessonii* y *Adenocaulon chilense* en Np (con más del 80% de frecuencia de ocurrencia). Las especies más frecuentes en M fueron *N. betuloides*, *N. pumilio*, *C. lessonii* y *R. geoides*. En cuanto a las especies exclusivas, siete se encontraron en Np, tres en Nb y sólo una en M, mientras que 17 especies fueron compartidas entre M y Np, y tres especies se compartieron entre M y Nb.

Sólo cuatro de las plantas vasculares fueron especies exóticas: *Cerastium fontanum*, *Poa pratensis*, *Stellaria media* y *Taraxacum officinale* (que se presentaron con menos del 10% de la frecuencia de ocurrencia en todo el muestreo). Estas especies no se encontraron en bosques de Nb, pero sí en Np y M con menos del 20% de frecuencia de ocurrencia y 1% de cobertura. Específicamente, *T. officinale* y *C. fontanum* fueron observadas en Np y M. *S. media* se encontró solamente en M, y *Poa pratensis* en bosques de Np. Por otro lado, *P. pratensis* sólo se encontró en la costa y *T. officinale* y *S. media* sólo en montañas. *C. fontanum* se encontró en ambas localizaciones geográficas.

**Tabla 3.7.** ANDEVA doble para evaluar el efecto del tipo de bosque (Np, M, Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la estructura de sotobosque (riqueza de especies de plantas vasculares, cantidad de estratos) y los tipos generales de cobertura de suelo (suelo desnudo, residuos y vegetación)

Factor		Ri	Es	SD	Re	Veg
A: Tipo de bosque	Np	12,55 b	3,6 b	16,45 a	14,7	137,5 b
	M	7,90 a	2,7 a	38,80 b	17,7	63,0 a
	Nb	6,65 a	2,9 a	31,40 b	17,3	76,8 a
	F	26,29	10,49	11,51	1,14	13,04
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(0,330)	(<0,001)
B: Localización	Costa	8,03 a	2,7 a	36,57 b	17,27	69,0 a
	Montaña	10,03 b	3,4 b	21,20 a	15,83	115,9 b
	F	8,16	12,68	15,72	0,68	18,91
	(p)	(0,006)	(<0,001)	(<0,001)	(0,410)	(<0,001)
A × B	F	4,92	0,47	0,32	0,78	0,70
	(p)	(0,011)	(0,628)	(0,730)	(0,460)	(0,503)

Ri = Riqueza de especies, Es = Cantidad de estratos, SD = Suelo desnudo (%), Re = Residuos (%), Veg = Vegetación (%). Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.7.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 3.7 en entre los tipos de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña)

Riqueza (Ri)	Tipo de bosque			F(p)
	Np	M	Nb	
Costa	10,7 bA	6,2 aA	7,2 a	8,7 (0,001)
Localización Montaña	14,4 bB	9,6 aB	6,1 a	20,96 (<0,001)
F(p)	11,79 (0,003)	4,73 (0,043)	1,5 (0,236)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

En cuanto a los grupos taxonómicos (Tabla 3.8), se presentaron diferencias significativas para los tipos de bosque para la cobertura de Br % (Nb>M>Np), la cobertura de He % (Np>Nb>M), cobertura de Mono % (Np >M >Nb) y la cobertura de Dico % (Np>Nb>M). Respecto a la localización geográfica, la cobertura de L % fue significativamente mayor en la costa que en la montaña. Por el contrario, la cobertura de Br %, Mono % y Dico % fue significativamente mayor en la montaña que en la costa. Dos interacciones fueron significativas (ANEXO 3-VIX, Tabla 3.8.1). La primera para L, donde fue significativamente más alto el porcentaje en Nb (1,2 %) de la costa que la montaña (0,1 %). La segunda interacción fue dada para Br, donde todos los tipos de bosque de la montaña fueron significativamente mayores que los bosques de costa, principalmente en Nb (40 %), seguido de M (32,2 %) y Np (9,5 %).

**Tabla 3.8.** ANDEVA doble para evaluar el efecto del tipo de bosque (Np, M, Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la cobertura de vegetación, analizada por grupos taxonómicos

Factor		L	Br	He	Mono	Dico
A: Tipo de bosque	Np	0,60	7,25 a	10,80 b	12,85 b	106,00 b
	M	0,90	19,10 b	0,30 a	3,95 a	38,75 a
	Nb	0,65	27,00 c	0,40 a	3,20 a	45,55 a
	F	0,41	23,22	10,33	14,07	11,04
	(p)	(0,663)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
B: Localización	Costa	1,00 b	8,33 a	6,67	2,87 a	50,10 a
	Montaña	0,43 a	27,23 b	1,00	10,47 b	76,77 b
	F	5,56	67,05	3,34	15,96	4,70
	(p)	(0,006)	(<0,001)	(0,073)	(<0,001)	(0,034)
A × B	F	5,46	4,34	1,57	1,46	1,47
	(p)	(0,007)	(0,018)	(0,218)	(0,241)	(0,240)

L= Líquenes (%), Br= Briófitas (%), He= Helechos (%), Mono = Monocotiledóneas (%), Dico = Dicotiledóneas (%).  
Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

**Tabla 3.8.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 3.8 en entre el tipo de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña)

		Tipo de bosque			
	Líquenes (L)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	0,4	1,4	1,2 B	2,33 (0,116)
	Montaña	0,8	0,4	0,1 A	2,23 (0,126)
	F(p)	1,2 (0,288)	4,33 (0,052)	7,51 (0,013)	
		Tipo de bosque			
	Briófitas (Br)	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	5,00 aA	6,00 aA	14,00 bA	10,46 (<0,001)
	Montaña	9,5 aB	32,2 bB	40 bB	23,95 (<0,001)
	F(p)	32,9 (<0,001)	8,34 (0,009)	44,67 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

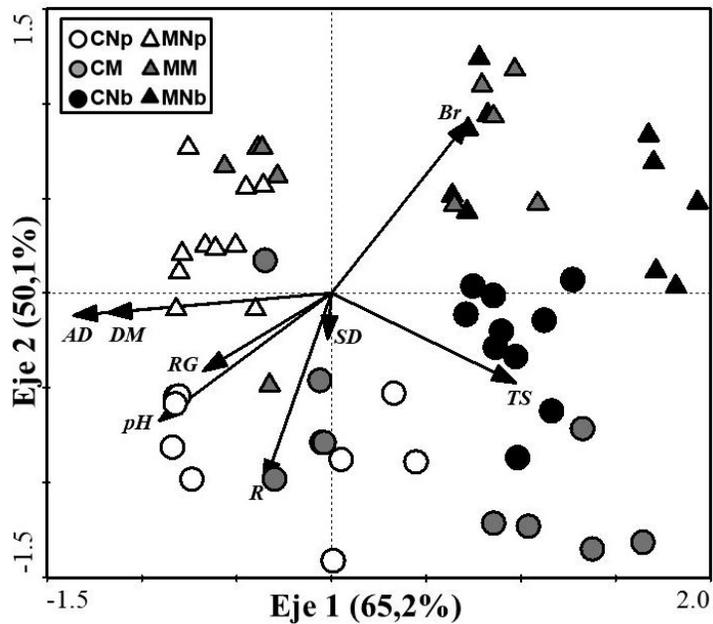
El análisis de especies indicadoras (IndVal), mostró siete especies indicadoras para Np, complementadas con seis especies detectoras (Tabla 3.9). Mientras que Nb presentó solo dos especies indicadoras y una especie detectora. Para M no se encontraron especies detectoras ni indicadoras. Respecto de las localizaciones geográficas, se encontró una especie indicadora y una detectora en costa, y cuatro especies indicadoras y cuatro detectoras en montaña.

**Tabla 3.9.** Especies indicadoras (IndVal y probabilidad entre paréntesis) para las plantas vasculares del sotobosque para cada tipo de bosque y localización geográfica

Cód. Especies	Tipo de bosque			Localización	
	Np	M	Nb	Costa	Montaña
<i>DYGL</i>	84,0 (<0,001)				
<i>ADCH</i>	72,4 (<0,001)				
<i>COLE</i>	60,6 (<0,001)				
<i>NOPU</i>	66,3 (<0,001)				
<i>VIMA</i>	59,1 (<0,001)				
<i>OSDE</i>	55,0 (<0,001)				
<i>CAGL</i>	50,0 (<0,001)				
<i>NOBE</i>			79,5 (<0,001)		
<i>RUGE</i>			54,1 (<0,001)		67,6 (<0,001)
<i>MADI</i>				70,0 (<0,001)	
<i>PEPU</i>					70,1 (<0,001)
<i>MAGR</i>					66,4 (<0,001)
<i>SEAC</i>					56,7 (<0,001)
Total	7	0	2	1	4

Los códigos de las especies se encuentran en el Anexo 3.VII.

El análisis de correspondencia canónica CCA indica que los ejes 1 y 2 explican el mayor porcentaje de variación (valor del eje 1= 65,2 % y valor del eje 2= 50,1 %). Por un lado, el eje 1 separó a los bosques de CNb y MNb a la derecha y los bosques de CNp y MNp a la izquierda (Figura 3.10). Algunas de las muestras de los bosques M se asemejaron a los bosques puros, pero esta similitud es difusa (se presentó mezclada); por el otro lado, el eje 2 separó a las localizaciones geográficas (montaña arriba y costa abajo). Este ordenamiento fue relacionado con ocho variables ambientales, entre las cuales las de mayor significancia en el eje 1 fueron HD (F=8,48  $p=0,002$ ), DM (F=4,95  $p=0,002$ ), RG (F=2,24  $p=0,004$ ) y T (F=2,94  $p=0,002$ ), que separaron a ambas especies Np y Nb. Cabe destacar que hubo colinealidad entre las variables HD y DM, pero estas fueron consideradas en el ordenamiento por ser importantes para la comprensión y subsecuente discusión de resultados desde el punto de vista de la estructura forestal. En el eje 2 las variables con mayor significancia fueron Br (F=6,36  $p=0,002$ ), R (F=6,87  $p=0,002$ ) y pH (F=2,71  $p=0,002$ ), las cuales se separaron en ambas localizaciones geográficas. La variable SD (F=1,77  $p=0,034$ ) presentó un vector corto, pero indica el área rocosa donde no predomina vegetación.



**Figura 3.10.** Análisis de correspondencia canónica (CCA) para explicar el ordenamiento de plantas vasculares respecto a las variables microclimáticas y edáficas (tipo de bosque × localización geográfica). R = Resistencia a la compactación (Newton/cm<sup>2</sup>), Br = Briófitas, AD = Altura dominante (m), DM = Diámetro cuadrático medio (cm), AB = Área basal (m<sup>2</sup>/ha), pH, TS = Temperatura de suelo (°C), RG = Radiación global (W/m<sup>2</sup>), SD = Roca o suelo desnudo, en bosques puros y mixtos de diferentes localizaciones geográficas (CNb = Costa-*N. betuloides*, CNp = Costa-*N. pumilio*, CM = Costa-mixtos, MNb = Montaña-*N. betuloides*, MNp = Montaña-*N. pumilio*, MM = Mixtos-montaña).

- **Ensamble de plantas no vasculares**

Se registró un total de 27 especies de briófitas, incluyendo: hepáticas foliosas (12 especies; 44,4%) y musgos (15 especies; 55,5%). El listado de especies, códigos y porcentaje de ocurrencia por tipo de bosque y localización en el paisaje se presentaron en el ANEXO 3-X.

Se observaron diferencias significativas en la RT de las plantas no vasculares por tipo de bosque (Tabla 3.10), donde la mayor riqueza de especies ocurrió en M (3,8 especies), respecto de Nb (3,6 especies) y Np (2,3 especies). Se presentaron diferencias significativas en la RM entre los tipos de bosque, donde fue mayor en M (2,6 especies) respecto de Nb (2,0 especies) y Np (1,6 especies). Pese a ser mayor la riqueza en M, la CT % fue significativamente mayor en Nb > M > Np, así como también fue significativamente mayor en costa que en montaña. En CMU % se presentó diferencias significativas entre la localización geográfica, donde la montaña superó en cobertura a la costa. En las coberturas se mostraron interacciones significativas (ANEXO 3-XI) tanto para CT % y como para CMU %, ambas con proporciones mayores para Nb (10,6 % y 8,2 respectivamente) y M (9,2 % y 6,3 %, respectivamente) de la montaña.

**Tabla 3.10.** ANDEVA doble para evaluar el efecto del tipo de bosque (Np, M, Nb), localización geográfica (costa y montaña) sobre la cobertura de plantas no vasculares

Factor		RT	RHE	RMU	CT	CHE	CMU
A: Tipo de Bosque	Np	2,3 a	0,3	1,6 a	3,9 a	0,9	3,0
	M	3,8 b	0,2	2,6 b	6,7 ab	1,8	4,9
	Nb	3,6 ab	0,2	2,0 ab	7,9 b	2,5	5,4
	F	4,30	2,00	3,20	5,50	2,73	10,70
	(p)	0,020	0,150	0,048	0,007	0,074	0,002
B: Localización	Costa	2,9	0,18	0,2	0,7 a	1,6	3,1 a
	Montaña	3,5	0,19	0,2	0,6 b	1,9	5,8 b
	F	1,60	1,86	1,70	10,3	0,43	2,80
	(p)	0,209	0,182	0,197	0,002	0,516	0,067
A × B	F	1,40	0,15	0,20	3,70	2,35	3,90
	(p)	0,250	0,863	0,837	0,031	0,105	0,026

RT= Riqueza total, RH= Riqueza hepáticas, RM= Riqueza musgos, CT= Cobertura total (%), CHE= Cobertura hepáticas (%), CMU= Cobertura musgos (%). Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 3.10.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 3.10 en entre el tipo de bosque (Np, M y Nb) y la localización geográfica (costa y montaña)

		Tipo de bosque			
Cobertura total (CT)		Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	4,3	4,5 A	5,1 A	0,29 (0,753)
	Montaña	3,6 a	9,2 bB	10,6 bB	7,15 (0,003)
	F(p)	0,61 (0,448)	6,29 (0,022)	9,48 (0,007)	
		Tipo de bosque			
Cobertura musgos (CMU)		Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	3,0	3,7 A	2,5 A	0,98 (0,389)
	Montaña	3,0 a	6,3 abB	8,2 B	4,58 (0,019)
	F(p)	0,00 (1,000)	4,9 (0,040)	8,4 (0,009)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ )

El análisis de especies indicadoras (IndVal) mostró dos especies indicadoras para Np (Tabla 3.11). Para M, se encontraron seis especies indicadoras, mientras que Nb presentó siete especies indicadoras. Respecto de las localizaciones, se encontró cinco especies indicadora en costa, y 10 especies indicadoras en montaña.

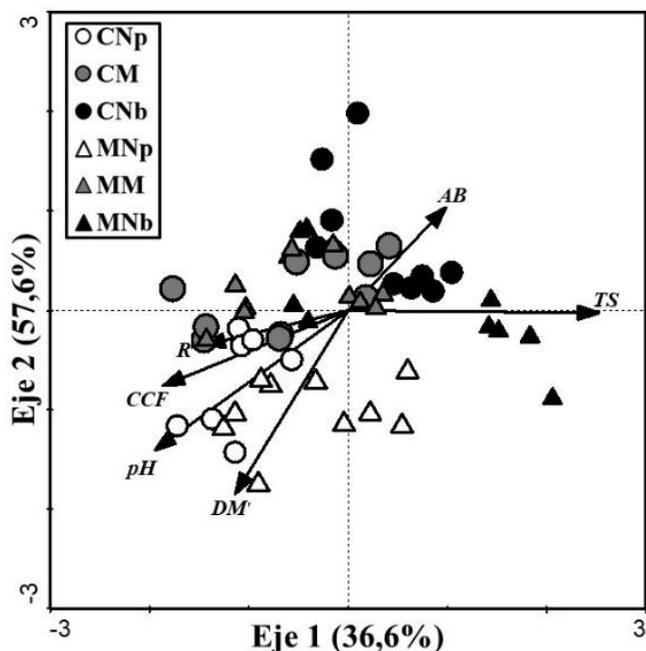
El análisis de correspondencia canónica CCA, revela que las muestras se ordenaron de la siguiente manera: los ejes 1 y 2 explicaron el mayor porcentaje de variación (valor del eje 1= 36,6 % y valor del eje 2= 57,6%). En el eje 1 se observó un gradiente que separó a los tipos de bosque, pero en el eje 2, se observó una separación más notoria de los rodales Np con los M y Nb (Figura 3.11). Entre las localizaciones geográficas,

no se observó un claro ordenamiento. Las variables ambientales de mayor significancia en el eje 1 fueron R ( $F=1,57$   $p=0,024$ ), T ( $F=3,68$   $p=0,002$ ), pero se consideró a las CCF ( $F=1,55$   $p=0,054$ ) y pH ( $F=1,23$   $p=0,172$ ) que no fueron significativas, pero mejoraron la ordenación. En el eje 2 la variable con mayor significancia fue DM ( $F=2,12$   $p=0,004$ ), y se consideró en la ordenación a AB ( $F=0,86$   $p=0,644$ ) que no fue significativa.

**Tabla 3.11.** Análisis de especies indicadoras (IndVal y probabilidad entre paréntesis) de especies de plantas no vasculares del sotobosque para cada tipo de bosque y localización geográfica

Cód. Especies	Tipo de bosque			Localización	
	Np	M	Nb	Costa	Montaña
<i>ADIN</i>	14,0 (0,175)				20,0 (0,020)
<i>DESQ</i>	11,7 (0,238)				13,3 (0,108)
<i>ACAU</i>		30,0 (0,115)			38,9 (0,068)
<i>CACL</i>		25,0 (0,013)			26,7 (0,004)
<i>DIBI</i>		18,4 (0,145)			16,0 (0,351)
<i>CLSP</i>		15,0 (0,096)			
<i>HYSK</i>		15,0 (0,101)		10,0 (0,233)	
<i>THRE</i>		11,2 (0,377)			11,7 (0,288)
<i>DIRO</i>			30,6 (0,015)	25,3 (0,103)	
<i>DICY</i>			28,9 (0,022)		31,7 (0,008)
<i>ADLI</i>			25,5 (0,077)		17,9 (0,808)
<i>CHHO</i>			18,0 (0,076)		
<i>LECH</i>			17,1 (0,161)		14,4 (0,392)
<i>DICH</i>			15,3 (0,118)		27,8 (0,028)
<i>LEHU</i>			11,4 (0,477)	30,0 (0,001)	
<i>LELA</i>				16,7 (0,051)	
<i>LEGA</i>				13,3 (0,102)	
Total	2	6	7	5	10

Los códigos de las especies se encuentran en el Anexo 3-X.



**Figura 3.11.** Análisis de correspondencia canónica (CCA) para explicar la distribución de plantas no vasculares respecto a las variables microclimáticas y edáficas (tipo de bosque × localización geográfica) (R= Resistencia a la compactación ( $N/cm^2$ ), DM= Diámetro cuadrático medio (cm), AB= Área basal ( $m^2/ha$ ), pH, CCF= Cobertura de copas febrero (%), TS= Temperatura de suelo ( $^{\circ}C$ ) en bosques puros y mixtos de diferentes localizaciones geográficas (CNb= Costa-*N. betuloides*, CNp= Costa-*N. pumilio*, CM= Costa-mixtos, MNb= Montaña-*N. betuloides*, MNp= Montaña-*N. pumilio*, MM= Mixtos-montaña).

### 3.6 Discusión

#### 3.6.1 Estructura forestal de los bosques mixtos

Los resultados de este Capítulo indican que los diferentes tipos de bosques y su respectiva localización geográfica, presentan diferencias significativas en la densidad de los árboles, mostrándose más densos los bosques de *N. betuloides* que los de *N. pumilio*. Por el contrario, los bosques de *N. pumilio* presentan un diámetro y altura dominante mayor que los bosques de *N. betuloides* y mixtos. Los bosques mixtos se presentaron en una situación intermedia de diámetro. Si bien estas características entre los tipos de bosques puros pueden ser diferentes, sus características podrían depender directamente de la adaptación al sitio que tengan las especies (Martínez Pastur *et al.* 2000) y a la alternancia en la dinámica, ya que ambas dominan un estrato superior y en los bosques mixtos, la situación es intermedia (Frangi *et al.* 2004, Cruz *et al.* 2007). En cuanto a la localización geográfica, no se observan características que demuestren una diferencia notoria en las estructuras de los rodales, pero sí de cada tipo de bosque en su respectiva localización geográfica, que se desarrollaría de acuerdo con las condiciones de ese sitio. Esto coincide con estudios realizados en estos bosques, los cuales muestran heterogeneidad en las estructuras con distintos estados de desarrollo, lo que podría representar una distribución en mosaico a distintas escalas espaciales y parches de diferentes tamaños, que

puede ser causado por la ocurrencia de perturbaciones antrópicas o naturales, o por las diferentes condiciones del sitio (Schmidt y Urzúa 1982, Frangi *et al.* 2004, Cruz *et al.* 2007). Sin embargo, todos los rodales estudiados presentaron más del 50% de los árboles en fase de envejecimiento, seguido de la fase en desmoronamiento y crecimiento óptimo inicial. A su vez, todos los rodales presentan clases de copa dominante, por sobre las demás. Los bosques de *N. betuloides* tanto en costa como en montaña distribuyen alrededor del 20% de los individuos en la clase intermedia. Esto demuestra que esta especie es capaz de tolerar en una fase mayor de crecimiento bajo el dosel de otros individuos dominantes, esperando la oportunidad de establecerse en una clase superior (Promis 2009). Probablemente podría existir una fuerte influencia de la alternancia en dominancia de los individuos, producto de la dinámica natural de claros (Veblen *et al.* 2004, Promis 2009) y otros factores asociados a la topografía y condiciones de sitio (Thiers y Gerding 2007).

Por otro lado, es conocido que *N. pumilio* al ser una especie caducifolia, deja caer el 100% de sus hojas, principalmente a fines de otoño, y que *N. betuloides* como especie siempreverde mantiene sus copas cubiertas de hojas a lo largo de todo el año. Sin embargo, se observó una clara dinámica de las copas de *N. betuloides*, con caída gradual de sus hojas a lo largo de los meses, manteniendo diferentes proporciones de caída. Esto podría indicar que *N. betuloides* renueva el dosel en partes (se ha mencionado que esta especie puede retener siete años una hoja en el árbol) (Donoso y Donoso 2006, Promis *et al.* 2008).

### **3.6.2 Variables abióticas: microclima y suelo**

Los valores de radiación global son más altos en los bosques de *N. pumilio* que en los bosques de *N. betuloides*. Estos últimos presentan mayor cierre de copas que los bosques de *N. pumilio*, lo que hace referencia a que llega menor radiación al interior de los bosques de *N. betuloides* que *N. pumilio*. El mayor cierre de copas se alcanza en el mes de febrero, por el cual los niveles de radiación son más bajos que los meses restantes, donde la cobertura de copas es menor. El mes de menor cobertura es agosto en plena época invernal. Sin embargo, la radiación global comienza a alcanzar niveles más altos al inicio de la estación de crecimiento (a partir de septiembre-octubre, comenzando a disminuir a partir de enero hasta marzo) donde ocurre el comienzo de la formación de nuevas yemas foliares y floración. Esto concuerda con Promis *et al.* (2010) y Martínez Pastur *et al.* (2011b), quienes sugieren que el análisis mensual daría una mejor aproximación a las diferencias mensuales de la radiación, debido a los cambios en la dinámica de dosel durante todo el año. Además, la temperatura del aire también alcanza niveles altos en los meses de verano, principalmente en enero (época en que las nueces germinan y posteriormente se generan nuevas nueces a partir de marzo), para luego comenzar la recesión invernal entre los meses junio y agosto principalmente.

Las principales diferencias en cuanto a las propiedades químicas de los suelos cuando solo se consideró al tipo de bosque, fueron con relación a la influencia del contenido de P y pH, particularmente en los bosques

de Np de la costa. Respecto a ello, Romanya *et al.* (2005) describieron algunas diferencias entre los nutrientes del suelo de las especies de *Nothofagus* en los bosques de Tierra del Fuego, donde *N. pumilio* ocupa sitios con altas cantidades de P disponible y altas tasas de rotación o de recambio de materia orgánica, y *N. betuloides* ocupan sitios con menor contenido de P y MO. La interacción detectada, demuestra que las propiedades de los suelos de estos bosques están principalmente influenciadas por la localización geográfica en la que se encuentran los bosques, más que por la proporción de especies caducifolia-siempreverde. Por otra parte, la entrada de hojarasca (caída) por parte de los bosques caducifolios de Np, sumado a la calidad de sitio de los bosques de Np de la costa (380 ind/ha y altura superior a 20 m) (vale decir que la clase de sitio de estos rodales, serían de alta calidad (Clase I-II), son considerados potencialmente productivos en bosques de Patagonia Sur (Clase I es mejor y clase V es peor) (Martínez Pastur *et al.* 2000)). Además, estaría indicando una correlación con un alto contenido de P en la hojarasca (Bahamonde *et al.* 2015). De acuerdo con Moretto y Martínez Pastur (2014), esta dinámica de la hojarasca, puede determinar las tasas de descomposición y el reciclado de los nutrientes en el suelo. Así pues, se esperaba que los bosques de Np y Nb presentaran distintas características del suelo, considerando principalmente la composición de las especies arbóreas (caducifolias-siempreverdes) que influirían mayormente sobre los nutrientes del suelo. Sin embargo, solo se detectó una influencia significativa del tipo de bosque sobre el contenido de P y pH. Como consecuencia, las diferencias en relación con las propiedades de los suelos, pueden asociarse principalmente con diferencias específicas de la localización (*e.g.* textura del suelo, elevación, temperatura, regímenes de precipitación, entre otras variables). De manera que, para una mejor comprensión de la composición del dosel y su influencia sobre el suelo, se deberían analizar otros factores, tales como las comunidades microbiológicas, respiración de los suelos respecto a la dinámica de nutrientes (Lucas Borja *et al.* 2012).

Como se ha mencionado, la localización geográfica es uno de los factores que influyen en las propiedades de químicas y físicas de los suelos (Thiers y Gerding 2007, Lucas Borja *et al.* 2012). En este sentido, la pendiente y el relieve donde se encuentran los bosques costeros y de montaña, pueden variar considerablemente según la topografía (*e.g.* terreno más accidentado en la montaña, pendientes menos pronunciadas en la costa). Con frecuencia, los terrenos de gran elevación no presentan una gran profundidad de los suelos minerales, pero aumenta el espesor de la capa de hojarasca en relación con las tierras de baja elevación (Gerding y Thiers 2002). A pesar de que los diferentes horizontes de los suelos no se midieron en este estudio, la mayor resistencia a la penetración registrada en los bosques de la costa, indicaría que existe una delgada capa de materia orgánica y un suelo mineral más profundo y amplio que el de los bosques de montaña. Con relación a las propiedades físicas, estas diferencias se atribuyen a la localización geográfica, pero no en relación a los tipos de bosque. En primer lugar, la textura varió en la composición entre las dos localizaciones: los suelos de la costa presentaron una mayor proporción de limo + arcilla, mientras que los suelos de montaña fueron más arenosos y húmedos. De acuerdo con Parras Alcántara *et al.* (2015), las diferencias en la textura

del suelo a lo largo del gradiente altitudinal también pueden afectar el contenido de carbono orgánico del suelo, pero no se encontró dicho efecto. Los factores ambientales, principalmente la temperatura del suelo y la humedad, jugarían un papel importante sobre las propiedades físicas y químicas del suelo. Las variables climáticas que se observaron en este estudio fueron muy importantes para ponderar las diferencias entre las localizaciones geográficas. Los suelos más cálidos y secos se registraron en la costa en comparación con los suelos de montaña. Las altas temperaturas del suelo y la menor humedad a bajas elevaciones, pueden afectar la composición química de los suelos, ya que se limitan las actividades microbianas involucradas en la descomposición de la materia orgánica (Lucas-Borja *et al.* 2012, Brunel *et al.* 2017).

### **3.6.3 Variables bióticas: estructura general del sotobosque, ensamble de plantas vasculares y ensamble de plantas no vasculares**

De acuerdo con los resultados de este Capítulo, la composición del dosel influye significativamente en la estructura y composición del sotobosque. Mientras que M tienen una mayor similitud con los Nb en las características estructurales del sotobosque, Np y M fueron similares en términos de la composición específica de las plantas. Esto podría mostrar que Np y Nb influyen de manera diferente en las comunidades del sotobosque. Muchas de las variables analizadas (*e.g.* resistencia a la compactación, altura dominante, diámetro cuadrático medio, área basal, pH, temperatura de suelo, radiación global, roca o suelo desnudo) determinan la composición específica y la distribución espacial de las plantas que habitan el sotobosque, así como se ha demostrado en otros estudios (Robertson *et al.* 1988, Huston 1994, Estevan *et al.* 2007, Martínez Pastur *et al.* 2007, 2011a, Soler 2012).

En algunos estudios de bosques mixtos, se ha demostrado que este tipo de bosques proveen espacios que aumentan la diversidad y/o riqueza de especies de sotobosque y permiten la coexistencia de especies tolerantes a la sombra, junto con especies intolerantes y generalistas en parches mixtos de bosques (Chavez y Macdonald 2012, Yu y Sun 2013). Sin embargo, esto no fue demostrado en este estudio, ya que en los bosques M, no se observó un aumento de la diversidad de plantas a nivel de sotobosque en comparación con Np, pero sí superó en riqueza a Nb. Otra diferencia importante es que la mayor riqueza y cobertura de plantas fue encontrada en Np y no en M, tanto en costa como en montaña. En este estudio se demostró que en M se genera un nivel intermedio de diversidad de plantas (riqueza y cobertura), derivado de la mezcla de plantas compartidas como herbáceas (*Macrachaenium gracile*, *Senecio acanthifolius*), arbustos (*Maytenus disticha*, *Rubus geoides*) o plantas de regeneración establecidas de *Nothofagus* que crecen bajo dosel cerrado independientemente de su composición. Estos resultados no coinciden con los reportados por Barbier *et al.* (2008) quienes concluyeron que los bosques mixtos generalmente afectan la diversidad del sotobosque, pero en casi todos los casos se observa una mayor diversidad que en los rodales que domina solo una especie.

En los resultados de esta Tesis se demuestra la presencia de especies exclusivas en los tipos de bosque y en cada localización geográfica. El sotobosque de los bosques de *N. pumilio* está dominado por plantas herbáceas asociadas con frecuentes perturbaciones de pequeña escala (como la formación de claros), o un dosel más dinámico que el de *N. betuloides* (Lencinas *et al.* 2008b, Promis *et al.* 2010). Esto genera condiciones de sitio más diversas en poco tiempo y más oportunidades de hábitat para una gran variedad de plantas. En este sentido, la conexión entre Np y M puede deberse a la presencia y abundancia de especies herbáceas (*e.g.* *Dysopsis glechomoides*, *Gavilea lutea*, *Viola magellanica*), que crecen naturalmente bajo doseles cerrados, pero que se benefician de alteraciones a pequeña escala a nivel de dosel. Otros estudios han demostrado cómo las condiciones microclimáticas podrían variar más ampliamente en Np y M que en Nb, en respuesta al gradiente anual de luz que influyen en las propiedades del suelo (Gazol e Ibañez 2010, Yu y Sun 2013, Márialigeti *et al.* 2016).

La dinámica de la hojarasca puede tener una fuerte influencia sobre la diversidad de especies de plantas, lo cual sería una contribución importante de las especies caducifolias de *Nothofagus* en rodales M. Estudios preliminares en bosques templados resaltan la importancia de la hojarasca como un factor clave que influye en la acidez del suelo y, por lo tanto, en las reservas de nutrientes (Nordén 1994, Finzi *et al.* 1998, Augusto *et al.* 2002, 2003). Además, el espesor de la hojarasca varía según las especies arbóreas (Neiryneck *et al.* 2000, Augusto *et al.* 2002, van Oijen *et al.* 2005). Esto implica una correlación significativa entre el pH del suelo y la diversidad de especies del sotobosque (Hårdtle *et al.* 2003, Ferretti *et al.* 2006, Barbier *et al.* 2008).

Con respecto a las ubicaciones de los bosques en costa y montaña, se encontró que los patrones estructurales y de composición del sotobosque entre los tres tipos de bosque se mantienen en costa y montaña, excepto en la cobertura de riqueza, líquenes y briófitas. Como los bosques de montaña se desarrollaron bajo condiciones más estresantes (*e.g.* menores temperaturas) que los bosques de la costa, se esperaría una mayor diversidad en este último (Lencinas *et al.* 2008b). Sin embargo, en esta tesis se encontró que la localización geográfica tuvo un efecto significativo sobre la composición de los tipos de bosque, donde el sotobosque en rodales de la montaña fue más diverso que los de costa (a excepción de Nb, cuya riqueza de especies fue mayor an la costa); esto correlacionado con una mayor cantidad de estratos y cobertura. Por lo tanto, esto podría explicarse porque las pendientes más empinadas de los sitios de montaña, que determinan disturbios a pequeña escala más frecuentes que los sitios costeros con pendientes suaves (Roig 1998), generen una mayor heterogeneidad microambiental y disponibilidad de nutrientes. Por ejemplo, en este estudio, el alto contenido de P en Np podría ser una propiedad que contribuye a una mejor asimilación de los nutrientes para el desarrollo de la regeneración forestal y también para el crecimiento del sotobosque; P es un nutriente esencial para la fertilidad del suelo y un factor importante para la regeneración natural de los árboles y la coexistencia de especies de plantas (Liu *et al.* 2014). Siguiendo la hipótesis de la heterogeneidad ambiental (Huston 1994), las diferencias ambientales de pequeña escala resultan en una mayor diversidad de la cobertura de herbáceas. Así,

en relación con esta hipótesis, se encontró evidencias que indican a la estructura forestal de los bosques de montaña como más dinámica que en los bosques de la costa. Por lo general, se observaron grandes árboles caídos (>50 años) y grupos densos de árboles de *Nothofagus* en regeneración avanzada en Np y M de las montañas, mientras que la estructura del bosque en la costa fue más estable y con árboles caídos más recientes. Estas perturbaciones recientes determinan una menor estabilidad del suelo forestal (e.g. remoción de la capa orgánica, rocas expuestas, etc.) generando un sotobosque más pobre e inestable en los sitios de costa en comparación con los de montaña. Sin embargo, se necesitan estudios más detallados para comprender el efecto de la localización geográfica para las especies de sotobosque, incluyendo una mayor gama de localizaciones geográficas y otras métricas de paisaje (e.g. el tamaño del parche del bosque).

Las plantas no vasculares o briófitas se encuentran presentes en la mayoría de los bosques templados en el mundo, del que se han realizado pocos estudios en Tierra del Fuego (centrados principalmente en su taxonomía) (Matteri y Schiavone 1988, Buck 2002). En general, muy pocos estudios se han centrado en la ecología de estos (diversidad, procesos ecológicos, ensamblajes y las interacciones bióticas y abióticas), enfocándose principalmente en las plantas vasculares (Loreau y Mazancourt 2013).

Los resultados mostraron una influencia del tipo de bosque, sobre la riqueza de especies de plantas no vasculares, donde fue mayor y mostraron similitudes Nb con M, respecto de Np. A diferencia de lo ocurrido con las plantas vasculares, M presenta similitudes con Np. Con ello se podría deducir que las plantas vasculares y no vasculares responden a una influencia que da el dosel arbóreo (dosel caducifolias y siempreverdes). No solo estas diferencias son notorias en cuanto a la riqueza de especies, sino que también a la cobertura, ya que Nb y M presentaron mayor cobertura de plantas no vasculares en el piso. La cobertura de plantas no vasculares, que incluyen musgos y hepáticas en el piso del bosque, fue más abundante en Nb y M que en Np, probablemente por una menor competencia con las plantas vasculares por el agua y luz a nivel de sotobosque (Gallo *et al.* 2013). Así como discuten Lencinas *et al.* (2008b) y Jiang *et al.* (2018), los cambios microclimáticos al interior de los bosques, son los responsables de las diferencias en la composición y cobertura del sotobosque de plantas no vasculares. La sensibilidad a la luz de las plantas no vasculares puede relacionarse con una mayor afinidad a los bosques siempreverdes. Esta idea también es apoyada por otros estudios en el hemisferio norte (Tinya y Ódor 2016).

Estudios como el de Lencinas *et al.* (2008b) mostró que la comunidad de plantas no vasculares fue más abundante en bosques con baja calidad de sitio. Los rodales de Np de la costa, por las características ya mencionadas en este capítulo, tendrían mejor calidad de sitio que los demás rodales y sobretodo con los de montaña (DM influyeron en el ordenamiento de las plantas no vasculares en Np y la alta AB en Nb influyeron en el ordenamiento de plantas no vasculares). Entonces, el que Nb y M tengan mayor cobertura de plantas no vasculares en la montaña, es comparable con lo que mencionan Lencinas *et al.* (2008b). Además de otras

variables, tal y como la T permitieron el agrupamiento de los rodales de Nb y M y por otra parte Np con características de pH, que podrían estar limitando el desarrollo de plantas no vasculares.

También se observó que solo dos especies fueron indicadoras en Np, siguiendo el criterio para especies indicadoras utilizado por Jiang *et al.* (2018), pero estas no fueron significativas. En M, de las seis plantas indicadoras, solo una fue significativa, mientras que Nb de las siete plantas indicadoras, tres fueron significativas. En cuanto a la localización geográfica, se encontraron cinco especies indicadoras, pero solo una fue significativa y en la montaña, de las 10 especies indicadoras, 4 fueron significativas. De este estudio podemos rescatar que las plantas no vasculares prefieren las condiciones que ofrece el bosque siempreverde y en cuanto a características microclimáticas, la cobertura y riqueza es influenciada por la localización geográfica.

### 3.7 Conclusión

En relación al objetivo planteado en este capítulo y a la hipótesis asociada, los distintos bosques mixtos presentan diferencias en la estructura forestal y en las condiciones microclimáticas que caracterizan al sitio, las cuales son también influenciadas por la localización geográfica. Por ejemplo, los bosques de *N. betuloides* son más densos y con mayor área basal que los bosques de *N. pumilio*, los que presentan árboles más altos y con mayor diámetro cuadrático medio. Por el contrario, dentro del bosque mixto, el área basal y la densidad es mayor para *N. pumilio*, y el diámetro cuadrático medio y altura fue mayor para *N. betuloides*. Mientras que los niveles de radiación son más altos para los bosques de *N. pumilio* que de *N. betuloides* en la montaña, a su vez, estos últimos presentan mayor cobertura de copas, siendo el dosel más cerrado en los bosques de la costa que en la montaña. Respecto de las características edáficas, la localización geográfica genera grandes diferencias en las propiedades físicas, mientras que los tipos de bosque presentan diferentes características químicas, especialmente en contenido de fósforo y pH.

A su vez, el tipo de bosque influye en las coberturas del suelo (mayor riqueza, cantidad de estratos y cobertura de vegetación en Np, y mayor proporción de suelo desnudo en Nb), así como en la disponibilidad de recursos, tanto para las plantas vasculares como no vasculares (*e.g.* Np favorece a la riqueza y cobertura de plantas vasculares, con mayor cantidad de especies exclusivas e indicadoras, siendo su ensamble explicado principalmente por la mayor radiación, que a su vez se incrementa con una mayor altura del dosel y con pocos árboles de gran diámetro; Nb favorece a la riqueza y cobertura de plantas no vasculares, siendo explicadas principalmente por una mayor temperatura del suelo y un mayor sombreado generado por una mayor área basal; mientras que M presenta una condición intermedia entre Np y Nb, por combinación de las variables antes mencionadas, con riqueza intermedia y sin especies indicadoras). Sin embargo, los ensambles de plantas vasculares también se diferencian de acuerdo a la localización geográfica (*e.g.* mayores riquezas, cantidad de

estratos, coberturas y cantidad de especies indicadoras en la montaña), siendo separadas mayormente por las plantas no vasculares o briófitas y la resistencia a la compactación.

Por lo tanto, la hipótesis planteada se cumple parcialmente, ya que no se detectó influencia de la dominancia de una de las dos especies en el dosel del bosque mixto sobre algunas de las variables analizadas, siendo las diferencias encontradas entre localización geográfica mayores a las esperadas.

## CAPÍTULO 4.

### CICLO DE REGENERACIÓN NATURAL: ETAPAS DE FLORACIÓN, PRE- Y POST-DISPERSIÓN DE NUECES

---

#### 4.1 Introducción

#### 4.2 Hipótesis de trabajo

#### 4.3 Objetivo específico

#### 4.4 Materiales y métodos

#### 4.5 Resultados

#### 4.6 Discusión

#### 4.7 Conclusión

---

#### 4.1 Introducción

El estudio del ciclo de regeneración basado en aspectos de la fenología, considera una etapa crucial que encara el conocimiento del individuo, hasta el ecosistema completo (Cleland *et al.* 2007). La variación en la fenología reproductiva, desde los patrones de floración hasta la semillazón, es un mecanismo importante para mantener la coexistencia de las especies en las diversas comunidades de plantas. La regeneración forestal es un proceso dinámico que involucra múltiples transiciones entre las diferentes etapas reproductivas (flores, semillas y plántulas), que a su vez son influenciadas por factores bióticos y abióticos (Pulido *et al.* 2000). La combinación de dichos factores bióticos y abióticos determina la proporción de semillas sanas que queda potencialmente disponibles para convertirse en regeneración (Wang y Smith 2002).

Las modificaciones y alteraciones en los bosques, como el manejo forestal para *N. pumilio* (Martínez Pastur *et al.* 2013a) y el manejo silvopastoril en *N. antarctica* (Soler *et al.* 2010, Soler *et al.* 2013), no solo impactan sobre la biodiversidad, sino que también podrían estar influyendo en cada etapa del ciclo de regeneración de los bosques de *Nothofagus*. Algunas características principalmente dadas por las condiciones climáticas (Bahamonde *et al.* 2009) y la depredación de semillas (Sullivan *et al.* 1995, Burgos *et al.* 2008) interfieren en las distintas etapas previas al reclutamiento natural del género *Nothofagus*. Estos trabajos muestran que las variaciones en la estructura de dosel, cambian las condiciones microclimáticas y a su vez la composición del sotobosque, que estarían influyendo en cada etapa del ciclo. Si bien se conocen los factores bióticos y abióticos limitantes en bosque primarios monoespecíficos de *N. pumilio* (Martínez Pastur *et al.* 2008), se desconocen cuáles afectan a esta especie cuando crece en formaciones mixtas, en las cuales podrían estar influyendo otros factores asociados a las características siempreverdes de *N. betuloides* y a la localización

geográfica en la que se encuentra. Por ejemplo, el aborto natural espontáneo de flores y frutos provocado por las heladas o fuertes lluvias en rodales caducifolios puros durante la primavera o principios de verano (Riveros *et al.* 1995), podría ser amortiguado en rodales mixtos debido a la cubierta parcial de la especie siempreverde. O también, o una mayor variedad de recursos alimenticios (*e.g.* diferentes tamaños y forma de nueces) en rodales mixtos, puede atraer más depredadores de nueces (Leishman *et al.* 2000), resultando en una tasa de depredación más alta que en rodales con predominio de una sola especie. Por otro lado, dichas limitantes se desconocen totalmente para *N. betuloides*. Este estudio permite analizar aspectos básicos de la biología reproductiva de las especies en el bosque mixto de *Nothofagus* que son desconocidos y puede ayudar a la comprensión de las estrategias de la regeneración de los bosques primarios sin manejo para distintos fines. De acuerdo con Moore (1983) *N. pumilio* produce una caída masiva de las estructuras, principalmente de las hojas a final del otoño. Es una especie monoica y anemófila, las flores masculinas son solitarias y compuestas por 20-30 estambres. Las flores femeninas también son solitarias y forman solo una nuez trialada (de  $7 \times 3-4$  mm) por flor. Por otra parte, *N. betuloides* también es una especie monoica y anemófila, que también pierde parte de sus hojas en otoño, pero no todas ya que por ser una especie siempreverde, sus hojas viven más de un año en el dosel. Las flores masculinas también son solitarias y compuestas por 10-16 estambres. Las flores femeninas se presentan en grupos de a tres, y a diferencia de las flores de *N. pumilio*, forman tres nueces (de  $5-6 \times 4,4.5$  mm) por flor, dos trialadas y una bialada. Para ambas especies, el desarrollo de las nueces ocurre durante el verano, madurando éstas a partir de marzo para dispersarse masivamente en mayo (Cuevas y Arroyo 1999, Donoso y Donoso 2006). Posteriormente al período de invierno, las nueces que sobreviven a la estratificación y son viables, germinan en verano (diciembre-enero, en el mismo año o ciclo de dispersión) (Cuevas y Arroyo 1999). Algunos estudios describen que las flores, las nueces inmaduras y las nueces maduras de *N. pumilio* no solo están expuestos a la depredación de insectos y aves (Martínez Pastur *et al.* 2008) sino que también pueden ser consumidos por roedores (de los géneros *Akodon*, *Euneomys* y *Oligoryzomys*) en el suelo del bosque después de la dispersión. Por el contrario, no hay registros que se refieran a la depredación de nueces maduras por roedores, aves o insectos en los bosques de *N. betuloides*.

En este capítulo se analizaron la fenología reproductiva, el éxito reproductivo desde la floración hasta el total de nueces potenciales para formar una planta, y los factores de pérdida que afectaron dicha transición. Con este estudio se pretende evaluar si existe una etapa y/o factor crítico en este proceso, cuya comprensión podría ayudar a entender la dinámica fenológica de los bosques mixtos desde la etapa de la producción de flores hasta la producción de nueces sanas al final de la etapa de post-dispersión. Cabe aclarar que no solamente se realizarán estos análisis en los tres tipos de bosque y dos localizaciones geográficas presentadas en el Capítulo 2, sino también comparando entre las dos especies (*N. pumilio* y *N. betuloides*) dentro del bosque mixto, durante tres ciclos de regeneración. Los diferentes factores de pérdida analizados fueron: la abscisión prematura de estructuras reproductivas, la depredación pre-dispersiva (sobre nueces inmaduras y maduras) por parte de

insectos y aves, y la calidad de las nueces maduras. Además, las diferencias entre localizaciones geográficas se correlacionaron con factores climáticos (temperatura, humedad relativa, etc.).

## **4.2 Hipótesis de trabajo**

El éxito reproductivo de los bosques mixtos está determinado por el grado de afectación por factores bióticos durante las etapas de floración, pre- y post-dispersión, el cual depende de las características de las estructuras reproductivas y de la producción de nueces de cada especie, mientras que la localización geográfica influye en la diversidad de depredadores. La influencia de factores abióticos sobre el éxito reproductivo está en relación al hábito foliar predominante en el dosel (hojas deciduas o siempreverdes y la influencia de su composición específica) y a la localización geográfica.

## **4.3 Objetivo específico**

El objetivo de este capítulo fue cuantificar y analizar los factores de pérdida, tanto abióticos como bióticos, que afectan las etapas de floración, pre- y post-dispersión de nueces de cada especie en los diferentes tipos de bosque mixto y en cada localización geográfica a lo largo de tres ciclos consecutivos.

## **4.4 Materiales y métodos**

### **4.4.1 Recolección y caracterización de estructuras reproductivas y no reproductivas**

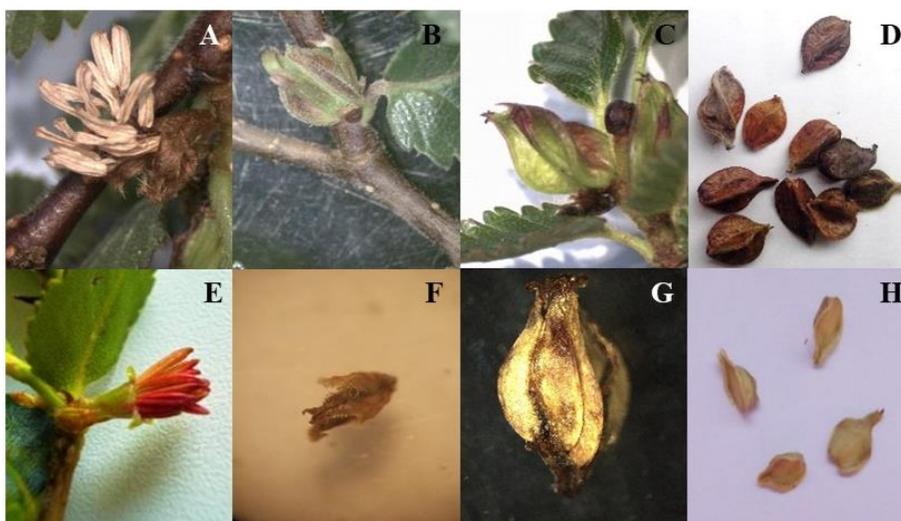
Para cuantificar la cantidad y la biomasa, tanto de estructuras reproductivas y no reproductivas, en cada rodal se establecieron 10 trampas para la captura de hojarasca, siguiendo la metodología propuesta por Martínez Pastur *et al.* (2008) y publicada por Toro Manríquez *et al.* (2016). Las trampas fueron circulares de 0,06 m<sup>2</sup> y 40 cm de profundidad, con perforaciones en la base para permitir el escurrimiento de agua y nieve. Estas trampas se colgaron a 1,8 metros sobre el suelo. La hojarasca fue recogida mensualmente y por tres ciclos, comenzando al inicio de la estación de crecimiento (Ciclo 1: octubre 2012-septiembre 2013, Ciclo 2: octubre 2013-septiembre 2014, Ciclo 3: octubre 2014-septiembre 2015) (Foto 4.1 A). Toda la hojarasca fue colectada y guardada en bolsas plásticas junto al rótulo específico para cada rodal (Foto 4.1 B). Una vez en el laboratorio, el material fue secado a temperatura ambiente después de cada colecta, y con el material seco, se lo clasificó de forma manual separando los componentes reproductivos (flores, nueces inmaduras y nueces maduras) y los no reproductivos (hojas, ramas finas < 1 cm de diámetro, y otros componentes asociados a la estructura arbórea, como hongos, líquenes y hemi-parásitas del género *Misodendrum*, y misceláneas) (Foto 4.1 C).



**Foto 4.1.** A. Trampas de captura de hojarasca (Foto: Tello, V) B. Muestra de recolección C. Muestra clasificada (Fotos B y C: Toro Manríquez, M)

Los componentes reproductivos se cuantificaron y clasificaron como: flores masculinas, flores femeninas, nueces inmaduras y nueces maduras (Foto 4.2 A-H). A las nueces inmaduras y maduras, se les determinó su sanidad (afectadas por insectos o forrajeadas por aves). Las nueces inmaduras y maduras afectadas por insectos presentaron formaciones de agallas y/o perforaciones (Martínez Pastur *et al.* 2008, Soler *et al.* 2017). En tanto el forrajeo por aves se determinó a partir de la cuantificación de los restos de nueces rotas o abiertas producto de la extracción del material comestible (embrión).

Todos los componentes, tanto reproductivos como no reproductivos, dañados y sanos, fueron pesados en una balanza de precisión ( $\pm 0,0001$  gr) para estimar la producción de biomasa a nivel de rodal (kg/ha). Las nueces sanas fueron guardadas bajo refrigeración ( $5^{\circ}\text{C}$ ) mientras se les determinaba su peso fresco para posteriormente evaluar su calidad.

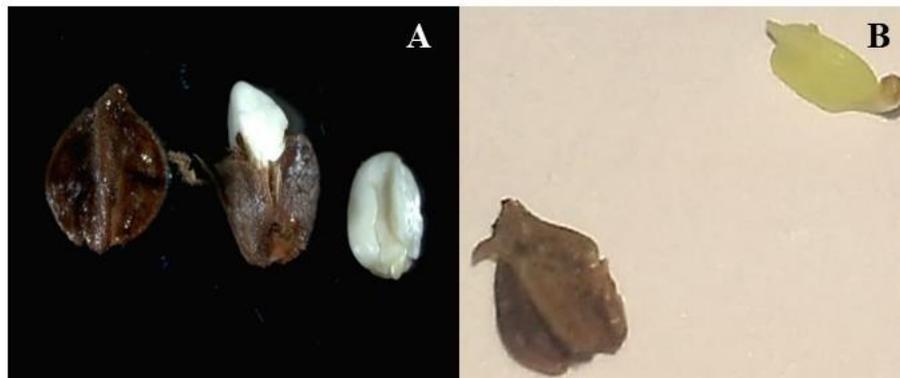


**Foto 4.2.** Estructuras reproductivas. Arriba *N. pumilio*- Abajo *N. betuloides* A y E. Flor masculina, B y F. Flor femenina, C y G. Nueces inmaduras (en *N. pumilio* individual y *N. betuloides* agrupadas de a tres), D y H. Nueces maduras. (Fotos: Toro Manríquez, M - Soler, R).

#### 4.4.2 Ensayo de calidad

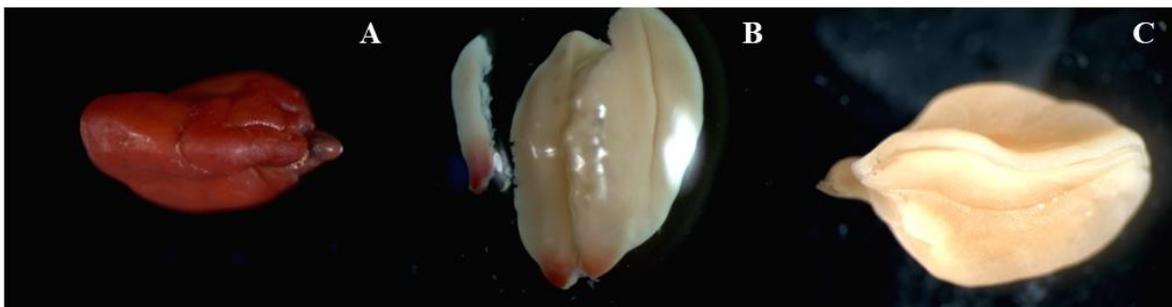
Por cada trampa, en Np y Nb se tomaron muestras de hasta un máximo de 25 nueces maduras (incluyendo tanto nueces bi-aladas como tri-aladas en el caso de Nb), dependiendo de su disponibilidad mensual. En M, se tomó el mismo número de nueces maduras de *N. pumilio* y *N. betuloides* (en este último, tanto nueces maduras bi-aladas como tri-aladas). Estas nueces maduras fueron sumergidas en agua durante 24 horas para su hidratación y luego se extrajo el pericarpio de cada una con un bisturí (trabajando bajo lupa en las nueces maduras de menor tamaño) (Foto 4.3 A y B) para posteriormente realizar la siguiente clasificación:

- **Vacías:** Ausencia del embrión y del endosperma completo.
- **Muertas:** Embrión y endosperma presente, pero de consistencia blanda, desintegrada, o con zonas con diferente grado de necrosis (color marrón).
- **Abortadas:** Embrión con desarrollo incompleto.
- **Llenas:** Desarrollo completo de embrión y endosperma, apariencia sana (adecuadas para el ensayo).



**Foto 4.3.** Extracción de embrión y endosperma de nueces maduras de **A.** *N. pumilio* (Foto: Soler, R) y **B.** *N. betuloides* (Foto: Toro Manríquez, M)

A las nueces llenas se les determinó la viabilidad mediante la prueba de tetrazolium (2,3,5-triphenyl tetrazolium chloride) (Patil y Dadlani 2009). Con esta prueba bioquímica, se determinó la actividad enzimática de las células vivas del embrión. Para ello, los embriones fueron embebidos en tetrazolium al 1% y mantenidas en oscuridad durante 24 horas a 25°C. Las nueces cuyo embrión y endosperma adquirieron coloración rojiza fueron consideradas como nueces viables (Foto 4.4 A), y aquellas cuyo embrión y endosperma quedaron sin teñir (Foto 4.4 B-C), se consideraron no viables.



**Foto 4.4.** Determinación de viabilidad de nueces maduras (e.g. para *N. pumilio*). A. Nuez viable (embrión y endosperma vivos por coloración rojiza). B y C. Nuez no viable (Foto: Soler, R)

#### 4.4.3 Ensayo de estratificación

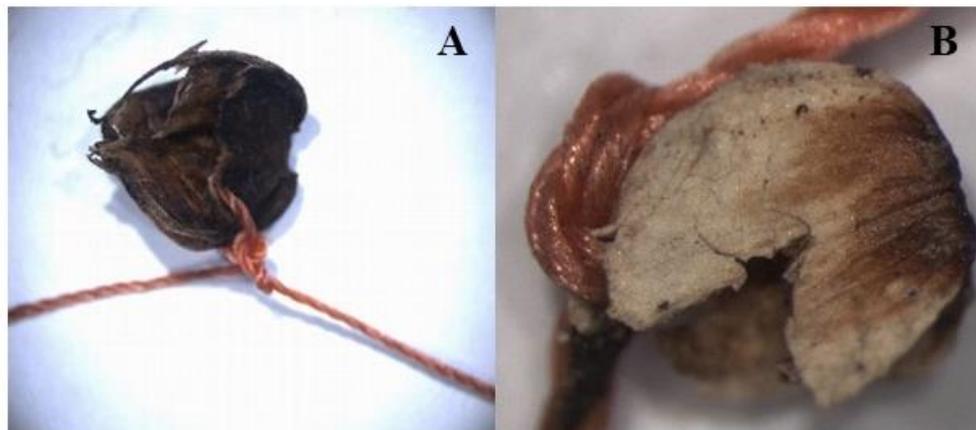
Este ensayo consistió en la evaluación en campo de la pérdida de viabilidad de las nueces maduras luego de la estratificación bajo la hojarasca en el suelo del bosque durante el invierno, en cada uno de los 3 ciclos. En primera instancia, se recolectaron nueces maduras de los rodales bajo estudio entre los meses de marzo y abril. De las nueces maduras colectadas, en cada rodal y a fines de abril, se colocaron 4 grupos de 25 nueces maduras dentro de redes plásticas de 10 × 10 cm. Al inicio de la temporada invernal se realizó la prueba de viabilidad a 4 grupos de 25 nueces maduras para cada rodal, definidas como CONTROL, con el fin de obtener la condición de viabilidad inicial, el cual fue comparado con la viabilidad obtenida luego de transcurrido el invierno. En M, se colocaron 8 bolsas de nueces maduras, 4 grupos que contuvieron nueces maduras de *N. pumilio* y 4 grupos con nueces maduras de *N. betuloides*, independientemente de si fueron bi o tri-aladas (Foto 4.5).



**Foto 4.5.** Ensayo de estratificación en campo, con las nueces previamente señalizadas y protegidas de roedores y aves (Foto: Toro Manríquez, M).

#### 4.4.4 Ensayo de forrajeo

Junto con la colecta de nueces maduras para el ensayo de estratificación y al mismo tiempo de instalación del mismo, se realizó el ensayo de forrajeo. En cada rodal se utilizaron 8 grupos de 25 nueces maduras marcadas con uno hilo corto de nylon de color amarillo o anaranjado (con el fin de diferenciar las nueces del ensayo con otras nueces que estarían en el entorno), que fueron colocadas a fines del mes de abril de forma disimulada entre la hojarasca del suelo del bosque (Foto 4.6 A-B). En M, se utilizaron 16 grupos de nueces maduras, 8 de cada especie (*N. pumilio* y *N. betuloides*). Durante el mes de octubre, una vez transcurrido el invierno, se cuantificó la cantidad de nueces maduras marcadas faltantes y dañadas. Cabe mencionar que no se identificaron semillas forrajeadas por insectos (con perforaciones), pero sí abiertas o desgarradas, asumiendo que dicho forrajeo pudo haber sido ocasionado tanto por aves como por roedores. Esta metodología resultó útil para cuantificar el forrajeo en bosques de *Nothofagus* en otros estudios similares (Martínez Pastur *et al.* 2008, Soler 2012).



**Foto 4.6.** Ensayo de forrajeo (nueces maduras marcadas y forrajeadas). A. Nuez madura de *N. pumilio*. B. Nuez madura de *N. betuloides* (Fotos: Toro Manríquez, M)

#### 4.4.5 Análisis de datos

A partir de los componentes no reproductivos y reproductivos colectados, se calculó la proporción de biomasa caída o absicionada (%) de las estructuras (hojarasca, flores masculinas, flores femeninas, nueces inmaduras y nueces maduras) respecto al total anual colectado por hectárea. Este resultado fue mostrado gráficamente por tipo de bosque, localización geográfica y mes por cada ciclo estudiado, con el fin de representar la abscisión de cada estructura dentro de su período fenológico.

Considerando a los componentes reproductivos recolectados, se definieron variables que fueron utilizadas en el análisis posterior de los datos (Tabla 4.1, Figura 4.1) y que han sido clasificadas según etapas

(floración, pre-dispersión y post-dispersión). Los componentes reproductivos sirvieron para el cálculo de las variables representadas en cada etapa del ciclo a través de la adición de las anteriores.

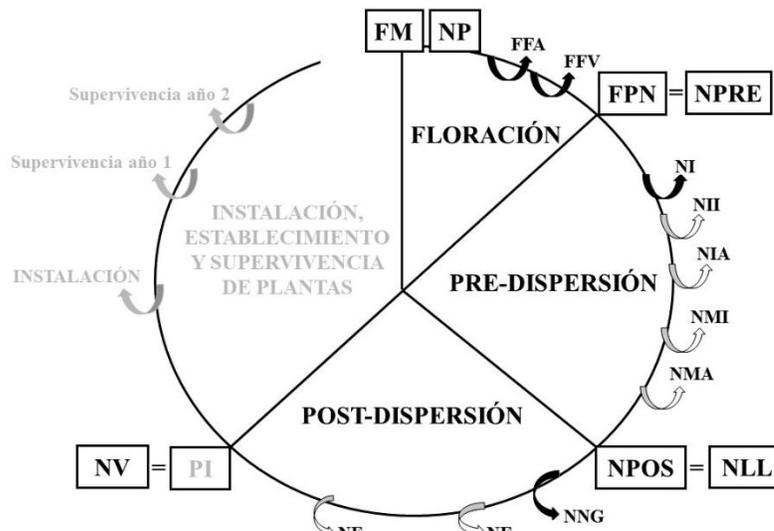
La etapa de floración se definió de acuerdo a estas estructuras y sus fallas asociadas, hasta determinar aquellas flores con posibilidad de formar nueces inmaduras.

La etapa de pre-dispersión consideró a las nueces inmaduras sanas, forrajeadas por aves y afectadas por insectos y a las nueces maduras forrajeadas por aves y afectadas por insectos. Solamente las nueces maduras con daños fueron consideradas en esta etapa, ya que estos daños ocurrieron cuando la nuez se encontraba presente en el dosel arbóreo antes de la dispersión. En esta etapa también se determinó la proporción de aquellas nueces maduras que alcanzan a formar nueces llenas para la post-dispersión.

La etapa de post-dispersión ocurrió luego de que las nueces maduras llenas se dispersen y se establezcan en el sotobosque, asociadas a sus fallas principalmente por forrajeo de aves y roedores, muertas y no viables producto de la estratificación del invierno. En esta etapa se determinó la proporción de aquellas nueces maduras viables y que se escapan del forrajeo con la posibilidad de alcanzar a germinar.

**Tabla 4.1.** Listado de variables obtenidas de los componentes reproductivos recolectados (directas y calculadas)

<b>Etapas</b>	<b>Código</b>	<b>Descripción</b>
<b>Floración (octubre- enero)</b>	<b>FM</b>	Flores masculinas
	<b>NP</b>	Nueces potenciales
	<b>FFA</b>	Flores femeninas abscionadas
	<b>FFV</b>	Flores femeninas derivadas en nueces vacías (fallas en la fertilización)
	<b>FPN</b>	Flores que producen nueces
<b>Pre- dispersión (enero- febrero- marzo)</b>	<b>NPRE</b>	Nueces totales en la pre-dispersión
	<b>NI</b>	Nueces inmaduras abscionadas
	<b>NII</b>	Nueces inmaduras afectadas por insectos
	<b>NIA</b>	Nueces inmaduras forrajeadas por aves
	<b>NMI</b>	Nueces maduras afectadas por insectos en el dosel
	<b>NMA</b>	Nueces maduras forrajeadas por aves en el dosel
	<b>NPOS</b>	Nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión
<b>Post- dispersión (marzo- octubre)</b>	<b>NLL</b>	Nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión
	<b>NNG</b>	Nueces llenas que no germinarán antes de la estratificación invernal (muertas, abortadas y/o no viables)
	<b>NF</b>	Nueces llenas forrajeadas en el suelo del bosque por roedores y aves
	<b>NE</b>	Nueces llenas que no germinarán después de la estratificación invernal
	<b>NV</b>	Nueces viables al final del ciclo



**Figura 4.1.** Etapa del ciclo de regeneración estudiado en este capítulo (destacado en negrita). Las flechas negras corresponden a factores abióticos y las flechas blancas, a factores bióticos.

Los componentes reproductivos colectados fueron los siguientes:

FM = Flores masculinas abscionadas: son aquellas que cayeron sin daños evidentes.

FF = Flores femeninas abscionadas: son aquellas que cayeron antes de llegar a formar una nuez sin daños evidentes.

NI = Nueces inmaduras abscionadas: son aquellas que cayeron antes de madurar completamente, sin daños evidentes.

NII = Nueces inmaduras afectadas por insectos: son aquellas que cayeron antes de madurar completamente, y demuestran signos de afectación por insectos.

NIA = Nueces inmaduras forrajeadas por aves: son aquellas que cayeron antes de madurar completamente, y demuestran signos de haber sido forrajeadas por aves.

NM = Nueces maduras abscionadas: son aquellas que cayeron completamente maduras, sin daños evidentes.

NMI = Nueces maduras afectadas por insectos: son aquellas que se cayeron después de madurar y demuestran signos de afectación por insectos.

NMA = Nueces inmaduras forrajeadas por aves: son aquellas que cayeron antes de madurar y demuestran signos de haber sido forrajeadas por aves.

En los ensayos realizados a las nueces (que fueron explicados y definidos en los apartados 4.22, 4.2.3 y 4.2.4) se obtuvieron los porcentajes: nueces vacías (nv, %), nueces abortadas (na, %), nueces muertas (nm, %), nueces llenas (nll, %), nueces no viables (nnv, %), nueces llenas forrajeadas por roedores y aves (nf, %), nueces llenas no viables después de la estratificación (ne, %)

Las variables de cada etapa se definieron y calcularon de la siguiente forma:

### **Etapa de Floración**

- NP = Nueces potenciales considerando flores femeninas abscionadas, nueces inmaduras y nueces maduras sanas y con afectación, expresado en millones/ha

$NP = FFA + NI + NII + NIA + NM + NMI + NMA$ , para el caso de *N. pumilio*,

$NP = (FFA \times 3) + NI + NII + NIA + NM + NMI + NMA$ , para el caso de *N. betuloides*,

- FFA = Proporción de flores femeninas abscionadas: son aquellas que cayeron antes de llegar a formar una nuez sin daños evidentes, expresado en porcentaje

$FFA (\%) = FF/NP$ , para el caso de *N. pumilio*

$FFA (\%) = (FF \times 3) / NP$ , para el caso de *N. betuloides*

- FFV = Flores derivadas en nueces vacías: son aquellas que no tienen embrión. Dado que se consideraron que esta falla ocurre previamente a la formación de la nuez (*e.g.* falla de fertilización), se contabilizaron sobre las nueces maduras que llegan a la post-dispersión, pero se incluyeron como pérdidas producidas durante la etapa de floración. Se detectaron a través del ensayo de calidad, y se calcularon extrapolando la proporción observada en el ensayo al total de nueces no dañadas recolectadas, expresado en porcentaje.

$FFV (\%) = (NM \times nv\%) / NP$

- FNP = Flores que produjeron nueces y que alcanzaron la etapa de pre-dispersión: son la proporción de flores que alcanzaron a formar nueces luego de restar las proporciones de flores que presentan pérdidas asociadas, expresado en porcentaje

$FNP (\%) = 1 - (FFA \% + FFV\%)$

### **Etapa de Pre-dispersión**

- NPRE = Nueces totales en la pre-dispersión: es la sumatoria de todas las nueces producidas (sanas y afectadas) y las nueces maduras llenas. Este valor es expresado en millones/ha y corresponde a la proporción del estado final de la floración FNP (%).

$NPRE = NI + NII + NIA + (NM \times nll\%) + NMI + NMA$

- NI = Proporción de nueces inmaduras, expresado en porcentaje

$$\text{NI (\%)} = \text{NI} / \text{NPRE}$$

- NII = Proporción de nueces inmaduras afectadas por insectos, expresado en porcentaje

$$\text{NII (\%)} = \text{NII} / \text{NPRE}$$

- NIA = Proporción de nueces inmaduras forrajeadas por aves, expresado en porcentaje.

$$\text{NIA (\%)} = \text{NIA} / \text{NPRE}$$

- NMA = Proporción de nueces maduras afectadas por insectos, expresado en porcentaje.

$$\text{NMA (\%)} = \text{NMA} / \text{NPRE}$$

- NPOS = Nueces maduras llenas que alcanzaron la etapa de post-dispersión: son aquellas que estaban maduras, llenas y sin daños evidentes causados por aves o insectos durante la etapa pre-dispersiva, expresado en porcentaje

$$\text{NPOS (\%)} = (\text{NM} \times \text{nll\%}) / \text{NPRE}$$

### **Etapa de Post-dispersión**

- NLL = Nueces llenas en la post-dispersión: es el total de nueces llenas que se encontraban disponibles en la etapa de post-dispersión. Este valor es expresado en millones/ha y corresponde a la proporción del estado final de la pre-dispersión NPOS (%).

$$\text{NLL} = \text{NM} \times \text{nll\%}$$

- NNG = Nueces llenas que no germinarán: son aquellas que, aun estando llenas, eran incapaces de germinar por haberse abortado el desarrollo del embrión, estar muertas o no ser viables, aun antes de la estratificación invernal. Se detectaron a través del ensayo de calidad sobre una muestra de NLL, y se calcularon extrapolando la proporción observada en el ensayo al total de nueces no dañadas recolectadas, expresado en porcentajes.

$$\text{NNG (\%)} = (\text{NLL} + (\text{NM} \times \text{na\%}) + (\text{NM} \times \text{nm\%})) / \text{NP}$$

- NF = Nueces llenas forrajeadas por roedores y aves durante la post-dispersión: son aquellas que demostraron signos de afectación por roedores y aves, o fueron removidas, al final del invierno. Se

detectaron a través del ensayo de forrajeo, y se calcularon extrapolando la proporción observada en el ensayo a NLL, expresado en porcentaje.

$$\text{NF (\%)} = (\text{NLL} \times \text{nf\%})/\text{NP}$$

- NE = Nueces llenas que no germinarán después de la estratificación invernal: son aquellas que eran incapaces de germinar por haberse abortado el desarrollo del embrión, estar muertas o ser no viables al final del invierno. Se detectaron a través del ensayo de calidad sobre las nueces estratificadas, y se calcularon extrapolando la proporción observada en el ensayo a NLL.

$$\text{NE (\%)} = (\text{NLL} \times \text{ne\%})/\text{NP}$$

- NV = Nueces viables al final del ciclo: fueron aquellas que conservaron su poder germinativo y que no fueron forrajeadas por roedores ni aves al final del invierno y con posibilidades de germinar, expresado en porcentaje.

$$\text{NV (\%)} = 1 - (\text{NNG} + \text{NF} + \text{NE})$$

Los componentes reproductivos en cada etapa (millones/ha) y sus pérdidas asociadas a factores abióticos y bióticos (%), fueron analizados mediante ANDEVAs, considerando al tipo de bosque y la localización geográfica como factores de análisis a lo largo de los tres ciclos reproductivos estudiados. Además de ello, se utilizó este análisis para evaluar la producción de hojarasca anual y otros componentes en biomasa (kg/ha) para los distintos tipos de bosque y localización geográfica a lo largo de tres ciclos reproductivos. La hojarasca se consideró a las hojas, ramas, misceláneas y "otros" (componentes que se encuentran asociados a los árboles, como líquenes del género *Usnea*, hemiparásitas del género *Misodendrum* y cuerpos fructíferos de hongos). Por último, este análisis fue utilizado para analizar la producción anual de nueces maduras totales sin daños por insectos y aves (NTA, millones/ha) y su biomasa (PT, kg/ha), relativizados además de acuerdo a su área basal (NTA/AB, millones/m<sup>2</sup> y PT/AB kg/m<sup>2</sup>, respectivamente), por tipo de bosque y localización geográfica a lo largo de tres ciclos reproductivos. Cuando fue necesario, las variables fueron transformadas mediante raíz cuadrada (en el caso de conteos y cantidades) o arcoseno de la raíz cuadrada (cuando representaron porcentajes) para alcanzar el supuesto de normalidad. Luego, se aplicó el test de Tukey (p<0,05) para la comparación de medias. Cuando se detectaron interacciones entre dichos factores, éstas fueron graficadas para su mejor interpretación y se realizaron ANDEVAs simples y probar estas diferencias estadísticamente. Para estos análisis se utilizó el software Statistica 7.0 © Stat Soft. Inc 1984-2004.

Se analizaron las nueces maduras en promedio sin diferenciar entre ciclos (considerando sin daños a causa de insectos y aves) de acuerdo a sus características individuales, tales como largo (mm), ancho (mm) y peso individual (gramos). Se graficaron para cada especie por tipo de bosque × localización geográfica (con

códigos combinados: CNp, CM, CNb, MNp, MM, MNb). Para mejorar su interpretación, se realizaron ANDEVAS de un factor para cada variable y luego se aplicó test de Tukey ( $p < 0,05$ ) para la comparación de medias. Cuando fue necesario, las variables fueron transformadas mediante raíz cuadrada para cumplir con los supuestos de normalidad. Debido a las características de las nueces de *N. betuloides*, estas fueron analizadas por separado debido a su condición de bi-aladas y tri-aladas. Para estos análisis también se utilizó el software Statistica 7.0 © Stat Soft. Inc 1984-2004.

Dentro de las etapas analizadas, se relacionaron gráficamente las pérdidas generadas por componentes abióticos (en la floración, FFA % y FFV %) con variables ambientales presentadas en el capítulo 2 y 3 ( $T$  °C = temperatura del aire, HR% = Humedad Relativa del aire, RG% = Radiación global) durante los meses octubre-diciembre (valores promedio). En la post-dispersión, la pérdida por NE% fue relacionada gráficamente con la temperatura promedio del suelo (TS °C) en el período entre junio y octubre.

Finalmente, y para cada etapa, se aplicaron técnicas de análisis multivariado, en particular Análisis de redundancia (RDA), utilizando las cantidades de los componentes reproductivos como variable respuesta, y las variables ambientales y de estructura forestal analizadas en los Capítulos 2 y 3 como variables explicatorias. El RDA fue considerado debido a que la composición de las variables muestra un gradiente de 1,5 unidades de longitud, siendo recomendable el uso de este método lineal. Este análisis permitió representar gráficamente la variación entre las observaciones, y seleccionar entre las variables explicatorias evaluadas aquellas que mejor se correlacionaron con los patrones observados (de acuerdo a su nivel de significancia según el Test de permutación de Monte Carlo,  $p < 0,05$ ). El fin de este análisis fue de dar una visión general de los componentes reproductivos y como influyeron las variables ambientales y de estructura forestal significativas. Considerando que las variables ambientales y de estructura forestal influyeron de igual forma a lo largo de los tres ciclos, se promediaron los componentes reproductivos y sus factores de pérdidas asociados entre los tres años para un año de medición de datos de temperatura. El total de las muestras por rodal (tipo de bosque × localización geográfica; con códigos combinados: CNp, CM, CNb, MNp, MM, MNb) fueron consideradas en el análisis (promedio de réplicas,  $n=60$  muestras). Para estos análisis se utilizó CANOCO 5 5.4 © Biometrics 1997-2014.

## **4.5 Resultados**

### **4.5.1 Producción de biomasa aérea de estructuras reproductivas y no reproductivas**

Por medio del análisis de la producción de biomasa, se pudo estudiar la fenología a través del tiempo (mensual) en la que se observó la abscisión de cada estructura y el mes en que éstas fueron más abundantes respecto al valor total anual, además del ciclo que representa (años), tipo de bosque y localización en el paisaje (Figura 4.2 y 4.3). El período de abscisión de la floración masculina (FM) ocurrió casi a lo largo de todo el año en la costa, con mayor proporción de este tipo de biomasa colectada en el mes de octubre para Np en C1= 66%

y en noviembre para C2= 73% y C3= 55% respectivamente. La abscisión en el resto de los meses a partir de diciembre, fue menor al 4% para todos los ciclos. En el bosque M también la abscisión se presentó en casi todos los meses, concentrándose principalmente en el mes de octubre en el C1= 43% y C3= 52% respectivamente, y en noviembre para el C2= 31%. La abscisión en el resto de los meses fue a partir de diciembre, donde esta fue menor al 19% para todos los ciclos. En el bosque Nb, la abscisión se presentó en casi todos los meses, concentrándose principalmente en el mes de diciembre en el C1= 25% y en enero en el C2= 37% y C3= 42%. La abscisión en el resto de los meses presentó una proporción menor al 25%. En la montaña, la abscisión de FM en Np se concentró en el mes de noviembre para el C1= 92%, C2= 75% y C3= 96%. La abscisión en el resto de los meses no superó el 16% de la proporción de caída. En el bosque M, al igual que en Np, la abscisión fue en el mes de noviembre para el C1= 49%, C2=60% y C3= 74%. En el resto de los meses, la abscisión no superó en 24% de la proporción. Por último, los bosques Nb, la abscisión se concentró en el mes de enero para C1= 60%, C2= 65% y C3= 47%. En el resto de los meses, la abscisión no superó en 23% de la proporción.

El período de abscisión de las flores femeninas (FFA) en la costa se presentó entre los meses octubre y enero para los tres tipos de bosque. En Np, la abscisión se concentró en el mes de octubre para C1= 87% y en diciembre para C2= 56% y C3=100%. En M, la abscisión se concentró en el mes de enero para el C1= 71% y en diciembre para el C2= 60% y C3= 100%. En M, la abscisión de las FFA ocurrió principalmente en el mes de noviembre para C1= 87% y en enero para C2= 81% y C3= 100%. El período de abscisión en la montaña se presentó entre los meses noviembre a enero. La abscisión se presentó para el bosque de Np en diciembre para el C1= 81% y en enero para el C2= 46% y el C3= 100%. En el bosque M, esta abscisión se concentró en el mes de enero para todos los ciclos C1= 72%, C2= 64% y C3= 100%. En el bosque de Nb, esta abscisión se concentró en diciembre para el C1= 55% y en enero para el C2= 99% y C3= 100%.

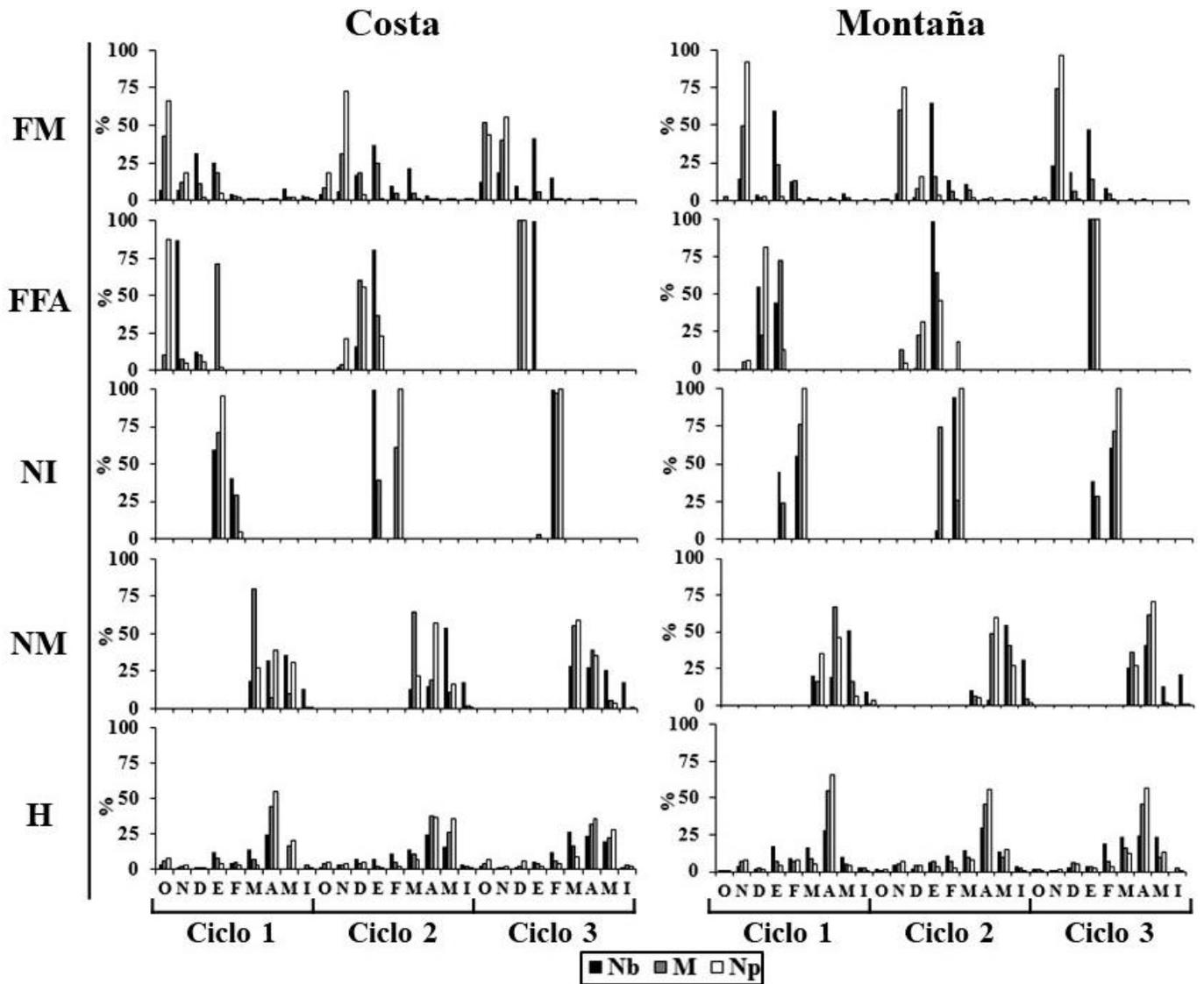
El período de abscisión de las nueces inmaduras (NI) ocurrió entre los meses enero y febrero en la costa, previo a la abscisión de las flores. En Np la abscisión de NI ocurrió principalmente en enero para el C1= 96% y en febrero para el C2= 100% y C3= 100%. En M, esta abscisión se presentó entre enero y febrero en el C1 (71 % y 29% respectivamente), C2 (39 % y 61% respectivamente) y C3 (3% y 97% respectivamente). En Nb esta abscisión se presentó entre enero y febrero para el C1 (60% y 40% respectivamente), enero para el C2= 100% y febrero para C3= 100%. En los bosques de montaña, esta abscisión ocurrió entre los meses enero y febrero. En los bosques de Np, para todos los ciclos la proporción fue del 100% de la abscisión en el mes de febrero. En los bosques de M, ocurrió entre enero y febrero para el C1 (24% y 76%, respectivamente), el C2 (74% y 26%, respectivamente) y el C3 (28% y 72%, respectivamente). Esta variación en la proporción para Nb, se observó entre los meses de enero y febrero para el C1 (45% y 55%, respectivamente), el C2 (6% y 94%, respectivamente) y el C3 (39% y 61%, respectivamente).

El período de abscisión de las nueces maduras (NM) ocurrió a partir del mes de marzo, extendiéndose hasta el invierno en los bosques de la costa. En Np, se concentró principalmente entre marzo, abril y mayo para el C1 (27%, 39% y 31%, respectivamente), el C2 (22%, 58% y 16%, respectivamente) y el C3 (59%, 35% y 3% respectivamente). El resto de la proporción se distribuyó entre los meses de invierno para todos los ciclos. En M, la abscisión alcanzó el máximo de la proporción en el mes de marzo para el C1= 80%, C2= 65% y el C3= 60%, distribuyéndose el resto de la proporción entre los meses abril, mayo e invernales. Para Nb, la abscisión se distribuyó entre los meses marzo, abril, mayo y el invierno para el C1 (19%, 32%, 36% y 13%, respectivamente), el C2 (14%, 15%, 53% y 18%, respectivamente) y el C3 (29%, 27%, 26% y 18%, respectivamente). En los bosques de montaña, la abscisión de NM en Np, se concentró principalmente entre los meses marzo y abril para el C1 (35% y 46%, respectivamente), extendiéndose incluso hasta el invierno. En el C2 comenzó en marzo, pero se concentró en abril y mayo (60% y 27%, respectivamente), extendiéndose incluso hasta el invierno. En el C3, se concentró la abscisión en marzo y abril (27% y 70%, respectivamente) extendiéndose hasta el invierno. En el bosque M, ocurre la misma variabilidad que en el bosque de Np, donde en el C1 comenzó desde marzo (16%), abril (67%) y mayo (6%), extendiéndose hasta el invierno. En el C2 si bien la abscisión comenzó en el mes de marzo, se concentró principalmente entre los meses abril y mayo (49% y 41%, respectivamente), extendiéndose incluso hasta el invierno. En el C3, se concentró entre los meses marzo y abril (36% y 61%, respectivamente), extendiéndose hasta el invierno. La abscisión de NM en Nb también ocurrió entre los meses marzo, abril, mayo y durante el invierno para el C1 (20%, 19%, 51%, 10%, respectivamente), C2 (10%, 4%, 55%, 31%, respectivamente) y el C3 (36%, 61%, 2%, 1%, respectivamente).

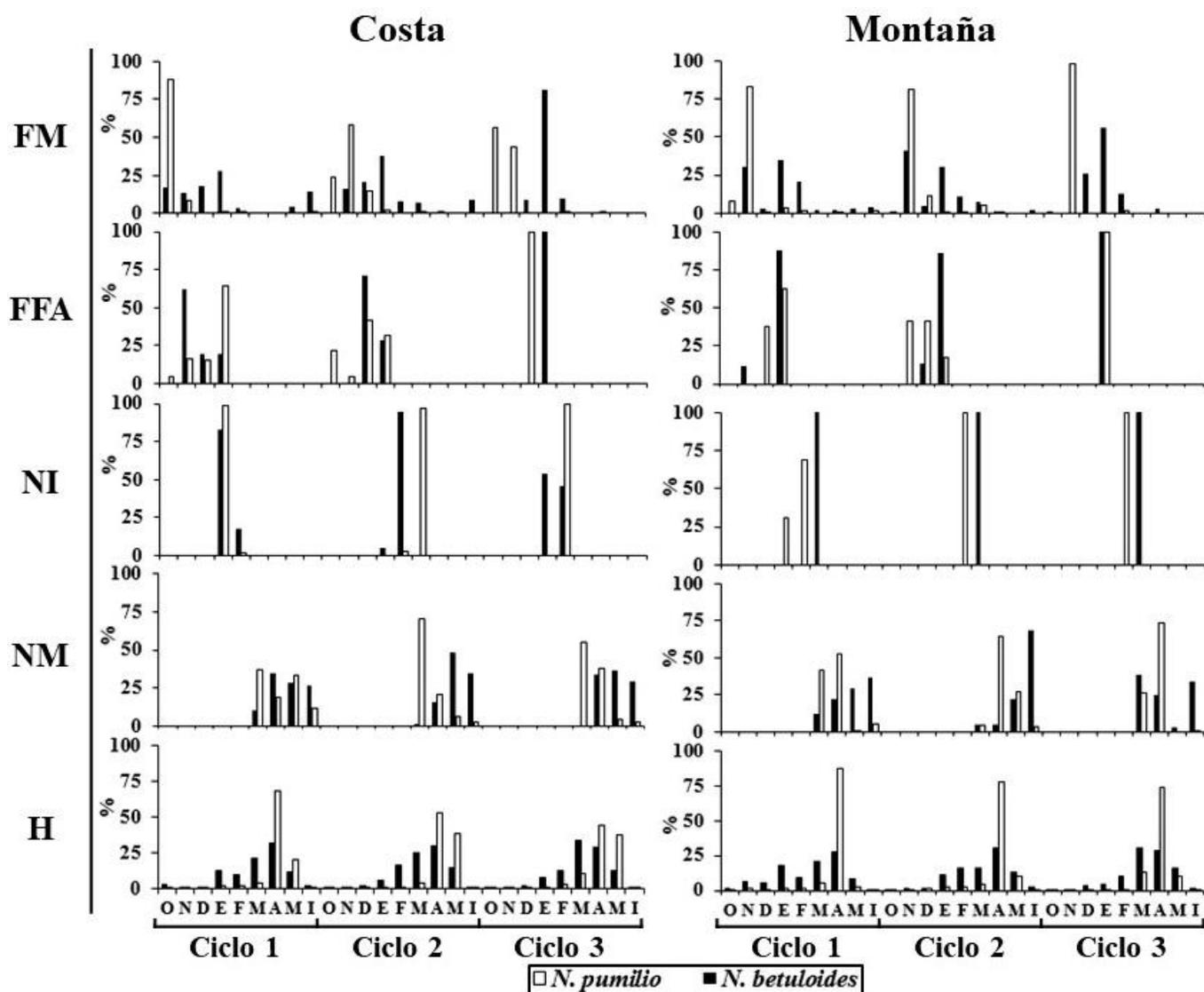
En los bosques de costa, la hojarasca (H) fue cayendo continuamente a lo largo de todo el ciclo, principalmente entre los meses de abril y mayo en el bosque de Np para los tres ciclos C1 (55% y 20%, respectivamente), C2 (37% y 36 %, respectivamente) y C3 (35% y 28%, respectivamente), así como también en el bosque M para los tres ciclos, C1 (44% y 17%, respectivamente), C2 (37% y 26%, respectivamente) y C3 (31% y 22%, respectivamente). El bosque de Nb presentó una proporción más equivalente entre los meses, donde la concentración no solamente ocurrió a final de otoño como se observó en Np y M. Sin embargo, el máximo de abscisión de hojarasca ocurrió el mes de abril en el C1 y C2= 25% de proporción para ambos ciclos) y en marzo para el C3= 27%. En los bosques de montaña, la abscisión de hojarasca en Np también se presentó a lo largo de todo el año, pero se concentra en el mes de abril para todos los ciclos C1= 66%, C2= 56% y C3= 56%. En los bosques de M también se presentó a lo largo de todo el año la abscisión de hojarasca, pero se concentró al igual que en Np en el mes de abril para el C1= 55%, C2= 45% y el C3= 46%. Los bosques de Nb de la montaña, al igual que en la costa, tuvo una proporción más equitativa entre los meses, pero se concentró la mayor abscisión en el mes de abril para el C1= 27%, C2= 30%, C3=25%.

Dentro del bosque mixto de similar proporción (Figura 4.3), se pudo distinguir el aporte de biomasa de cada especie a través de la abscisión de sus estructuras. Para los bosques mixtos de la costa, las FM de N.

*pumilio* se concentraron principalmente en el mes de octubre para el C1=88% y C3= 56% y en noviembre en el C2= 58%. Para *N. betuloides*, la abscisión se concentró principalmente en el mes de enero para todos los ciclos C1= 28%, C2= 38% y C3= 81%. En la montaña, la abscisión de FM en *N. pumilio* ocurrió principalmente en noviembre C1= 83%, C2= 82% y C3= 98%. En *N. betuloides*, este varió entre los meses y fue más alta en enero para el C1= 35% y C3= 56% y en noviembre para C2= 41%. La abscisión de FFA en la costa para *N. pumilio* fue mayor en enero para el C1= 65% y en diciembre para el C2= 41% y C3= 100%. Para *N. betuloides* en la costa, la abscisión comenzó en noviembre para el C1= 61%, diciembre para el C2= 71% y enero para el C3= 100%. En la montaña, la abscisión de FFA de *N. pumilio*, fue más alta en enero para el C1= 63% y el C3= 100% y en diciembre para el C2= 41%, mientras que en *N. betuloides*, esta ocurrió principalmente en enero C1= 88%, C2= 86% y C3= 100%. Para la abscisión de NI en la costa ocurrió entre los meses enero y marzo. Para *N. pumilio*, fue mayor en enero para el C1= 98%, en marzo para el C2= 97% y febrero para el C3= 100%. Para *N. betuloides*, este varió entre enero y febrero, siendo mayor para enero en el C1= 83% y el C3= 54% y en febrero para el C2= 95%. En la montaña, la abscisión de NI ocurrió principalmente en febrero para *N. pumilio* en C1= 69%, C2= 100 y C3= 100%, mientras que para *N. betuloides*, ocurrió principalmente en marzo para los tres ciclos con el 100% de la abscisión. Para la abscisión de NM en la costa, esta comenzó en el mes de marzo para ambas especies, concentrándose entre marzo y los meses de invierno. Para *N. pumilio*, fue más alto en el mes de marzo para el C1= 37%, C2= 70% y C3= 55% y para *N. betuloides* fue más alta en abril para el C1= 35%, y mayo para el C2= 49% y C3= 37%. En la montaña, la abscisión de NM en *N. pumilio* ocurrió principalmente en abril para el C1= 52%, C2= 64% y C3= 74%, mientras que para *N. betuloides*, esta ocurrió principalmente en los meses de invierno para el C1= 36%, C2= 68% y C3= 33%. En cuanto a la abscisión de hojarasca de la costa, para *N. pumilio* se presentó a lo largo de todo el año, cayendo de forma masiva en el mes de abril para el C1= 69%, C2= 53% y C3= 44%. En *N. betuloides*, este fue proporcional a lo largo de todo el año, presentándose los valores más altos en la abscisión en abril para el C1=32%, C2= 30% y C3= 33%. Para la abscisión de hojarasca de la montaña, está se concentró mayormente en el mes de abril para el C1= 87%, C2= 78% y C3= 74%, mientras que *N. betuloides* fue variable a lo largo de los meses, alcanzando la mayor abscisión en el mes de abril C1= 28%, C2=30% y C3= 30%.



**Figura 4.2.** Producción de biomasa aérea abscionada mensual para cada tipo de bosque (Np, M, Nb) y por cada localización geográfica (costa y montaña) expresada en términos porcentuales, por cada ciclo (Ciclo 1, Ciclo 2, Ciclo 3).  
 FM = flores masculinas, FFA = flores femeninas abscionadas, NI = nueces inmaduras, NM = nueces maduras, H = hojarasca.



**Figura 4.3** Producción de biomasa aérea abscondada mensual para las especies que componen el bosque mixto (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y por cada localización geográfica (costa y montaña) expresada en términos porcentuales, por cada ciclo (Ciclo 1, Ciclo 2, Ciclo 3). FM = flores masculinas, FFA = flores femeninas abscondadas, NI = nueces inmaduras, NM = nueces maduras, H = hojarasca.

#### 4.5.2 Floración y sus principales factores de pérdida analizados

Para *N. pumilio*, las cantidades de flores masculinas (FM) y de nueces potenciales (NP) (Tabla 4.2), presentaron diferencias significativas entre los tipos de bosque (Np y M) y entre los tres ciclos estudiados, con valores muy bajos en C1 respecto de C2 y C3. Sin embargo, esto estuvo influenciado por el paisaje que generó una interacción debido a que la producción de FM y NP en la costa fueron progresivos desde C1 a C3, mientras que en la montaña los máximos fueron en C2 (Anexo 4-I). Asimismo, se observó que los porcentajes de pérdida fueron significativamente diferentes entre los ciclos, tanto para FFA como para FFV. Sin embargo, se detectaron interacciones entre los factores analizados para casi todas las variables excepto FFA% (Tabla 4.2.1

para C1, Tabla 4.2.2 para C2 y Tabla 4.2.3 para C3). Estas interacciones fueron dadas principalmente por las diferencias entre los ciclos. En el C1, en FM la principal diferencia significativa ocurrió entre los bosques de la costa, donde Np fue mayor que en M. Por otra parte, FM de Np entre costa y montaña también fueron significativamente diferentes (mayor en costa). En el C2, FM presentó diferencias significativas entre los tipos de bosque de la costa y en los tipos de bosque de la montaña, donde en ambas localizaciones fue mayor en Np y desde la localización, tanto Np como M fueron significativamente mayor en montaña. El C3 presentó un patrón similar para FM, con la diferencia de que fueron significativamente mayores Np y M de la costa respecto a montaña. En el C1, en NP la única diferencia que fue significativa ocurrió en Np entre ambas localizaciones, donde fue significativamente mayor en costa que en montaña. En el C2, se observó diferencias significativas en todos los factores, donde Np fue significativamente mayor que M en ambas localizaciones y a su vez, como se observó en el ANDEVA multifactorial, ambos tipos de bosque tuvieron valores significativamente mayores en montaña que en costa. En C3, NP presentó un patrón similar que FM en el mismo ciclo. Tanto en FFV como FPN, ninguna de las variables presentó diferencias significativas. Estas diferencias recién muestran significancia en el C2, donde en FFV fue más alta en Np de la costa y en M fue más alta en montaña (relación inversa). El incremento de FFV y la reducción de FNP (que mostró diferencias significativas en todos los factores) en Np de la costa durante C2, generaron interacciones debido a la tendencia inversa observada (y ya mencionada) que en el resto de los tratamientos (Tabla 4.2.2 y Anexo 4-I). En el C3, sólo se presentó diferencias significativas para FFV en Np, menor en costa que en montaña. Por el contrario, en FPN para Np, fue significativamente mayor en montaña que en costa.

**Tabla 4.2.** ANDEVAs para evaluar los efectos del tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración para la especie *N. pumilio*, a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3).

Factor	FM	NP	FFA	FFV	FPN	
A: Tipo de bosque	Np	16,33 b	7,17 b	8,1	43,1	48,5 a
	M	6,14 a	3,43 a	4,66	37,7	57,1 b
	F	88,93	62,3	3,30	1,11	5,48
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,073)	(0,296)	(0,022)
B: Localización	Costa	12,6	4,79	9,0 b	40,2	49,9 a
	Montaña	9,87	5,80	3,7 a	39,5	56,2 b
	F	8,17	1,06	7,70	0,833	3,42
	(p)	(0,006)	(0,307)	(0,007)	(0,857)	(0,069)
C: Ciclo	C1	1,91 a	0,96 a	14,1 b	48,4 b	37,3 a
	C2	18,64 c	8,49 c	0,8 a	29,6 a	65,1 b
	C3	13,15 b	6,44 b	0,2 a	41,5 b	58,3 b
	F	210,84	174,19	19,79	20,20	51,17
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B	F	8,56	4,82	0,67	29,78	21,31
	(p)	(0,050)	(0,051)	(0,416)	(<0,001)	(<0,001)
A × C	F	34,76	22,3	1,74	3,90	2,56
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,190)	(0,022)	(0,081)
B × C	F	195,47	198,04	2,06	9,73	16,42
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,152)	(<0,001)	(<0,001)
A × B × C	F	3,82	0,035	1,56	28,98	37,39
	(p)	(0,036)	(0,966)	(0,217)	(<0,001)	(<0,001)

FM = Flores masculinas (millones/ha), NP = Nueces potenciales (millones/ha), FFA= Proporción de flores femeninas abscionadas (%), FFV = Proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías (%), FPN% = Proporción de flores que forman nueces (%). FM, NP y FFA fueron transformadas antes del análisis, pero no se muestran los datos transformados. Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 4.2.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.2 en el ciclo 1 (C1) para el tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración para la especie *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
	Flores masculinas (FM)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	3,77 Bb	1,05 a	15,3 (<0,001)
	Montaña	1,64 A	1,19	1,1 (0,301)
	F(p)	7,93 (0,007)	0,21 (0,651)	
		Tipo de bosque		
	Nueces potenciales (NP)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	1,36 B	0,81	3,30 (0,077)
	Montaña	0,72 A	0,96	0,82 (0,372)
	F(p)	4,55 (0,039)	0,32 (0,573)	
		Tipo de bosque		
	Proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías (FFV)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	52,96	48,71	0,17 (0,685)
	Montaña	37,80	53,95	2,35 (0,135)
	F(p)	2,69 (0,110)	0,21 (0,651)	
		Tipo de bosque		
	Proporción de flores que forman nueces (FPN)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	27,58	30,57	0,13 (0,721)
	Montaña	39,53	43,82	0,16 (0,691)
	F(p)	1,74 (0,197)	1,81 (0,188)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.2.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.2 en el ciclo 2 (C2) para el tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración para la especie *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
	Flores masculinas (FM)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	18,82 bA	2,85 aA	191,45 (<0,001)
	Montaña	38,82 bB	14,08 aB	129,36 (<0,001)
	F(p)	96,55 (<0,001)	65,7 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
	Nueces potenciales (NP)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	4,07 bA	0,76 aA	93,96 (<0,001)
	Montaña	19,69 bB	9,46 aB	44,25 (<0,001)
	F(p)	159,00 (<0,001)	79,95 (<0,001)	

Continuación tabla 4.2.2

		Tipo de bosque		
Proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías (FFV)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	64,22 bB	2,32 aA	277,09 (<0,001)
	Montaña	2,51 aA	35,29 bB	146,71 (<0,001)
	F(p)	315,48 (<0,001)	123,19 (<0,001)	

		Tipo de bosque		
Proporción de flores que forman nueces (FPN)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	26,34 aA	90,81 bB	238,40 (<0,001)
	Montaña	95,33 bB	63,64 aA	148,44 (<0,001)
	F(p)	678,54 (<0,001)	42,99 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.2.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.2 en el ciclo 3 (C3) para el tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración para la especie *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
Flores masculinas (FM)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	32,22 bB	16,89 aB	12,74 (<0,001)
	Montaña	2,69 bA	0,79 aA	15,14 (<0,001)
	F(p)	264,02 (<0,001)	16,88 (<0,001)	

		Tipo de bosque		
Nueces potenciales (NP)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	14,07 bB	7,72 aB	9,27 (0,004)
	Montaña	3,09 bA	0,87 aA	24,96 (<0,001)
	F(p)	73,91 (<0,001)	16,09 (<0,001)	

		Tipo de bosque		
Proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías (FFV)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	32,18 A	37,97	1,93 (0,173)
	Montaña	51,13 B	45,19	0,64 (0,428)
	F(p)	24,9 (<0,001)	0,93 (0,341)	

Continuación tabla 4.2.3

	Proporción de flores que forman nueces (FPN)	Tipo de bosque		
		Np	M	F(p)
Localización	Costa	67,24 B	61,8	1,74 (0,195)
	Montaña	48,87 A	54,82	0,64 (0,428)
	F(p)	23,89 (<0,001)	0,88 (0,355)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

Para *N. betuloides* (Tabla 4.3), se observó que las cantidades de la floración en general fueron más bajas que las que se observaron en *N. pumilio*. Se detectaron diferencias significativas entre los tipos de bosque para la producción de FM, donde M duplicó a Nb. Además, la localización en el paisaje tuvo un efecto significativo, con producciones más altas en montaña que en costa, tanto en FM como en NP. En cuanto a las pérdidas en la floración, estas fueron variables a través del ciclo, pero ocurrieron principalmente por FFV, lo que derivó en bajos porcentajes de FPN.

La interacción localización geográfica × ciclo fue significativa en FFV y FNP (Anexo 4-II), presentándose una notoria influencia de la localización geográfica en M (positiva para M de la costa en FFV y negativa en FNP). Esta particularidad se observa en los ciclos, debido principalmente a la influencia de la localización durante C2, ya que los sitios de costa siguieron una tendencia opuesta a lo descrito para ese año en la montaña. Mientras que las interacciones en otros factores (tipo de bosque × localización, tipo de bosque × ciclo y la triple) fueron también significativas para varias variables, las cuales se presentan en el Anexo 4-II. Para una mejor interpretación, las tablas (C1: tabla 4.3.1; C2: tabla 4.3.2 y C3: tabla 4.3.3), mostraron para cada ciclo, diferencias significativas en todas las variables. En C1, FM presentó diferencias significativas entre los tipos de bosque (mayor en M que Nb) de la montaña. En C2, las diferencias fueron significativas en todos los factores, donde en la costa fue mayor Nb que M y en la montaña, por el contrario, mayor M que Nb. Para ambos tipos de bosques, los valores son significativamente más altos en la montaña que en la costa. En C3, las principales diferencias se presentaron entre costa y montaña, donde en ambos tipos de bosque, los valores fueron más altos en la costa. Para NP en el C1, se presentaron diferencias significativas entre los tipos de bosque en la costa (valores más altos en Nb que M) y en la montaña (valores más altos en M que Nb). Además, las diferencias fueron significativas para Nb entre localización, más altos en costa que en montaña. Esta variable en C2, las diferencias fueron significativas entre localizaciones para cada tipo de bosque: para Nb los valores fueron más altos en montaña que en costa y lo mismo sucede con M. En C3, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque, donde Nb fue mayor que M en la costa. Además, Nb presentó valores significativamente mayores en costa que en montaña. Para FFA, las diferencias fueron significativas en el C2 para M, con mayor proporción en la montaña que en la costa. Para esta variable en el C3, los bosques de M en

la montaña no se registró proporciones de pérdidas por FFA. Para FFV, el C2 presentó diferencias significativas entre los tipos de bosques en la montaña (mayor proporción de pérdida en Nb que M). Además, en el tipo de bosque Nb, fue significativamente mayor en costa que en montaña. Lo mismo sucedió para M en este ciclo. En el C3, para esta pérdida, las diferencias fueron significativas para Nb (menor en costa y mayor en montaña), asimismo también sucedió para M. Por último, FPN presentó diferencias significativas en el C2. En montaña se observó diferencias significativas entre los tipos de bosque (mayor en M que Nb). Sin embargo, Nb presentó diferencias significativas entre localizaciones (menor en costa y mayor en montaña), lo mismo sucedió para M.

**Tabla 4.3.** ANDEVAs para evaluar los efectos del tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración para la especie *N. betuloides*, a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3).

Factor		FM	NP	FFA	FFV	FPN
A: Tipo de bosque	Nb	1,79 a	5,17	4,4	58,6 b	37,0 a
	M	3,39 b	3,68	5,4	53,7 a	40,9 b
	F	22,08	3,95	0,24	7,60	4,61
	(p)	(<0,001)	(0,051)	(0,626)	(0,008)	(0,035)
B: Localización	Costa	1,34 a	3,64 a	3,7 a	62,5 a	33,8 a
	Montaña	3,85 b	5,22 b	6,4 b	48,1 b	45,5 b
	F	53,74	4,47	4,93	61,33	42,30
	(p)	(<0,001)	(0,038)	(0,029)	(0,003)	(<0,001)
C: Ciclo	C1	1,34 a	3,68 a	4,8 a	82,4 c	12,8 a
	C2	5,77 b	6,78 b	9,3 b	58,5 b	32,2 b
	C3	0,68 a	2,81 a	0,5 a	27,4 a	72,1 c
	F	170,78	26,38	19,77	342,19	567,53
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B	F	6,46	2,32	1,53	12,92	6,00
	(p)	(0,053)	(0,132)	(0,220)	(0,001)	(0,017)
A × C	F	29,68	0,17	1,18	6,06	10,49
	(p)	(<0,001)	(0,848)	(0,309)	(0,003)	(<0,001)
B × C	F	135,46	60,41	3,63	78,99	94,39
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,029)	(<0,001)	(<0,001)
A × B × C	F	7,44	4,10	2,09	16,27	9,51
	(p)	(0,006)	(0,018)	(0,127)	(<0,001)	(<0,001)

FM = Flores masculinas (millones/ha), NP = Nueces potenciales (millones/ha), FFA = Proporción de flores femeninas abscionadas (%), FFV = Proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías (%), FPN% = Proporción de flores que forman nueces (%). FFA fue transformadas antes del análisis, pero no se muestran los datos transformados. Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 4.3.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.3 en el ciclo 1 (C1) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración para la especie *N. betuloides*

		Tipo de bosque		
Flores masculinas (FM)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	1,17	1,29	0,10 (0,748)
	Montaña	1,00 a	1,89 b	6,29 (0,017)
	F(p)	0,27 (0,606)	2,30 (0,138)	

		Tipo de bosque		
Nueces potenciales (NP)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	6,97 bB	2,68 a	13,86 (<0,001)
	Montaña	1,87 aA	3,21 b	4,61 (0,038)
	F(p)	20,34 (<0,001)	0,64 (0,429)	

		Tipo de bosque		
Proporción de flores femeninas abscionadas (FFA)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	0,31	5,46	2,28 (0,139)
	Montaña	4,21	6,94	0,41 (0,527)
	F(p)	1,79 (0,189)	0,10 (0,752)	

		Tipo de bosque		
Proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías (FFV)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	83,87	80,85	0,35 (0,559)
	Montaña	83,16	83,89	0,02 (0,893)
	F(p)	0,02 (0,885)	0,30 (0,588)	

		Tipo de bosque		
Proporción de flores que forman nueces (FPN)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	15,82	13,68	0,29 (0,594)
	Montaña	12,63	9,17	0,73 (0,399)
	F(p)	0,53 (0,472)	1,58 (0,217)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.3.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.3 en el ciclo 2 (C2) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración para la especie *N. betuloides*

		Tipo de bosque		
Flores masculinas (FM)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	0,65 aA	2,72 bA	9,90 (0,003)
	Montaña	6,63 aB	13,07 bB	20,42 (<0,001)
	F(p)	23,11 (<0,001)	116,09 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Nueces potenciales (NP)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	2,69 A	2,02 A	1,91 (0,175)
	Montaña	12,06 B	10,41 B	0,32 (0,572)
	F(p)	13,66 (<0,001)	33,42 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de flores femeninas abscionadas (FFA)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	10,43	3,98 A	2,39 (0,131)
	Montaña	13,22	18,25 B	0,75 (0,392)
	F(p)	0,25 (0,620)	10,23 (0,003)	
		Tipo de bosque		
Proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías (FFV)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	75,33 B	81,77 B	1,86 (0,181)
	Montaña	53,12 bA	17,83 aA	73,95 (<0,001)
	F(p)	16,95 (<0,001)	437,46 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de flores que forman nueces (FPN)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	14,24 A	14,25 A	0,00 (0,997)
	Montaña	33,65 aB	63,92 bB	25,51 (<0,001)
	F(p)	11,26 (0,002)	114,13 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.3.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.3 en el ciclo 3 (C3) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración para la especie *N. betuloides*

		Tipo de bosque		
Flores masculinas (FM)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	1,09 B	1,12 B	0,01 (0,939)
	Montaña	0,20 A	0,30 A	1,32 (0,258)
	F(p)	13,93 (<0,001)	12,35 (0,001)	
		Tipo de bosque		
Nueces potenciales (NP)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	5,19 bB	2,29 a	6,44 (0,015)
	Montaña	2,26 A	1,53	1,17 (0,287)
	F(p)	5,69 (0,022)	2,33 (0,135)	
		Tipo de bosque		
Proporción de flores femeninas abscionadas (FFA)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	1,88	0,00	1,00 (0,324)
	Montaña	0,00	0,00	---
	F(p)	0,69 (0,411)	---	
		Tipo de bosque		
Proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías (FFV)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	26,00 A	24,70 A	0,47 (0,498)
	Montaña	29,91 B	29,49 B	0,09 (0,763)
	F(p)	8,10 (0,008)	5,61 (0,024)	
		Tipo de bosque		
Proporción de flores que forman nueces (FPN)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	72,12	75,29	1,77 (0,192)
	Montaña	70,09	70,51	0,09 (0,763)
	F(p)	0,84 (0,366)	5,61 (0,124)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

Al analizar ambas especies dentro del bosque mixto (Tabla 4.4), en términos generales, *N. pumilio* produjo el doble de FM que *N. betuloides*. Al relativizar dichas cantidades a la proporción de área basal de cada especie, estas diferencias no fueron significativas para FM, pero sí para NP. Respecto a las pérdidas, FFV% fue significativamente mayor en *N. betuloides* que en *N. pumilio*, lo cual a su vez derivó en un mayor FPN% en *N. pumilio* respecto a *N. betuloides*. Este análisis demostró que el ciclo tuvo un efecto significativo en todas las variables, evidenciando una alta variación interanual en la producción de flores, pero también en los factores

de pérdida. Se observó interacciones entre todos los factores y para todas las variables (Tabla 4.2.1 para el C1, Tabla 4.2.2 para el ciclo 2 y Tabla 4.2.3 para el C3). Para FM en el C1, presentó diferencias significativas entre ambas especies en la montaña, siendo más alto el valor para *N. betuloides*. En el C2, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones para ambas especies, donde fue más alta en montaña que en costa. En C3, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque y localizaciones. En ambas especies fue más alta en costa que en montaña y entre las especies, fue significativamente mayor para *N. pumilio*. Para FM/AB en el C1, las diferencias fueron significativas entre las especies en la montaña, con valores más altos en *N. betuloides*. En el C2, las diferencias fueron significativas entre las especies en la montaña, con valores más altos para *N. betuloides*. Entre las localizaciones, los valores fueron significativamente más altos en montaña que en costa para ambas especies. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las especies en la costa, cuyos valores en *N. pumilio* son más altos que *N. betuloides*. Entre las localizaciones, contrario a C2, los valores fueron significativamente más altos en costa para ambas especies. Para NP, en el C1, las diferencias fueron significativas entre las especies, y en ambas localizaciones, los valores fueron más altos en *N. betuloides* que *N. pumilio*. En el C2, en la costa, se presentó diferencias significativas entre las especies, donde fue más alto en *N. betuloides* que *N. pumilio*. Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas y valores más altos en la montaña que en la costa. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las especies en la costa, donde se produjo mayor NP de *N. pumilio* que *N. betuloides*. Entre las localizaciones, estas fueron significativamente mayores en costa, solamente para *N. pumilio*. Para NP/AB, en el C1, las diferencias fueron significativas entre las especies, con valores más altos en *N. betuloides* que *N. pumilio*. En el C2, las diferencias fueron significativas entre las especies, con valores más altos en *N. betuloides*. Entre las localizaciones, para ambas especies fue más alto en montaña que en costa. En el C3, se presentó diferencias significativas entre las especies, con valores más altos para *N. pumilio* en la costa y para *N. betuloides* en la montaña. Para ambas especies, fue más alto en la costa. Para FFA, en el C1, las diferencias fueron significativas entre las especies de la costa, donde fue significativamente mayor en *N. pumilio* que *N. betuloides*. Entre las localizaciones para *N. pumilio*, fue significativamente más alta en la costa que montaña. En el C2, las diferencias fueron significativas entre las especies en la montaña, con valores más altos en *N. betuloides*. Entre las localizaciones, para *N. pumilio* fue significativamente más alto en costa que en montaña y para *N. betuloides*, fue significativamente más alto en montaña que en costa. Para el C3, solamente se presentó FFA en *N. pumilio* de la costa. En FFV, en el C1, las diferencias fueron significativas entre las especies para ambas localizaciones, con valores más altos en *N. betuloides*. En el C2, las diferencias fueron significativas entre las especies, donde fue significativamente más alto para *N. betuloides* en la costa, y por el contrario, fue significativamente más alto para *N. pumilio* en la montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las especies para ambas localizaciones (mayor en *N. pumilio*). Sólo para *N. betuloides*, hubo diferencias significativas entre localizaciones (mayor en montaña que en costa). Por último, para FPN, en el C1, las diferencias fueron

significativas entre las especies, en ambas localizaciones, con valores más altos en *N. pumilio* que *N. betuloides*. En el C2, se presentó diferencias significativas entre las especies en la costa (valores más altos para *N. pumilio*). Entre las localizaciones, se presentó diferencias significativas, donde para *N. pumilio* fue más alto el valor en costa y para *N. betuloides* fue en montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las especies (con valores más altos en *N. betuloides* que *N. pumilio*). Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas para *N. betuloides*, con valores más altos en costa que en montaña.

**Tabla 4.4.** ANDEVAs para evaluar las diferencias dentro del bosque mixto en la etapa de floración, de acuerdo a su composición de especies (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña), a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3).

Factor	FM	FM/AB	NP	NP/AB	FFA%	FFV%	FPN%	
A: Especie	<i>N. pumilio</i>	6,14 b	0,15	3,43	0,08 a	4,66	37,70 a	57,10 b
	<i>N. betuloides</i>	3,40 a	0,11	3,68	0,13 b	5,40	53,7 b	40,90 a
	F	11,29	2,54	0,25	9,24	0,49	36,06	156,78
	(p)	(0,001)	(0,115)	0,617	(0,003)	(0,486)	(<0,001)	(<0,001)
B: Localización	Costa	4,32	0,14	2,71 a	0,09	7,00	47,0	46,0
	Montaña	5,22	0,13	4,40 b	0,11	4,40	44,40	51,30
	F	1,22	0,19	11,06	1,07	3,50	0,26	2,87
	(p)	(0,273)	(0,668)	(0,001)	(0,304)	(0,066)	(0,615)	(0,095)
C: Ciclo	C1	1,35 a	0,04 a	1,91 a	0,06 a	9,70 b	66,20 b	24,1 a
	C2	8,18 c	0,21 c	5,66 c	0,15 c	7,20 b	36,40 a	56,4 b
	C3	4,78 b	0,15 b	3,10 b	0,10 b	0,07 a	34,65	65,28 c
	F	35,51	25,82	32,34	19,12	13,47	69,18	32,7
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B	F	9,21	18,01	4,05	8,01	19,05	49,19	1,21
	(p)	(0,003)	(<0,001)	(0,048)	(0,006)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × C	F	16,79	26,95	12,04	19,27	4,07	37,97	8,77
	(p)	(<0,001)	<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(0,019)	(<0,001)	(<0,001)
B × C	F	70,79	55,95	87,17	70,64	4,93	8,39	3,75
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(0,009)	(<0,001)	(0,026)
A × B × C	F	15,34	11,58	6,80	4,52	5,34	34,93	9,97
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,001)	(0,012)	(0,006)	(<0,001)	(<0,001)

FM = Flores masculinas (millones/ha), NP = Nueces potenciales (millones/ha), FFA = Proporción de flores femeninas abscionadas (%), FFV = Proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías (%), FPN% = Proporción de flores que forman nueces (%). Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey p<0,05).

**Tabla 4.4.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.4 en el ciclo 1 (C1) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración

		Especie			
		Flores masculinas (FM)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		1,05	1,29	0,41 (0,524)
	Montaña		1,19 a	1,88 b	4,51 (0,040)
	F(p)		0,21 (0,651)	2,30 (0,138)	
		Especie			
		Flores masculinas/Área basal (FM/AB)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		0,03	0,05	1,96 (0,170)
	Montaña		0,02 a	0,06 b	16,71 (<0,001)
	F(p)		1,64 (0,208)	0,58 (0,449)	
		Especie			
		Nueces potenciales (NP)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		0,81 a	2,68 b	19,07 (<0,001)
	Montaña		0,96 a	3,21 b	15,47 (<0,001)
	F(p)		0,32 (0,573)	0,64 (0,429)	
		Especie			
		Nueces potenciales/Área basal (NP/AB)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		0,02 a	0,11 b	32,91 (<0,001)
	Montaña		0,01 a	0,09 b	24,65 (<0,001)
	F(p)		1,13 (0,295)	0,14 (0,708)	
		Especie			
		Proporción de flores femeninas abscionadas (FFA)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		20,72 bB	5,46 a	4,19 (0,048)
	Montaña		2,47 A	6,94	1,45 (0,237)
	F(p)		6,41 (0,017)	0,10 (0,752)	
		Especie			
		Proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías (FFV)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		48,71 a	80,85 b	11,01 (0,002)
	Montaña		53,95 a	84,14 b	14,96 (<0,001)
	F(p)		0,21 (0,651)	0,35 (0,557)	

Continuación tabla 4.1.1

		Especie		
Proporción de flores que forman nueces (FPN)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	30,57 b	13,69 a	5,73 (0,022)
	Montaña	43,83 b	8,98 a	23,76 (<0,001)
	F(p)	1,81 (0,186)	1,79 (0,189)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.4.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.4 en el ciclo 2 (C2) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración

		Especie		
Flores masculinas (FM)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	2,85 A	2,72 A	0,02 (0,882)
	Montaña	14,08 B	13,07 B	0,48 (0,494)
	F(p)	65,70 (<0,001)	116,09 (<0,001)	

		Especie		
Flores masculinas/Área basal (FM/AB)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,08 A	0,10 A	0,37 (0,547)
	Montaña	0,25 aB	0,41 bB	26,79 (<0,001)
	F(p)	35,35 (<0,001)	88,86 (<0,001)	

		Especie		
Nueces potenciales (NP)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,76 aA	2,02 bA	17,10 (<0,001)
	Montaña	9,46 B	10,41 B	0,31 (0,584)
	F(p)	79,95 (<0,001)	33,42 (<0,001)	

		Especie		
Nueces potenciales/Área basal (NP/AB)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,02 aA	0,08 bA	30,12 (<0,001)
	Montaña	0,17 aB	0,32 bB	11,96 (0,001)
	F(p)	70,87 (<0,001)	31,10 (<0,001)	

		Especie		
Proporción de flores femeninas abscionadas (FFA)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	8,17 B	3,98 A	1,01 (0,322)
	Montaña	1,07 aA	18,25 bB	20,46 (<0,001)
	F(p)	4,64 (0,038)	10,24 (0,003)	

Continuación tabla 4.2.2

		Especie		
Proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías (FFV)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	2,32 aA	82,18 bB	664,79 (<0,001)
	Montaña	35,29 bB	17,84 aA	36,77 (<0,001)
	F(p)	123,19 (<0,001)	459,97 (<0,001)	

		Especie		
Proporción de flores que forman nueces (FPN)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	90,81 bB	13,84 aA	345,61 (<0,001)
	Montaña	63,36 A	63,89 B	0,00 (0,955)
	F(p)	42,99 (<0,001)	5,61 (0,024)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.4.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.4 en el ciclo 3 (C3) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración

		Especie		
Flores masculinas (FM)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	16,89 aB	1,21 bB	16,19 (<0,001)
	Montaña	0,79 bA	0,30 aA	5,87 (0,020)
	F(p)	16,66 (<0,001)	12,35 (0,001)	

		Especie		
Flores masculinas/Área basal (FM/AB)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,52 bB	0,04 aB	15,39 (<0,001)
	Montaña	0,01 A	0,01 A	1,36 (0,251)
	F(p)	17,44 (<0,001)	16,66 (<0,001)	

		Especie		
Nueces potenciales (NP)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	7,72 bB	2,29 a	9,86 (0,003)
	Montaña	0,87 A	1,53	2,38 (0,131)
	F(p)	16,09 (<0,001)	2,33 (0,135)	

		Especie		
Nueces potenciales/Área basal (NP/AB)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,23 bB	0,09 aB	5,94 (0,019)
	Montaña	0,02 aA	0,05 bA	6,13 (0,018)
	F(p)	16,67 (<0,001)	8,18 (0,007)	

Continuación tabla 4.2.3

		Especie		
Proporción de flores femeninas abscionadas (FFA)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,21	0	2,07 (0,158)
	Montaña	0	0	---
	F(p)	2,07 (0,158)	---	

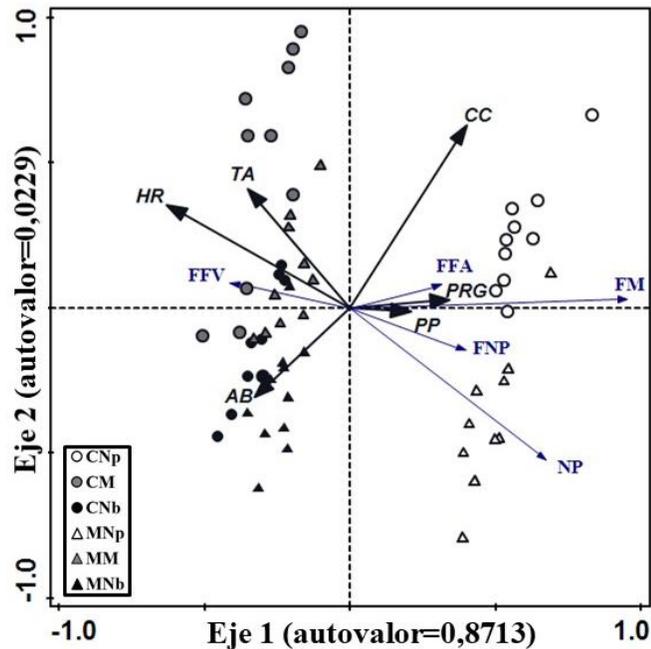
		Especie		
Proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías (FFV)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	37,97 b	27,70 aA	10,78 (0,002)
	Montaña	45,18 b	29,48 aB	4,85 (0,034)
	F(p)	0,93 (0,341)	5,61 (0,024)	

		Especie		
Proporción de flores que forman nueces (FPN)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	61,80 a	75,29 bB	11,26 (0,002)
	Montaña	54,81 a	70,52 bA	4,85 (0,034)
	F(p)	0,88 (0,355)	5,61 (0,024)	

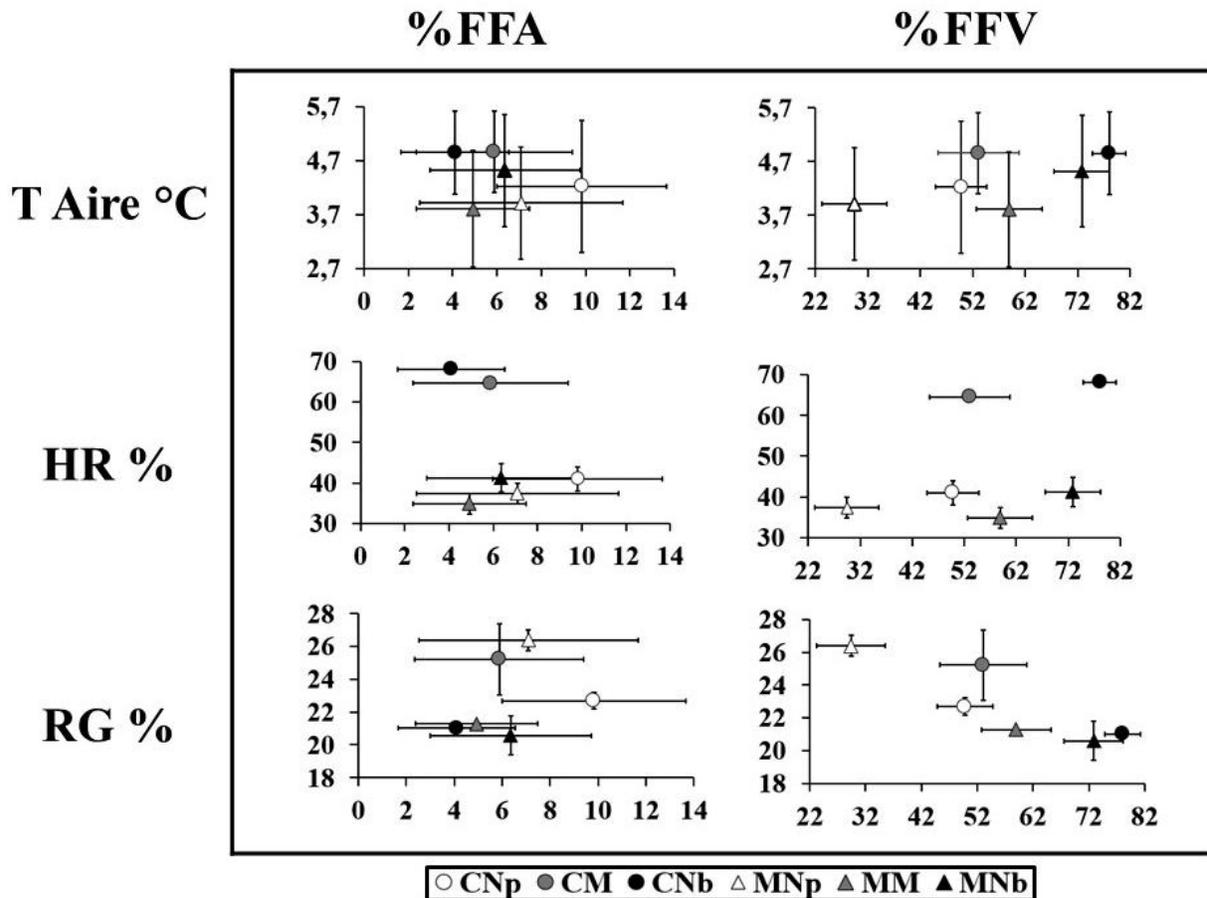
Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

En el análisis de correspondencia canónica RDA (Figura 4.4), las muestras se ordenaron y se agruparon de acuerdo al tipo de bosque y a la localización geográfica. Los ejes explicaron el 88,3% de la varianza ajustada. El eje 1 separó Np de Nb y M, independientemente de la localización geográfica, traccionando fuertemente esta separación los mayores valores de FM y los menores valores de FFV%. Las variables ambientales con mayor significancia en el eje 1 fueron HR (F = 31,1; p = 0,002), y TA (F = 51,0; p = 0,002), que alcanzaron mayores valores en los bosques mixtos de montaña. Por otra parte, el eje 2 fue explicado principalmente por las variables CC (F=12,6; p=0,002), TA (F=51; p=0,002) y AB (F=2,7, p=0,002), que dirigieron la separación entre costa (mayor CC y TA, menor AB) y montaña (menor CC y TA, mayor AB), principalmente para Np y M. El grupo formado por NP presentó menor dispersión, y cierta superposición entre costa y montaña. Las otras variables explicatorias significativas fueron PP (F= 36,1 p=0,002) y PRG= (F=28,7 p= 0,002), más vinculadas al eje 1 pero con poca relevancia respecto a las anteriores.



**Figura 4.4.** Análisis de redundancia (RDA) para explicar la etapa de floración respecto a las variables microclimáticas y edáficas. PRG = Porcentaje de radiación global, PP = Precipitación (mm), CC = Cobertura de dosel (%), TA = Temperatura del aire (°C), HR = Humedad relativa del aire (%), AB = Área basal (m<sup>2</sup>/ha) en rodales predominantemente puros y mixtos de diferentes localizaciones geográficas (CNb= Costa-*N. betuloides*, CNp= Costa-*N. pumilio*, CM= Costa-mixtos, MNb= Montaña-*N. betuloides*, MNp= Montaña-*N. pumilio*, MM= Mixtos-montaña).

En la Figura 4.5, se observaron las relaciones entre los factores de pérdida (FFA% y FFV%) y variables ambientales como TA, HR y PRG, que podrían estar influyendo en la transición de la formación de flor a fruto en los meses donde se presentó el desarrollo de esta etapa (octubre-diciembre). La TA en esos meses fue poco variable (entre 3° y 5°C) y no mostró una relación muy clara en FFA%, ya que los rodales mostraron distintos comportamientos aun siendo de la misma especie y localización en el paisaje. Para FFV% sí se observaron a los rodales más agrupados, siendo más alta la pérdida por FFV% en Nb a pesar de presentar una temperatura levemente más alta que en los demás tipos de bosque. La HR también describió mejor el patrón de agrupamiento en FFV%, pero influyó de forma diferencial entre los bosques de Nb para costa (HR más alta) y montaña (HR más baja). Respecto a PRG, FFA% no presentó un patrón claro entre los rodales, pero sí una tendencia al aumento de FFA% mientras aumenta la PRG.



**Figura 4.5.** Relación entre variables microclimáticas (TA°C = Temperatura del aire, HR% = Humedad Relativa del aire, RG% = Radiación global) durante los meses octubre-diciembre (valores promedio) y los factores de pérdida durante la floración (FFA% = Porcentaje de flores femeninas abscionadas, FFV% = Porcentaje de flores femeninas derivadas en nueces vacías). Las barras corresponden al error estándar de cada variable.

#### 4.5.3 Pre-dispersión y sus principales factores de pérdida analizados

La producción de nueces totales en la pre-dispersión (NPRE) de *N. pumilio* (Tabla 4.5) presentó diferencias significativas entre tipos de bosque, localización geográfica y ciclos. En cambio, no se detectó afectación sobre los factores de pérdida por el tipo de bosque, pero sí fueron influenciados significativamente por la localización, siendo todas las proporciones de pérdidas más elevadas en la costa que en la montaña. Por su parte, el ciclo también tuvo efectos ya que durante C1 se observaron los mayores porcentajes de pérdidas, aunque sólo significativos para NII, NMI y NMA (Tabla 4.5). Al final de la pre-dispersión, estas pérdidas redundaron en un menor NPOS% para la costa que para la montaña; y menor en C1 en comparación con C2 y C3, mientras que Np y M finalizaron la etapa con un NPOS% similar. Se detectaron interacciones entre la localización geográfica y los ciclos para NPRE, NII, NMI, NMA y NPOS, ya que por ejemplo, los sitios de costa tuvieron un mayor NPRE durante el C3 que en C2 (al contrario de lo registrado en la montaña), mientras

que en NPOS%, la interacción se debió a la gran diferencia entre costa y montaña durante C1, respecto de C2 y C3 (Anexo 4-IV). NPRE presentó además interacción entre tipo de bosque y ciclo, mientras que NI solamente presentó interacciones entre el tipo de bosque y la localización geográfica, ya que fueron muy diferentes entre costa y montaña para Np. Ambas se encuentran graficadas en el Anexo 4-IV. Para ver los efectos de forma detallada (Tabla 4.5.1 para el C1, Tabla 4.5.2 para el ciclo 2 y Tabla 4.5.3 para el C3), al abrir las interacciones se detectó para NPRE diferencias significativas en el C2, entre los tipos de bosque tanto en costa como en montaña y entre las localizaciones para cada especie. Cabe destacar que se presentó mayor valor en Np y en ambos tipos de bosque, en la montaña. En el C3, también se presentó diferencias significativas entre las localizaciones, con valores más altos en Np, pero por el contrario, en ambos tipos de bosque, los valores fueron más altos en la costa. Para NI, en el C1, C2 y C3, las diferencias fueron significativas solamente entre localizaciones para Np (más alto en costa). En NII, en el C1, se presentó diferencias significativas entre las localizaciones, donde NII fue nulo en ambos tipos de bosque de la montaña. En el C2 y C3, solo hubo NII en el bosque M de la montaña. Para NMI, en el C1, solamente se observó proporciones de afectación por insectos en ambos tipos de bosque de la costa. En el C2, en los bosques de la costa, se presentó diferencias significativas entre las especies, con valores más altos en M. Entre las localizaciones, los valores fueron significativamente más altos en costa que en montaña. Para NMA, en el C1, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones para Np, con mayor proporción en la montaña que en costa. En el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la montaña (mayor proporción para M respecto a Np). En NPOS, para el C1 y C2, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones para ambos tipos de bosque, con valores más altos en la montaña.

**Tabla 4.5.** ANDEVAs para evaluar los efectos del tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de pre-dispersión para la especie *N. pumilio*, a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3)

Factor		NPRE	NI	NII	NIA	NMI	NMA	NPOS
A: Tipo de Bosque	Np	2,75 b	20,7	2,7	0,4	8,5	5,3	62,4
	M	1,49 a	14,3	2,5	0,8	7,8	4,9	69,7
	F	39,43	3,91	0,00	0,00	0,45	0,03	0,00
	(p)	(<0,001)	(0,052)	(0,885)	(0,721)	(0,505)	(0,872)	(0,983)
B: Localización	Costa	1,90 a	23,4 b	5,0 b	0,0	16,4 b	4,6	50,6 a
	Montaña	2,35 b	12,0 a	0,3 a	1,1	0,3 a	5,6	80,7 b
	F	5,83	9,92	6,00	2,00	30,39	0,11	45,81
	(p)	(0,018)	(0,002)	(0,017)	(0,118)	(<0,001)	(0,741)	(<0,001)
C: Ciclo	C1	0,38 a	24,9	7,3 b	1,6	20,4 b	7,8 b	38,0 a
	C2	3,18 b	14,1	0,1 a	0,1	3,9 a	6,7 b	75,2 b
	C3	2,81 b	13,7	0,3 a	0,0	0,2 a	1,0 a	84,8 b
	F	162,60	0,28	6,40	2,00	9,57	3,48	48,73
	(p)	(<0,001)	(0,735)	(0,013)	(0,214)	(0,001)	(0,044)	(<0,001)
A × B	F	2,37	11,54	0,20	0,00	0,47	0,11	0,96
	(p)	(0,128)	(0,001)	(0,634)	(0,720)	(0,494)	(0,739)	(0,331)
A × C	F	17,92	0,05	0,20	0,00	1,49	0,04	0,35
	(p)	(<0,001)	(0,935)	(0,696)	(0,718)	(0,230)	(0,927)	(0,709)
B × C	F	217,96	0,49	7,30	2,00	10,35	4,58	18,45
	(p)	(<0,001)	(0,597)	(0,008)	(0,214)	(0,001)	(0,018)	(<0,001)
A × B × C	F	1,43	1,79	0,10	0,00	1,22	0,88	0,15
	(p)	(0,243)	(0,174)	(0,818)	(0,718)	(0,285)	(0,395)	(0,857)

NPRE = Nueces totales en la pre-dispersión (millones/ha), NI = Proporción de nueces inmaduras abscionadas (%), NII = Proporción de nueces inmaduras afectadas por insectos (%), NIA = Proporción de nueces inmaduras forrajeadas por aves (%), NMI = Proporción de nueces maduras afectadas por insectos (%), NMA = Proporción de nueces maduras forrajeadas por aves (%), NPOS = Proporción de nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (%). NPRES fueron transformadas antes del análisis, pero no se muestran los datos transformados. Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 4.5.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.5 en el ciclo 1 (C1) para los tipos de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración para la especie *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
Nueces totales en la pre-dispersión (NPRE)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,48	0,37	0,45 (0,507)
	Montaña	0,28	0,39	0,82 (0,370)
	F(p)	1,96 (0,170)	0,03 (0,864)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces inmaduras abscionadas (NI)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	43,50 B	16,22	3,95 (0,060)
	Montaña	10,27 A	24,53	0,94 (0,341)
	F(p)	5,96 (0,023)	0,30 (0,588)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces inmaduras afectadas por insectos (NII)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	13,33 B	15,91 B	0,05 (0,818)
	Montaña	0,00 A	0,00 A	---
	F(p)	2,65 (0,019)	7,01 (0,015)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces maduras afectadas por insectos (NMI)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	39,14 B	52,00 B	0,64 (0,431)
	Montaña	0,00 A	0,00 A	---
	F(p)	13,66 (0,001)	24,54 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces maduras forrajeadas por aves (NMA)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	1,21 A	4,67	2,02 (0,169)
	Montaña	15,00 B	10,07	0,26 (0,614)
	F(p)	5,37 (0,029)	0,37 (0,552)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (NPOS)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	2,86 A	11,11 A	0,76 (0,395)
	Montaña	72,54 B	62,23 B	0,42 (0,523)
	F(p)	58,37 (<0,001)	8,93 (0,007)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.5.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.5 en el ciclo 2 (C2) para los tipos de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración para la especie *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
Nueces totales en la pre-dispersión (NPRE)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	1,12 aA	0,28 aA	21,12 (<0,001)
	Montaña	6,97 bB	4,34 bB	27,20 (<0,001)
	F(p)	296,98 (<0,001)	96,36 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces inmaduras abscionadas (NI)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	26,90 B	17,94	1,02 (0,319)
	Montaña	8,55 A	6,95	0,63 (0,431)
	F(p)	9,98 (0,003)	2,79 (0,104)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces inmaduras afectadas por insectos (NII)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,00	0,00	---
	Montaña	0,00	0,25	1,00 (0,324)
	F(p)	---	0,85 (0,364)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces maduras afectadas por insectos (NMI)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	2,30 a	18,82 bB	4,36 (0,044)
	Montaña	0,55	1,05 A	0,43 (0,517)
	F(p)	1,65 (0,207)	5,17 (0,029)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces maduras forrajeadas por aves (NMA)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	9,25	5,05	0,04 (0,852)
	Montaña	1,25 a	8,06 b	5,74 (0,022)
	F(p)	3,08 (0,087)	0,49 (0,490)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (NPOS)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	61,47 A	55,18 A	0,32 (0,576)
	Montaña	89,44 B	86,39 B	1,38 (0,248)
	F(p)	18,76 (<0,001)	11,78 (0,002)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.5.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.3 en el ciclo 3 (C3) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de floración para la especie *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
Nueces totales en la pre-dispersión (NPRE)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	6,04 bB	3,09 aB	15,58 (<0,001)
	Montaña	1,64 bA	0,46 aA	18,87 (<0,001)
	F(p)	98,21 (<0,001)	16,17 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces inmaduras abscionadas (NI)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	20,65 B	10,35	2,85 (0,099)
	Montaña	9,22 A	10,36	0,04 (0,847)
	F(p)	4,94 (0,033)	0,00 (0,998)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces inmaduras afectadas por insectos (NII)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,00	0,00	---
	Montaña	0,00	7,52	0,95 (0,337)
	F(p)	---	1,05 (0,311)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces maduras afectadas por insectos (NMI)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,55	1,00	2,68 (0,110)
	Montaña	0,72	0,00	1,06 (0,311)
	F(p)	0,05 (0,816)	0,95 (0,336)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces maduras forrajeadas por aves (NMA)		Np	Nb	F(p)
Localización	Costa	1,00	1,25	0,07 (0,786)
	Montaña	1,67	0,37	0,61 (0,442)
	F(p)	0,34 (0,563)	0,28 (0,598)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (NPOS)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	77,83	88,32	2,86 (0,099)
	Montaña	88,57	88,09	0,01 (0,939)
	F(p)	4,18 (0,483)	0,00 (0,975)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

La producción de nueces totales en la pre-dispersión (NPRE) para *N. betuloides* (Tabla 4.6) no varió con el tipo de bosque ni con la localización geográfica, pero sí entre ciclos siendo C2 el de mayor valor, generando una interacción con el paisaje, principalmente con la montaña (Anexo 4-V). En cuanto a los factores de pérdida, NI% presentó diferencias significativas en la localización geográfica (siendo mayor en la costa que en la montaña) y los ciclos, ya que C2 tuvo mayores pérdidas por NI% que C1 y C3. Por otra parte, C1 tuvo mayores pérdidas para NMI% que C2 y C3. Esto derivó en un mayor NPOS% durante C3 comparado con C1 y C2. Otras interacciones detectadas ocurrieron para NMI% entre tipo de bosque × localización, y entre localización × ciclo, principalmente por C1 en la montaña. En NMA% se observó una interacción entre localización × ciclo, donde en C1 y C3 fue mayor en la costa y en C2 mayor en la montaña. NPOS% presentó interacción entre tipo de bosque × localización, debido a que fue mayor en C1 de la costa y en C2 y C3 en la montaña (Anexo 4-V). Las interacciones a detalle (Tabla 4.6.1 para el C1, Tabla 4.6.2 para el ciclo 2 y Tabla 4.6.3 para el C3) fueron detectadas en algunas de las variables para todos los ciclos. Para NPRE, en el C1, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque en la costa (mayor cantidad en Nb). Entre las localizaciones, sólo fueron significativas para Nb, mayor en costa que en montaña. En el C2, para ambos tipos de bosque, se presentaron diferencias significativas entre las localizaciones (mayor en montaña). En el C3, se observó diferencias significativas entre los tipos de bosque de la costa (mayor para Nb y entre localizaciones, mayor en costa que en montaña sólo para Nb). Para NMI, en el C1, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la montaña (mayor en Nb que M). Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas para Nb (mayor en montaña que en costa). En el C2, se presentó diferencias significativas entre los tipos de bosque de la costa (mayor en M). Entre las localizaciones, estas diferencias se observaron para M (mayor en costa que en montaña). En el C3, sólo se presentó NMI en el bosque Nb de la costa. Por último, para NPOS, en el C1, las diferencias fueron significativas entre tipos de bosque (mayor en Nb en la costa y mayor en M en la montaña). En el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la costa, donde en Nb fue mayor que en M. Entre las localizaciones, en M se presentó diferencias significativas con valores más altos en montaña que en costa. En C3, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones para Nb (mayor en montaña que en costa).

**Tabla 4.6.** ANDEVAs para evaluar los efectos del tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de pre-dispersión para la especie *N. betuloides*, a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3).

Factor		NPRE	NI	NII	NIA	NMI	NMA	NPOS
A: Tipo de bosque	Nb	0,97	7,09	1,00	0,70	8,08	8,07	75,06
	M	0,64	11,56	0,80	0,00	7,46	11,36	68,82
	F	3,22	1,16	0,08	1,42	0,46	0,22	1,58
	(p)	(0,077)	(0,289)	(0,775)	(0,241)	(0,502)	(0,644)	(0,217)
B: Localización	Costa	0,65 a	15,11 b	1,60	0,00	5,22	10,39	67,68
	Montaña	0,95 b	2,96 a	0,37	0,74	11,13	8,44	76,36
	F	3,97	6,74	1,11	1,42	3,20	0,30	3,43
	(p)	(0,050)	(0,014)	(0,300)	(0,241)	(0,083)	(0,588)	(0,073)
C: Ciclo	C1	0,56 a	5,33 ab	3,05	1,05	19,62 b	13,05	57,9 a
	C2	1,28 b	19,64 b	0,00	0,00	3,95 a	4,97	71,44 ab
	C3	0,60 a	1,89 a	0,00	0,00	0,13 a	9,37	88,61 b
	F	17,93	4,72	3,21	1,42	16,08	1,74	9,03
	(p)	(<0,001)	(0,012)	(0,047)	(0,248)	(<0,001)	(0,184)	(<0,001)
A × B	F	3,33	0,07	0,20	1,42	10,19	1,06	12,97
	(p)	(0,072)	(0,800)	(0,656)	(0,241)	(0,003)	(0,310)	(0,001)
A × C	F	0,33	0,12	0,08	1,42	1,96	1,35	0,07
	(p)	(0,721)	(0,888)	(0,920)	(0,248)	(0,149)	(0,267)	(0,936)
B × C	F	52,10	3,08	1,11	1,42	7,34	2,82	5,22
	(p)	(<0,001)	(0,052)	(0,336)	(0,248)	(0,001)	(0,067)	(0,008)
A × B × C	F	2,09	0,07	0,20	1,42	6,69	1,99	4,32
	(p)	(0,127)	(0,934)	(0,817)	(0,248)	(0,002)	(0,145)	(0,017)

NPRE = Nueces totales en la pre-dispersión (millones/ha), NI = Proporción de nueces inmaduras abscionadas (%), NII = Proporción de nueces inmaduras afectadas por insectos (%), NIA = Proporción de nueces inmaduras forrajeadas por aves (%), NMI = Proporción de nueces maduras afectadas por insectos (%), NMA = Proporción de nueces maduras forrajeadas por aves (%), NPOS = Proporción de nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (%). NI y NII fueron transformadas antes del análisis, pero no se muestran los datos transformados. Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 4.6.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.6 en el ciclo 1 (C1) para los tipos de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de pre-dispersión para la especie *N. betuloides*

		Tipo de bosque		
Nueces totales en la pre-dispersión (NPRES)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	1,21 bB	0,34 a	10,80 (0,002)
	Montaña	0,22 A	0,38	2,17 (0,149)
	F(p)	14,59 (<0,001)	0,12 (0,735)	

		Tipo de bosque		
Proporción de nueces maduras afectadas por insectos (NMI)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	6,5 A	26,62	3,80 (0,061)
	Montaña	67,90 bB	24,31 a	7,12 (0,014)
	F(p)	32,57 (<0,001)	0,02 (0,882)	

		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (NPOS)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	84,22 bB	31,38 a	20,64 (<0,001)
	Montaña	19,36 aA	59,31 b	5,64 (0,027)
	F(p)	32,88 (<0,001)	2,82 (0,106)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.6.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.6 en el ciclo 2 (C2) para los tipos de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de pre-dispersión para la especie *N. betuloides*

		Tipo de bosque		
Nueces totales en la pre-dispersión (NPRES)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	0,38 A	0,23 A	2,65 (0,112)
	Montaña	2,42 B	2,01 B	0,42 (0,522)
	F(p)	14,99 (<0,001)	23,26 (<0,001)	

		Tipo de bosque		
Proporción de nueces maduras afectadas por insectos (NMI)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	1,33 a	21,88 bB	4,69 (0,039)
	Montaña	6,53	0,33 A	1,18 (0,285)
	F(p)	0,66 (0,422)	6,33 (0,017)	

Continuación tabla 4.6.2

		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (NPOS)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	76,76 b	44,79 aA	4,33 (0,046)
	Montaña	75,55	85,39 B	2,02 (0,164)
	F(p)	0,01 (0,919)	13,37 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.5.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.3 en el ciclo 3 (C3) para los tipos de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de pre-dispersión para la especie *N. betuloides*

		Tipo de bosque		
Nueces totales en la pre-dispersión (NPRES)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	1,28 bB	0,48 a	5,25 (0,028)
	Montaña	0,30 A	0,29	0,02 (0,894)
	F(p)	7,93 (0,008)	3,20 (0,082)	

		Tipo de bosque		
Proporción de nueces maduras afectadas por insectos (NMI)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	0,31	0,00	1,13 (0,296)
	Montaña	0,00	0,00	---
	F(p)	0,62 (0,440)	---	

		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (NPOS)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	84,08 A	79,26	0,28 (0,598)
	Montaña	100,00 B	93,33	2,25 (0,151)
	F(p)	8,59 (0,007)	1,68 (0,207)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

En el análisis para M (Tabla 4.7), se observó que NPRES fue significativamente diferente entre *N. pumilio* y *N. betuloides*, pero los porcentajes de pérdidas fueron similares entre ambas especies, así como también las nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión. La localización geográfica tuvo efecto significativo para NPRES, NII%, NMI% y NPOS%, siendo mayores las pérdidas en costa que en montaña. Esto derivó significativamente en un mayor NPOS% para la montaña que para la costa. Por otro lado, las diferencias interanuales también fueron marcadas, ya que al igual que en los otros bosques, NPRES fue significativamente menor en C1 que C2 y C3. En cuanto a los factores de pérdidas, NII%, NMI% y NMA% fueron afectados por los ciclos en el bosque mixto, ya que C1 tuvo mayor proporción de estas pérdidas que C2 y C3. Esto derivó

significativamente en un menor NPOS% en C1 que en C2 y C3. Cabe mencionar que *N. pumilio* generó interacciones significativas principalmente en NPRE respecto del ciclo, ya que Np superó a M en el C2 y C3. La localización geográfica y el ciclo presentaron interacciones en NPRE y NII%, por su comportamiento diferente tanto en los sitios de montaña en C2 y los sitios de costa durante C3 en NPRE, mientras que en NII% fue mayor en costa para C1 y C2 respecto a la montaña (Anexo 4-VI). Las interacciones triples fueron observadas solo en NPRE. Las interacciones a detalle (Tabla 4.6.1 para el C1, Tabla 4.6.2 para el ciclo 2 y Tabla 4.6.3 para el C3) fueron detectadas en algunas de las variables para todos los ciclos. En NPRE para el C2, las diferencias fueron significativas entre las especies en la montaña (mayor en *N. pumilio*). Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas para ambas especies, donde fue mayor en montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las especies en la costa (mayor para *N. pumilio*). Entre las localizaciones, sólo se presentó para *N. pumilio*, donde fue mayor en costa que en montaña. En NII, para el C1, sólo se presentó esta proporción en la costa en ambas especies. En el C2, sólo se presentó en *N. pumilio* de la montaña y en *N. betuloides* de la costa.

**Tabla 4.7.** ANDEVAs para evaluar las diferencias en el bosque mixto para en la etapa de pre-dispersión, de acuerdo a su composición de especies (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña), a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3)

Factor		NPRE	NI	NII	NIA	NMI	NMA	NPOS
A: Especie	<i>N. pumilio</i>	1,49 b	14,3	2,46	0,76	7,82	4,95	69,73
	<i>N. betuloides</i>	0,64 a	11,56	0,80	0,00	7,46	11,36	68,82
	F	22,28	0,45	3,37	0,62	0,94	2,35	0,02
	(p)	(<0,001)	(0,508)	(0,074)	(0,437)	(0,339)	(0,133)	(0,901)
B: Localización	Costa	0,80 a	17,85	3,71 b	0,00	16,08 b	9,09	53,27 a
	Montaña	1,39 b	9,75	0,27 a	0,70	2,39 a	6,30	80,60 b
	F	10,32	2,31	7,83	0,62	16,61	0,39	22,07
	(p)	(0,002)	(0,137)	(0,008)	(0,437)	(<0,001)	(0,536)	(<0,001)
C: Ciclo	C1	0,38 a	14,81	4,61 b	1,11	16,77 b	12,65 b	50,17 a
	C2	1,75 c	14,97	0,12 a	0,12	6,14 a	4,10 a	74,55 b
	C3	1,11 b	8,77	0,35 a	0,00	0,05 a	4,62 a	86,21 b
	F	32,16	1,59	8,32	0,44	10,54	3,20	15,24
	(p)	(<0,001)	(0,211)	(0,001)	(0,645)	(<0,001)	(0,046)	(<0,001)
A × B	F	0,20	1,08	2,19	0,62	6,24	1,00	0,23
	(p)	0,659	(0,305)	(0,148)	(0,437)	(0,070)	(0,323)	(0,635)
A × C	F	9,07	1,41	2,46	0,44	0,23	1,43	1,26
	(p)	(<0,001)	(0,251)	(0,092)	(0,645)	(0,793)	(0,246)	(0,290)

Continuación tabla 4.7

B × C	F	86,50	2,18	9,38	0,44	4,04	0,58	3,14
	(p)	(<0,001)	(0,120)	(<0,001)	(0,645)	(0,052)	(0,561)	(0,051)
A × B × C	F	21,35	0,11	3,05	0,44	3,43	1,78	2,11
	(p)	(<0,001)	(0,893)	(0,053)	(0,645)	(0,058)	(0,176)	(0,129)

NPRES = Nueces totales en la pre-dispersión (millones/ha), NI = Proporción de nueces inmaduras abscionadas (%), NII = Proporción de nueces inmaduras afectadas por insectos (%), NIA = Proporción de nueces inmaduras forrajeadas por aves (%), NMI = Proporción de nueces maduras afectadas por insectos (%), NMA = Proporción de nueces maduras forrajeadas por aves (%), NPOS = Proporción de nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (%). Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 4.7.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.7 en el ciclo 1 (C1) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de pre-dispersión

		Tipo de bosque			
		Nueces totales en la pre-dispersión (NPRES)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		0,37	0,34	0,06 (0,814)
	Montaña		0,39	0,38	0,02 (0,902)
	F(p)		0,03 (0,864)	0,12 (0,735)	
		Tipo de bosque			
		Proporción de nueces inmaduras afectadas por insectos (NII)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		15,91 B	3,52	2,93 (0,103)
	Montaña		0,00 A	0,00	---
	F(p)		7,01 (0,015)	1,75 (0,198)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.6.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.7 en el ciclo 2 (C2) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de pre-dispersión

		Tipo de bosque			
		Nueces totales en la pre-dispersión (NPRES)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		0,28 A	0,23 A	0,39 (0,537)
	Montaña		4,34 bB	2,01 aB	18,01 (<0,001)
	F(p)		96,13 (<0,001)	23,26 (<0,001)	
		Tipo de bosque			
		Proporción de nueces inmaduras afectadas por insectos (NII)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		0,00	6,25	1,06 (0,310)
	Montaña		0,25	0,00	0,90 (0,349)
	F(p)		0,85 (0,364)	1,13 (0,296)	

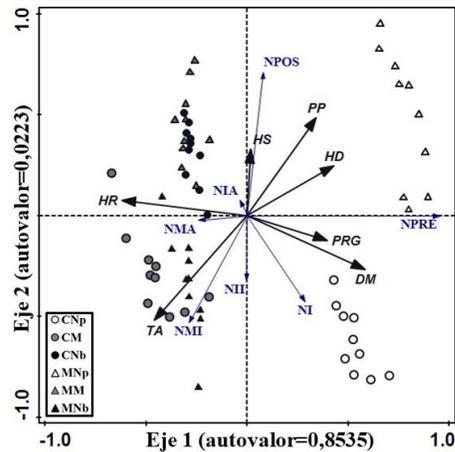
Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.5.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.3 en el ciclo 3 (C3) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de pre-dispersión

		Tipo de bosque		
Nueces totales en la pre-dispersión (NPRE)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	3,09 bB	0,49 a	15,77 (<0,001)
	Montaña	0,46 A	0,29	2,35 (0,134)
	F(p)	16,17 (<0,001)	3,20 (0,082)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces inmaduras afectadas por insectos (NII)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,00	0,00	---
	Montaña	0,75	0,00	0,52 (0,478)
	F(p)	1,05 (0,311)	---	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

El análisis de redundancia RDA (Figura 4.6), las muestras se ordenaron y se agruparon de acuerdo al tipo de bosque y localización geográfica. Los ejes explicaron el 86,2% de la varianza ajustada. Al igual que en la etapa de floración (Figura 4.4), el eje 1 separó Np de Nb y M, y el eje 2 separó las localizaciones geográficas. Las variables respuesta que dirigieron la separación fueron NPRE en el eje 1, que aumentó hacia donde se ubicó Np, y NPOS%, NI%, NII% y NMI% en el eje 2. De estas últimas, NPOS aumentó hacia la parte superior del gráfico, donde se ubicaron Np y M de montaña, mientras que las pérdidas por insectos y por abscisión de nueces aumentaron hacia la parte inferior del gráfico, donde se ubicaron Np y M de costa. Es interesante destacar el comportamiento inverso de Nb, que presentó mayor NPOS en costa (hacia arriba del gráfico) y mayor afectación por insectos y abscisión de nueces en montaña. Las variables ambientales con más significancia en el eje 1 fueron: HR (F = 28,3; p = 0,002), TA (F = 42,5; p = 0,002), PRG (F = 10,4; p = 0,002), DM (F = 0,6; p = 0,002) y HD (F = 9,7; p = 0,002). En el eje 2, influyeron más PP (F = 84,9; p = 0,002), TA, DM y HS (F= 1,0; p = 0,002).



**Figura 4.6.** Análisis de redundancia (RDA) para explicar la etapa de pre-dispersión respecto a las variables microclimáticas y de estructura forestal. Los códigos de las variables respuesta (en azul) se presentan en la Tabla 4.1). Los códigos de las variables explicatorias corresponden a las analizadas en los Capítulos 2 y 3: PP = Precipitación (mm), TA = Temperatura del aire (°C), HR = Humedad relativa del aire (%), HS = Humedad del suelo, HD = Altura dominante (m), DM = Diámetro cuadrático medio, PRG = Porcentaje de radiación global. CNb= Costa-*N. betuloides*, CNp= Costa-*N. pumilio*, CM= Costa-mixto, MNb= Montaña-*N. betuloides*, MNp= Montaña-*N. pumilio*, MM= Montaña-mixto.

#### 4.5.4 Post-dispersión y sus principales factores de pérdida analizados

En la etapa post-dispersión para *N. pumilio* (Tabla 4.8), el tipo de bosque tuvo un efecto significativo sobre NLL ya que el valor para Np fue el doble que para M. Además, la pérdida durante la estratificación fue mayor en Np que en M. La localización geográfica, tuvo un efecto significativo sobre NLL, siendo mayor el valor en la montaña que en la costa, y sobre las pérdidas por NV%, donde la montaña tuvo mayores pérdidas que la costa. Esto derivó en una diferencia significativa de NV%, ya que ésta fue mayor en la costa que en la montaña. La variabilidad interanual fue significativa en todas las variables: si bien NLL fue menor durante C1 que en C2 y C3, las proporciones de pérdidas fueron mayores en C2 y C3 lo cual derivó en un mayor NV% para C1 que para C2 y C3. Se detectaron interacciones significativas entre la localización geográfica y el ciclo, ya que los sitios de costa tuvieron un mayor NLL y mayores porcentajes de pérdidas durante C3 que en C2 (al contrario de lo registrado en la montaña), y también debido a que NV% en los mixtos de la montaña fue contrario (mayor) al resto de los tratamientos (Anexo 4-VII). Las interacciones a detalle (Tabla 4.8.1 para el C1, Tabla 4.8.2 para el ciclo 2 y Tabla 4.8.3 para el C3) fueron detectadas en algunas de las variables para todos los ciclos. Para NLL, en el C1, las diferencias son significativas entre las localizaciones para ambos tipos de bosque (valores más altos en montaña). En el C2, las diferencias son significativas entre los tipos de bosque (mayor en Np que en M), y significativamente mayor en la montaña. En el C3, las diferencias son significativas entre las localizaciones (mayor en Np que en M), pero al contrario que el C2, son significativamente mayores en costa. Para NF, en el C1, las diferencias son significativas entre las localizaciones para ambas especies (mayor en montaña). En el C2, las diferencias son significativas entre los tipos de bosque para montaña (valores más altos en M). Entre las localizaciones, las diferencias son significativas para M, donde es mayor en montaña

que en costa. En el C3, las diferencias son significativas entre los tipos de bosque (valores más altos en Np). Entre las localizaciones, las diferencias son significativas para M, donde es mayor en costa que en montaña. Para NNG, en el C1, sólo se produjo en Np de la montaña. En el C2, las diferencias son significativas entre las localizaciones, con valores más altos en montaña que en costa para ambos tipos de bosque. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones para Np, cuyo valor fue más alto en montaña que en costa. Para NE, en el C1, sólo se presentó en la costa para ambos tipos de bosque. En el C2, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones para Np (valores más altos en montaña que en costa). En el C3, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque para ambas localizaciones, sólo con proporciones encontradas para Np en la costa y para M en la montaña.

**Tabla 4.8.** ANDEVAs para evaluar los efectos del tipo de bosque (Np y M) y localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de post-dispersión para la especie *N. pumilio*, a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3)

Factor		NLL	NF	NNG	NE	NV
A: Tipo de bosque	Np	2,17 b	12,85	7,55	1,01 b	78,7
	M	1,21 a	13,60	7,17	0,75 a	78,1
	F	53,42	0,45	0,30	5,00	0,03
	(p)	(<0,001)	(0,503)	(0,599)	0,022	(0,870)
B: Localización	Costa	1,34 a	12,32	3,74 a	0,84	83,3 b
	Montaña	2,04 b	14,12	10,98 b	0,95	74,2 a
	F	28,28	2,62	53,90	1,00	26,90
	(p)	(<0,001)	(0,109)	(<0,001)	(0,234)	(<0,001)
C: Ciclo	C1	0,13 a	3,69 a	0,64 a	0,04 a	95,2 c
	C2	2,66 c	11,09 b	11,20 b	1,88 b	76,2 b
	C3	2,28 b	24,89 c	10,24 b	0,72 b	65,3 a
	F	152,39	141,76	47,60	54,00	102,40
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B	F	2,35	3,00	0,20	14,00	0,95
	(p)	0,129	(0,088)	(0,635)	(<0,001)	(0,334)
A × C	F	15,08	13,58	0,20	1,00	5,81
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,831)	(0,374)	(0,004)
B × C	F	273,53	14,27	15,80	5,00	14,49
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(0,006)	(<0,001)
A × B × C	F	9,73	12,22	0,50	13,00	4,86
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,607)	(<0,001)	(0,009)

NLL = Cantidad de nueces maduras exitosas (llenas) durante la dispersión (millones/ha), NF = Proporción de nueces llenas forrajeadas por roedores y aves durante la post-dispersión (%), NNG = Proporción de nueces llenas que no germinarán (%), NE = Proporción de nueces llenas perdidas por fallas en la estratificación (%), NV = Proporción de nueces maduras exitosas al final del ciclo (%). NNG y NE fueron transformadas antes del análisis, pero no se muestran los datos transformados. Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 4.8.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.8 en el ciclo 1 (C1) para los tipos de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de post-dispersión para la especie *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
Cantidad de nueces maduras exitosas (llenas) durante la dispersión (NLL)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,02 A	0,02 A	0,00 (1,000)
	Montaña	0,20 B	0,27 B	0,57 (0,454)
	F(p)	10,69 (0,002)	12,46 (0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas forrajeadas por roedores y aves durante la post-dispersión (NF)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,06 A	1,38 A	1,92 (0,174)
	Montaña	6,87 B	6,45 B	0,03 (0,866)
	F(p)	12,70 (0,001)	7,63 (0,009)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas que no germinarán (NNG)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,00	0,00	---
	Montaña	2,56	0,00	4,39 (0,043)
	F(p)	4,39 (0,043)	---	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas perdidas por fallas en la estratificación (NE)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,07	0,09	0,06 (0,807)
	Montaña	0,00	0,00	---
	F(p)	1,00 (0,324)	2,11 (0,154)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces maduras exitosas al final del ciclo (NV)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	99,87	98,26	2,12 (0,154)
	Montaña	87,43	93,21	3,11 (0,234)
	F(p)	22,48 (<0,001)	6,10 (0,019)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.8.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.8 en el ciclo 2 (C2) para el tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de post-dispersión para la especie *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
Cantidad de nueces maduras exitosas (llenas) durante la dispersión (NLL)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,61 bA	0,13 aA	32,74 (<0,001)
	Montaña	6,16 bB	3,72 aB	38,85 (<0,001)
	F(p)	886,57 (<0,001)	102,49 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas forrajeadas por roedores y aves durante la post-dispersión (NF)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	6,43	10,19 A	1,86 (0,181)
	Montaña	8,19 a	19,53 bB	114,47 (<0,001)
	F(p)	3,96 (0,054)	10,97 (0,002)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas que no germinarán (NNG)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	4,25 A	3,63 A	0,07 (0,796)
	Montaña	17,89 B	19,04 B	0,26 (0,615)
	F(p)	65,37 (<0,001)	30,28 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas perdidas por fallas en la estratificación (NE)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	1,62 A	1,34	0,23 (0,635)
	Montaña	2,60 B	1,94	2,97 (0,093)
	F(p)	17,05 (<0,001)	0,81 (0,373)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces maduras exitosas al final del ciclo (NV)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	87,69 B	84,03 B	0,58 (0,453)
	Montaña	71,32 bA	59,49 aA	14,25 (<0,001)
	F(p)	46,54 (<0,001)	21,84 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.8.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.8 en el ciclo 3 (C3) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de post-dispersión para la especie *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
Cantidad de nueces maduras exitosas (llenas) durante la dispersión (NLL)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	4,52 bB	2,74 aB	8,78 (0,005)
	Montaña	1,48 bA	0,38 aA	18,51 (<0,001)
	F(p)	97,04 (<0,001)	16,67 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas forrajeadas por roedores y aves durante la post-dispersión (NF)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	26,45	29,40 B	0,57 (0,454)
	Montaña	29,08 b	14,62 aA	20,86 (<0,001)
	F(p)	0,60 (0,445)	15,99 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas que no germinarán (NNG)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	6,94 A	7,65	0,12 (0,732)
	Montaña	13,69 B	12,69	0,05 (0,822)
	F(p)	8,21 (0,007)	1,39 (0,246)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas perdidas por fallas en la estratificación (NE)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	1,75 bB	0,00 aA	55,67 (<0,001)
	Montaña	0,00 aA	1,13 bB	11,70 (0,002)
	F(p)	55,67 (<0,001)	11,70 (0,002)	
		Tipo de bosque		
Proporción de nueces maduras exitosas al final del ciclo (NV)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	64,86	62,94	0,21 (0,649)
	Montaña	54,97	71,55	3,16 (0,085)
	F(p)	4,31 (0,005)	2,35 (0,134)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

En la etapa de post-dispersión para *N. betuloides* (Tabla 4.9), el tipo de bosque sólo tuvo un efecto significativo sobre NLL, ya que fue mayor en Nb que en M. En cuanto a la localización geográfica, también presentó diferencias significativas NLL donde fue mayor en montaña que costa. Además, se detectaron diferencias significativas en las pérdidas por NE%, la cual fue más del doble en la montaña que en la costa. Sin embargo, la variabilidad interanual fue significativa en casi todas las variables de esta etapa, en C1 tuvo el valor

de NLL, fue mayor en C2 y luego disminuyó en C3. En consecuencia, las proporciones de pérdida fueron más bajas durante este ciclo, lo cual derivó en una mayor proporción NV% para C1 que para C2 y C3. Se detectaron interacciones significativas entre la localización geográfica y el ciclo, ya que los sitios de costa tuvieron un mayor NLL y NNG% durante C3 que en C2 (al contrario de lo registrado en la montaña). También debido a que la proporción de pérdida por NE% durante C2 y C3 fue menor en costa que en montaña (Anexo 4-VIII). Las interacciones a detalle (Tabla 4.9.1 para el C1, Tabla 4.9.2 para el ciclo 2 y Tabla 4.9.3 para el C3) fueron detectadas en algunas de las variables para todos los ciclos. Para NLL, en el C1, se presentó diferencias significativas entre los tipos de bosque de ambas localizaciones, con valores más altos en Nb de la costa y valores más altos en M de la montaña. En el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la costa (valores más altos en M). Entre las localizaciones, para ambas especies, las diferencias fueron significativas y con valores más altos en montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque en la costa (valores más altos en Nb). En NE, para el C1, sólo se presentó en el bosque M de la costa. En el C2, las diferencias fueron significativas para los tipos de bosque en la costa (valor más alto en Np) y entre las localizaciones, fue más alto en montaña para ambos tipos de bosque. En C3, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones, donde fue más alta para ambos tipos de bosque en la montaña.

**Tabla 4.9.** ANDEVAs para evaluar los efectos del tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de post-dispersión para la especie *N. betuloides*, a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3).

Factor		NLL	NF	NNG	NE	NV
A: Tipo de bosque	Nb	1,19 b	2,16	3,73	1,72	92,39
	M	0,79 a	2,55	4,74	1,65	91,06
	F	12,34	2,29	1,89	1,14	1,35
	(p)	(0,001)	(0,139)	(0,178)	(0,294)	(0,259)
B: Localización	Costa	0,67 a	2,58	3,72	0,96 a	92,74
	Montaña	1,39 b	2,10	4,80	2,50 b	90,60
	F	33,70	2,76	1,75	56,40	0,79
	(p)	(<0,001)	(0,106)	(0,195)	(<0,001)	(0,385)
C: Ciclo	C1	0,67 a	0,34 a	3,17 a	0,01 a	96,48 b
	C2	1,67 b	1,96 b	5,92 b	2,84 c	89,28 a
	C3	0,66 a	4,76 c	3,61 ab	2,21 b	89,42 a
	F	42,22	68,60	4,76	77,45	13,30
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,012)	(<0,001)	(0,010)
A × B	F	4,77	4,08	7,17	1,44	2,46
	(p)	(0,056)	(0,051)	(0,011)	(0,239)	(0,133)
A × C	F	0,07	0,95	0,95	1,06	0,59
	(p)	(0,933)	(0,390)	(0,393)	(0,353)	(0,560)

Continuación tabla 4.9

B × C	F	101,18	1,89	3,77	21,09	1,02
	(p)	(<0,001)	(0,159)	(0,028)	(<0,001)	(0,370)
A × B × C	F	5,85	0,79	0,38	0,87	0,68
	(p)	(0,004)	(0,456)	(0,685)	(0,425)	(0,511)

NLL = Cantidad de nueces maduras exitosas (llenas) durante la dispersión (millones/ha), NF = Proporción de nueces llenas forrajeadas por roedores y aves durante la post-dispersión (%), NNG = Proporción de nueces llenas que no germinarán (%), NE = Proporción de nueces llenas perdidas por fallas en la estratificación (%), NV = Proporción de nueces maduras exitosas al final del ciclo (%). NE fue transformada antes del análisis, pero no se muestran los datos transformados. Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 4.9.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.9 en el ciclo 1 (C1) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de post-dispersión para la especie *N. betuloides*

Tipo de bosque				
Localización	Cantidad de nueces maduras exitosas (llenas) durante la dispersión (NLL)	Nb	M	F(p)
		Costa	1,13 bB	0,21 a
	Montaña	0,11 aA	0,40 b	5,44 (0,029)
	F(p)	9,36 (0,005)	2,27 (0,145)	
Tipo de bosque				
Localización	Proporción de nueces llenas que no germinarán (NNG)	Nb	M	F(p)
	Costa	3,98	2,51	0,91 (0,351)
	Montaña	3,46	4,84	0,32 (0,581)
	F(p)	0,07 (0,794)	1,49 (0,243)	
Tipo de bosque				
Localización	Proporción de nueces llenas perdidas por fallas en la estratificación (NE)	Nb	M	F(p)
	Costa	0,00 a	0,07 bB	29,16 (<0,001)
	Montaña	0,00	0,00 A	---
	F(p)	---	11,23 (0,006)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.9.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.9 en el ciclo 2 (C2) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de post-dispersión para la especie *N. betuloides*

Tipo de bosque				
Localización	Cantidad de nueces maduras exitosas (llenas) durante la dispersión (NLL)	Nb	M	F(p)
		Costa	0,43 bA	0,17 aA
	Montaña	2,22 B	1,95 B	0,24 (0,625)
	F(p)	14,02 (0,001)	23,89 (<0,001)	

Continuación tabla 4.9.2

		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas que no germinarán (NNG)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	4,89	5,61	0,07 (0,799)
	Montaña	6,72	8,32	0,76 (0,391)
	F(p)	0,78 (0,386)	1,18 (0,287)	

		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas perdidas por fallas en la estratificación (NE)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	2,89 bA	1,59 aB	6,04 (0,024)
	Montaña	4,39 B	3,67 A	1,99 (0,167)
	F(p)	7,91 (0,009)	9,07 (0,006)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.9.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.9 en el ciclo 3 (C3) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de post-dispersión para la especie *N. betuloides*

		Tipo de bosque		
Cantidad de nueces maduras exitosas (llenadas) durante la dispersión (NLL)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	1,17 b	0,42 a	8,79 (0,006)
	Montaña	0,61	0,43	1,84 (0,191)
	F(p)	2,77 (0,109)	0,03 (0,872)	

		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas que no germinarán (NNG)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	4,62	2,96	1,01 (0,323)
	Montaña	1,11	4,59	4,15 (0,057)
	F(p)	4,20 (0,051)	0,77 (0,389)	

		Tipo de bosque		
Proporción de nueces llenas perdidas por fallas en la estratificación (NE)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	1,63 A	2,26 A	1,63 (0,211)
	Montaña	2,58 B	3,88 B	0,85 (0,367)
	F(p)	4,44 (0,045)	5,30 (0,029)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

En la etapa de post-dispersión para el bosque mixto (Tabla 4.10), el tipo de bosque sólo tuvo un efecto significativo sobre NLL, NF% donde fueron mayor en *N. pumilio* que *N. betuloides* y en NE% y NV%, donde

fueron mayores en *N. betuloides* que *N. pumilio*. De acuerdo a la localización geográfica, la montaña fue significativamente más alta en NLL, NNG% y NE% que en costa. Todas las variables fueron significativas entre los ciclos, donde fueron menores las pérdidas y mayor NV en el C1, que en el C2 y C3. Se detectaron interacciones significativas entre la composición de especies × ciclo, observándose que fue mayor en el C2 y C3 para *N. pumilio* en NLL y NNG%, mientras que sucedió lo contrario en NE% y NV% para *N. betuloides*. Se detectaron, además, interacciones significativas en todas las variables entre localización × ciclo, ya que la montaña presentó mayor NLL, NF%, NNG%, NE% en el C2, contrario a la costa. En NV% la interacción ocurrió debido a que fue mayor en el C1 y C2 en la costa y en el C3 en la montaña (Anexo 4-IX). Las interacciones triples ocurrieron en todas las variables a excepción de NNG%. Las interacciones a detalle (Tabla 4.10.1 para el C1, Tabla 4.10.2 para el ciclo 2 y Tabla 4.10.3 para el C3) fueron detectadas en todas las variables para todos los ciclos. Para NLL en el C1, se observó diferencias significativas entre las especies para la costa (mayor en *N. pumilio*), y entre las localizaciones, sólo para *N. pumilio* (mayor en montaña). En el C2, las diferencias fueron significativas entre las especies de la montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las especies en la costa (valores más altos en *N. pumilio*). Entre las localizaciones, las diferencias sólo fueron significativas para *N. pumilio*, con valores más altos en la costa. En NF, en el C1, las diferencias fueron significativas entre las especies en la montaña (valores más altos en *N. pumilio*). Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas para ambas especies, donde los valores fueron más altos en montaña. En el C2, las diferencias fueron significativas entre las especies, siendo mayor para montaña que en costa. Entre las localizaciones, estas diferencias se observaron para *N. pumilio*, cuyo valor fue más alto en la montaña que en costa. En el C3, los valores fueron significativamente más altos en *N. betuloides*, tanto en costa como en montaña. En NNG, para el C1, sólo se presentó en *N. betuloides*. En el C2, las diferencias fueron significativas entre las especies en la montaña, cuyo valor fue más alto en *N. pumilio*. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las especies en la costa, cuyo máximo valor fue para *N. pumilio*. En NE, en el C2, las diferencias son significativas entre las especies en la montaña, cuyo valor más alto se presentó en *N. betuloides* en dicha localización. En el C3, se presentó diferencias significativas entre las especies en ambas localizaciones, cuyos valores más altos fue para *N. betuloides* en la montaña. Por último, para NV, en el C1, las diferencias son significativas entre las especies de la montaña, donde fue más alto para *N. betuloides*. Sin embargo, entre las localizaciones, los valores más altos para ambas especies fueron en la costa. Para NV, en el C2, las diferencias fueron significativas entre las especies, cuyos valores fueron más altos para la *N. betuloides*. Entre las localizaciones, estos fueron más altos en la costa que en montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las especies, cuyos valores fueron más altos en *N. betuloides*. Para ambas especies, los valores de montaña fueron significativamente más altos.

**Tabla 4.10.** ANDEVAs para evaluar las diferencias dentro del bosque mixto en la etapa de post-dispersión, de acuerdo a su composición de especies (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña), a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3)

Factor		NLL	NF	NNG	NE	NV
A: Tipo de bosque	<i>N. pumilio</i>	1,21 b	13,60 b	7,17	0,75 a	78,70 a
	<i>N. betuloides</i>	0,79 a	2,55 a	4,74	1,65 b	91,06 b
	F	23,94	68,86	4,09	19,13	17,82
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,050)	(<0,001)	(<0,001)
B: Localización	Costa	0,73 a	10,19	3,58 a	0,55 a	85,68
	Montaña	1,41 b	9,89	9,09 b	1,52 b	79,50
	F	1,03	0,00	15,43	37,18	3,70
	(p)	(0,316)	(0,997)	(<0,001)	(<0,001)	(0,061)
C: Ciclo	C1	0,22 a	2,77 a	0,97 a	0,04 a	96,22 b
	C2	1,83 c	10,76 b	10,07 b	1,98 c	77,19 a
	C3	1,17 b	16,59 c	8,12 b	1,11 b	74,18 a
	F	5,25	31,70	11,51	32,48	17,26
	(p)	(0,007)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B	F	1,08	0,01	2,44	10,77	0,54
	(p)	(0,303)	(0,929)	(0,124)	(0,052)	(0,466)
A × C	F	4,89	11,06	4,25	4,98	4,53
	(p)	(0,010)	(0,051)	(0,017)	(0,008)	(0,014)
B × C	F	12,75	10,67	4,17	8,71	3,59
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,018)	(<0,001)	(0,032)
A × B × C	F	12,72	9,25	1,67	3,32	3,24
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,193)	(0,040)	(0,044)

NLL = Cantidad de nueces maduras exitosas (llenas) durante la dispersión (millones/ha), NF = Proporción de nueces llenas forrajeadas por roedores y aves durante la post-dispersión (%), NNG = Proporción de nueces llenas que no germinarán (%), NE = Proporción de nueces llenas perdidas por fallas en la estratificación (%), NV = Proporción de nueces maduras exitosas al final del ciclo (%). Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 4.10.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.10 en el ciclo 1 (C1) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de post-dispersión

		Especie		
Cantidad de nueces maduras exitosas (llenas) durante la dispersión (NLL)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,02 aA	0,21 b	10,37 (0,003)
	Montaña	0,27 B	0,40	1,16 (0,290)
	F(p)	12,46 (0,001)	2,27 (0,145)	
		Especie		
Proporción de nueces llenas forrajeadas por roedores y aves durante la post-dispersión (NF)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	1,38 A	0,44	0,34 (0,568)
	Montaña	6,45 bB	0,56 a	6,19 (0,019)
	F(p)	7,63 (0,009)	0,56 (0,468)	
		Especie		
Proporción de nueces llenas que no germinarán (NNG)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,00 a	2,51 b	9,20 (0,006)
	Montaña	0,00 a	4,83 b	35,32 (<0,001)
	F(p)	---	1,49 (0,243)	
		Especie		
Proporción de nueces llenas perdidas por fallas en la estratificación (NE)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,09	0,07	0,05 (0,822)
	Montaña	0,00	0,00	---
	F(p)	2,11 (0,154)	14,74 (0,202)	
		Especie		
Proporción de nueces maduras exitosas al final del ciclo (NV)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	98,26 B	98,94	0,28 (0,599)
	Montaña	93,21 aA	95,57 b	5,92 (0,019)
	F(p)	6,10 (0,018)	1,75 (0,194)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.10.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.10 en el ciclo 2 (C2) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de post-dispersión

		Especie		
Cantidad de nueces maduras exitosas (llenas) durante la dispersión (NLL)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,13 A	0,17 A	0,31 (0,579)
	Montaña	3,72 bB	1,95 aB	13,08 (0,001)
	F(p)	102,49 (<0,001)	23,89 (<0,001)	
		Especie		
Proporción de nueces llenas forrajeadas por roedores y aves durante la post-dispersión (NF)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	10,19 A	3,38	2,79 (0,106)
	Montaña	19,53 bB	2,39 a	292,34 (<0,001)
	F(p)	10,97 (0,002)	1,36 (0,254)	
		Especie		
Proporción de nueces llenas que no germinarán (NNG)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	3,63 A	5,62	0,31 (0,580)
	Montaña	19,04 bB	8,32 a	21,79 (<0,001)
	F(p)	30,28 (<0,001)	1,18 (0,287)	
		Especie		
Proporción de nueces llenas perdidas por fallas en la estratificación (NE)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	1,34	1,59 A	0,09 (0,770)
	Montaña	1,94 a	3,57 bB	8,77 (0,005)
	F(p)	0,81 (0,373)	8,69 (0,007)	
		Especie		
Proporción de nueces maduras exitosas al final del ciclo (NV)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	84,03 aB	94,97 bB	4,70 (0,037)
	Montaña	59,49 aA	87,14 bA	71,74 (<0,001)
	F(p)	21,84 (<0,001)	7,83 (0,008)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

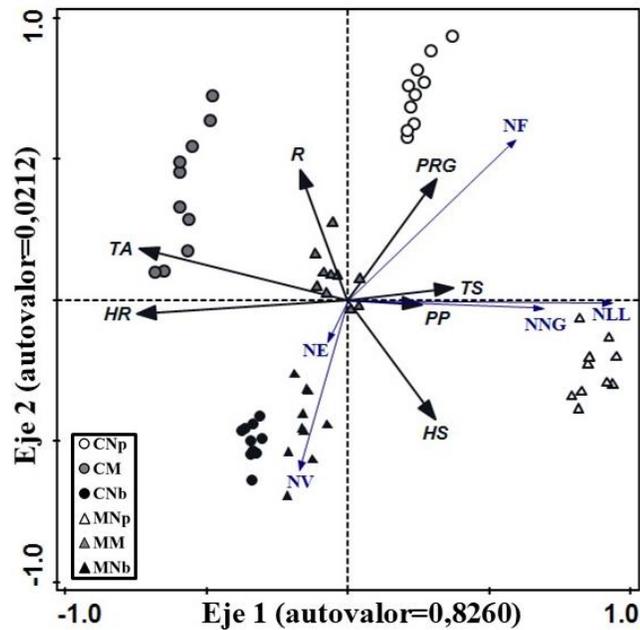
**Tabla 4.8.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.10 en el ciclo 3 (C3) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la etapa de post-dispersión

		Especie		
Cantidad de nueces maduras exitosas (llenas) durante la dispersión (NLL)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	2,74 bB	0,42 a	14,47 (<0,001)
	Montaña	0,38 A	0,44	0,31 (0,583)
	F(p)	16,67 (<0,001)	0,03 (0,872)	
		Especie		
Proporción de nueces llenas forrajeadas por roedores y aves durante la post-dispersión (NF)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	29,40 bB	6,94 a	35,74 (<0,001)
	Montaña	14,62 bA	5,01 a	17,90 (<0,001)
	F(p)	15,99 (<0,001)	1,91 (0,179)	
		Especie		
Proporción de nueces llenas que no germinarán (NNG)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	7,66 b	2,96 a	4,44 (0,042)
	Montaña	12,69	4,59	2,07 (0,161)
	F(p)	1,39 (0,246)	0,77 (0,389)	
		Especie		
Proporción de nueces llenas perdidas por fallas en la estratificación (NE)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,00 aA	2,26 b	29,15 (<0,001)
	Montaña	1,13 aB	3,27 b	12,15 (0,002)
	F(p)	11,70 (0,002)	1,91 (0,179)	
		Especie		
Proporción de nueces maduras exitosas al final del ciclo (NV)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	62,94 a	89,66 b	46,92 (<0,001)
	Montaña	71,55 a	92,42 b	16,20 (<0,001)
	F(p)	2,35 (0,134)	1,01 (0,321)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

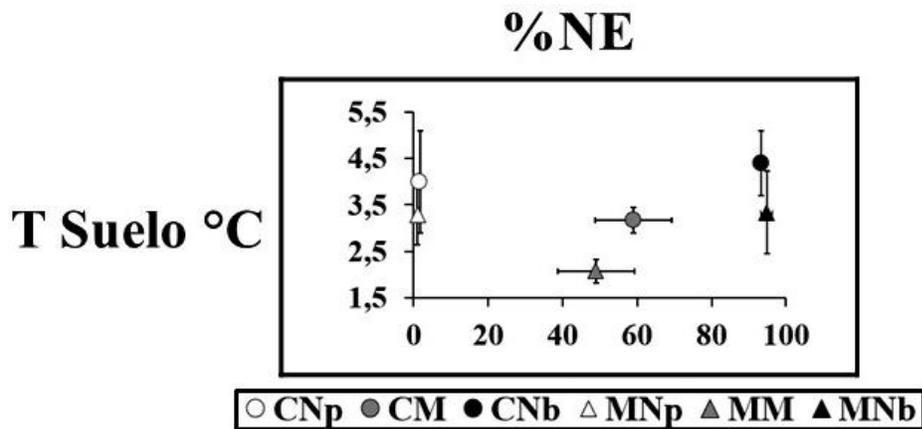
El análisis de redundancia RDA (Figura 4.7), las muestras se ordenaron y se agruparon de acuerdo al tipo de bosque y localización geográfica. Los ejes explicaron el 82,9% de la varianza ajustada. A diferencia de las etapas de floración y pre-dispersión, el eje 1 diferenció a los tipos de bosque y localización geográfica. Esta separación tuvo una influencia significativa de TA (F = 3,6; p = 0,002) y HR (F = 49,6; p = 0,002) hacia la izquierda del gráfico (mayores valores en M y Nb de la costa) y de PRG (F = 2,8; p = 0,05), TS (F = 3,1; P

=0,042), PP (F = 107; p=0,002) y HS (F= 2,7; p=0,05) hacia la derecha (mayores valores hacia Np de la montaña), donde se ubicaron NF%, NNG% y NLL%. El eje 2 separó a los dos M y Np de costa hacia arriba, explicados por R (F = 0,2; p =0,05) y PRG y Np de montaña hacia abajo, donde se ubicaron NE% y NV% (donde se dedujo que a mayor NV%, menor NF% se presentó), explicados por HS. Los grupos menos dispersos fueron los de Nb a pesar de diferenciarse entre costa y montaña, y los más dispersos fueron los de Np entre costa y montaña.



**Figura 4.7.** Análisis de correspondencia canónica (RDA) para explicar la etapa de post-dispersión respecto a las variables microclimáticas y edáficas. PP=Precipitación (mm), PRG= Porcentaje de radiación global (%), TA= Temperatura del aire (°C), HR=Humedad relativa (%), R= Resistencia a la penetración (Newton/m<sup>2</sup>), HS= Humedad de suelo (%), TS= Temperatura de suelo (°C) en rodales predominantemente puros y mixtos de diferentes localizaciones geográficas (CNb= Costa-*N. betuloides*, CNp= Costa-*N. pumilio*, CM= Costa-mixtos, MNb= Montaña-*N. betuloides*, MNp= Montaña-*N. pumilio*, MM= Mixtos-montaña).

En la figura 4.8 se mostró una clara separación de las pérdidas por estratificación entre los rodales de costa y montaña, a través de la relación con la temperatura de suelo. Los suelos de costa fueron más cálidos que los de montaña. Las pérdidas para cada tipo de bosque se asociaron, independiente de las temperaturas, donde las mayores pérdidas por NE% fueron para los rodales de Nb y las menores para los rodales de NP. Dentro de los bosques mixtos se evaluó a nivel de rodal no diferenciando entre especies (promedio de las pérdidas para cada especie). Como las tendencias a las pérdidas fueron similares a los rodales de Np y Nb, los rodales M se ubicaron de forma intermedia de acuerdo a la pérdida por NE%.



**Figura 4.8.** Relación entre la temperatura media del suelo (TS°C) en el período entre junio y octubre y las pérdidas por estratificación de las nueces (promedio de los tres ciclos), considerando cada tipo de bosque y la localización geográfica.

#### 4.5.5 Aspectos particulares de la producción interanual de nueces y hojarasca

De acuerdo a los ANDEVAs realizados analizando los valores totales de biomasa media anual (Anexo 4-X y Tabla 4.11), la producción anual de hojarasca presentó diferencias significativas, ocurriendo el valor más alto en Np, casi el doble que en Nb, con un valor intermedio en M. Además, estas diferencias fueron significativas en la localización, mayor en costa que en montaña y entre los ciclos (C1 > C2 > C3). La biomasa anual correspondiente a líquenes, hemiparásitas y hongos (“otros”), tuvo una variación similar a la hojarasca, aunque con interacciones entre tipo de bosque y localización geográfica, las cuales se representó gráficamente en el Anexo 4-XI. Las interacciones a detalle (Tabla 4.11.1 para el C1, Tabla 4.11.2 para el ciclo 2 y Tabla 4.11.3 para el C3) fueron detectadas para “Otros” en todos los ciclos. En el C1, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque en la costa, cuyo valor más alto se presentó en Np. Entre las localizaciones, se presentaron diferencias significativas en ambas en Np y M, cuyos valores fueron más altos en la costa. En el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque, cuyos valores más altos fueron para Np. Entre las localizaciones y para Np y M, los valores más altos se presentaron en la costa, contrario en la montaña para Nb. En el C3, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque, donde los valores más altos se presentaron en Np. Entre las localizaciones, estos valores fueron más altos en la costa.

**Tabla 4.11.** ANDEVAs para evaluar las diferencias de la caída de biomasa anual (Kg/ha) de los componentes no reproductivos y reproductivos para cada tipo de bosque (Np, M, Nb), localización geográfica (costa y montaña) a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3)

Factor		Hojarasca	Otros
A: Tipo de bosque	Np	3094,23 b	25,75 b
	M	2437,37 ab	6,00 a
	Nb	1602,27 a	4,00 a
	F	6,64	21,00
	(p)	(0,030)	(<0,001)
B: Localización	Costa	2810,06 b	18,56 b
	Montaña	1945,86 a	5,00 a
	F	6,63	19,00
	(p)	(0,042)	(<0,001)
C: Ciclo	C1	2583,80 b	14,63
	C2	2343,27 ab	10,00
	C3	2206,79 a	11,00
	F	4,21	3,02
	(p)	(0,041)	(0,054)
A × B	F	1,02	11,00
	(p)	(0,415)	(<0,001)
A × C	F	0,23	0,00
	(p)	(0,916)	(0,892)
B × C	F	3,12	1,00
	(p)	(0,081)	(0,254)
A × B × C	F	0,15	0,37
	(p)	(0,959)	(0,832)

Hojarasca= hojas, ramas y misceláneas, Otros= líquenes del género *Usnea*, hemiparásitas del género *Misodendrum* y hongos. Las letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 4.11.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.11 en el ciclo 1 (C1) para los tres tipos de bosque (Np, M, Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la variable Otros

		Especie				
		Otros	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	49,55 cB	14,19 bB	6,11 a		9,07 (0,001)
	Montaña	9,38 A	1,81 a	6,74		2,67 (0,089)
	F(p)	11,13 (0,004)	6,58 (0,021)	0,02 (0,900)		

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.11.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.11 en el ciclo 2 (C2) para los tres tipos de bosque (Np, M, Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la variable Otros

		Especie				
		Otros	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	37,75 bB	9,72 aB	0,84 aB		11,47 (<0,001)
	Montaña	7,21 bA	1,85 aA	3,07 aA		11,36 (<0,001)
	F(p)	10,42 (0,005)	6,99 (0,018)	6,38 (0,023)		

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.11.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.11 en el ciclo 3 (C3) para los tres tipos de bosque (Np, M, Nb) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la variable Otros

		Especie				
		Otros	Np	M	Nb	F(p)
Localización	Costa	39,54 bB	7,39 aB	1,98 a		12,26 (<0,001)
	Montaña	11,05 bA	1,61 aA	2,92 a		14,26 (<0,001)
	F(p)	8,27 (0,011)	6,37 (0,023)	0,29 (0,600)		

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

En cuanto a la producción total de nueces maduras (NTA) de *N. pumilio*, se presentaron diferencias significativas por tipo de bosque, ya que Np duplicó la producción de M (Tabla 4.12). A su vez, se presentaron diferencias significativas para la producción de nueces maduras relativizadas al área basal que ocupa la especie en cada tipo de. El peso de las nueces maduras también fue diferente, tanto el valor total por ha y por área basal. En cuanto a la localización geográfica, también tuvo un efecto significativo sobre NTA, ya que la montaña tuvo una mayor producción que los de costa, al igual que el PT en montaña que en costa. No se observaron diferencias de ambas variables cuando fueron relativizadas al área basal de la especie en cada localización geográfica. Por otro lado, tanto la producción total de nueces maduras (NTA y NTA/AB) y el peso (PT y PT/AB), mostraron una significativa variabilidad interanual, ya que durante C1 la cantidad fue extremadamente

pobre, respecto a C2 que fue el año de mayor producción y a C3. Las interacciones fueron dadas principalmente por el ciclo, tanto con el tipo de bosque como con la localización geográfica (por ejemplo, por la notoria diferencia en el C2, donde fue mayor la producción en la montaña y se invierte en el C3, donde fue mayor la producción en la costa) (Anexo 4-XII). Las interacciones a detalle (Tabla 4.12.1 para el C1, Tabla 4.12.2 para el C2 y Tabla 4.12.3 para el C3) fueron detectadas en todas las variables para cada los ciclos. Para NTA en el C1, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la costa, donde el valor más alto fue para Np. Entre las localizaciones, las diferencias se presentaron solo en M, cuyo valor fue más alto fue en montaña. En el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de ambas localizaciones, con valores más altos en Np. Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas para ambos tipos de bosque, cuyos valores fueron más altos en montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque para ambas localizaciones, donde los valores más altos fueron para Np y M de la costa. En el NTA/AB, en el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque en ambas localizaciones, cuyos valores fueron más altos en Np que M. Entre las localizaciones, los valores fueron más altos fue para ambos tipos de bosque en la montaña. En el C3, se presentó diferencias significativas entre los tipos de bosque de la montaña, con valores más altos para Np. Entre las localizaciones, ambos tipos de bosque presentaron diferencias significativas donde fue más alto en costa que en montaña. En PT, en el C1 las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la costa, con valores más altos en Np que M. Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas para M, donde fue mayor en montaña que en costa. En el C2, las diferencias significativas entre los tipos de bosque, donde fue significativamente mayor en Np. Entre las localizaciones, para ambas especies, fue mayor en montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque, donde fue mayor en Np en ambas localizaciones. Entre las localizaciones, para ambos tipos de bosque, los valores fueron más altos en la costa. Para PT/AB, en el C1, las diferencias fueron significativas para M entre las localizaciones, cuyo valor fue más alto en montaña que en costa. En el C2 y C3, la variación fue significativa entre los tipos de bosque de la montaña, donde fue más alto para Np. En costa se observó para ambos tipos de bosque, valores significativamente más altos, respecto a montaña.

**Tabla 4.12.** ANDEVAs para evaluar los efectos del tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) en la cantidad de nueces llenas promedio anual para la especie *N. pumilio*, a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3).

Factor		NTA	NTA/AB	PT	PT/AB
A: Tipo de bosque	Np	6,4 b	0,10 b	117,1 b	1,80 b
	M	3,1 a	0,07 a	54,1 a	1,26 a
	F	63,00	7,20	74,2	8,11
	(p)	(<0,001)	(0,009)	(<0,001)	(0,006)
B: Localización	Costa	4,1 a	0,08	77,7 a	1,51
	Montaña	5,4 b	0,09	93,4 b	1,55
	F	9,9	0,80	4,60	0,04
	(p)	(0,002)	(0,374)	(0,034)	(0,839)
C: Ciclo	C1	0,6 a	0,01 a	7,1 a	0,12 a
	C2	7,7 c	0,13 b	134,4 b	2,25 b
	C3	5,9 b	0,12 b	115,2 b	2,21 b
	F	104,2	56,15	117,2	63,76
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B	F	1,90	8,64	0,90	7,28
	(p)	(0,168)	0,004	(0,348)	0,009
A × C	F	17,7	9,33	19,5	7,49
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(0,001)
B × C	F	185,90	113,11	212,4	121,53
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B × C	F	13,1	3,30	25,1	5,05
	(p)	(<0,001)	(0,039)	(<0,001)	(0,008)

NTA= Producción de nueces llenas total anual (millones/ha), NTA/AB= Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (millones/m<sup>2</sup>), PT= Peso total anual (kg/ha), PT/AB= Peso total anual relativizadas al área basal (kg/m<sup>2</sup>). Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey p<0,05).

**Tabla 4.12.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.12 en el ciclo 1 (C1) para el tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la cantidad de nueces llenas promedio anual en *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
Localización	Producción de nueces llenas total anual (NTA)	Np	M	F(p)
		Costa	0,67 b	0,27 aA
	Montaña	0,56	0,81 B	1,15 (0,290)
	F(p)	0,33 (0,568)	8,88 (0,005)	

Continuación tabla 4.12.1

		Tipo de bosque		
	Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (NTA/AB)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,01	0,007	1,08 (0,306)
	Montaña	0,01	0,01	1,43 (0,239)
	F(p)	0,02 (0,893)	3,90 (0,055)	
		Tipo de bosque		
	Peso total anual (PT)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	6,18 b	2,57 aA	8,23 (0,007)
	Montaña	8,00	11,45 B	1,22 (0,277)
	F(p)	0,56 (0,458)	14,48 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
	Peso total anual relativizadas al área basal (PT/AB)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,09	0,06 A	0,86 (0,359)
	Montaña	0,14	0,20 B	1,51 (0,226)
	F(p)	1,16 (0,288)	9,40 (<0,004)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.12.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.12 en el ciclo 2 (C2) para el tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la cantidad de nueces llenas promedio anual en *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
	Producción de nueces llenas total anual (NTA)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	3,18 bA	0,56 aA	98,17 (<0,001)
	Montaña	18,44 bB	8,73 aB	46,28 (<0,001)
	F(p)	176,94 (<0,001)	84,49 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
	Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (NTA/AB)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,05 bA	0,01 aA	36,89 (<0,001)
	Montaña	0,29 bB	0,15 aB	31,86 (<0,001)
	F(p)	140,77 (<0,001)	77,95 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
	Peso total anual (PT)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	47,72 bA	15,52 aA	11,59 (0,002)
	Montaña	328,43 bB	146,02 aB	53,12 (<0,001)
	F(p)	213,99 (<0,001)	48,99 (<0,001)	

Continuación tabla 4.12.2

		Tipo de bosque		
	Peso total anual relativizadas al área basal (PT/AB)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,68 A	0,45 A	0,67 (0,418)
	Montaña	5,32 bB	2,55 aB	37,67 (<0,001)
	F(p)	171,61 (<0,001)	28,95 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.12.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.12 en el ciclo 3 (C3) para el tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la cantidad de nueces llenas promedio anual en *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
	Producción de nueces llenas total anual (NTA)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	12,44 bB	7,32 aB	6,67 (0,014)
	Montaña	2,95 bA	0,79 aA	26,62 (<0,001)
	F(p)	58,76 (<0,001)	16,52 (<0,001)	

		Tipo de bosque		
	Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (NTA/AB)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,18 B	0,22 B	0,58 (0,453)
	Montaña	0,05 bA	0,01 aA	23,51 (<0,001)
	F(p)	44,69 (<0,001)	17,04 (<0,001)	

		Tipo de bosque		
	Peso total anual (PT)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	263,33 bB	130,91 aB	15,62 (<0,001)
	Montaña	48,73 bA	18,03 aA	11,88 (0,001)
	F(p)	115,73 (<0,001)	15,85 (<0,001)	

		Tipo de bosque		
	Peso total anual relativizadas al área basal (PT/AB)	Np	M	F(p)
Localización	Costa	3,81 B	3,96 B	0,03 (0,866)
	Montaña	0,76 bA	0,32 aA	9,75 (0,003)
	F(p)	83,14 (<0,001)	17,07 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

En cuanto a la producción de nueces maduras para *N. betuloides* (Tabla 4.13), se observaron diferencias significativas en NTA entre Nb y M. Pero dicho resultado fue opuesto cuando se relativizó la producción de nueces maduras al área basal de la especie en cada bosque. M produjeron casi el doble de nueces maduras por

área basal que Nb. De la misma manera ocurrió con el peso de las nueces maduras: aunque PT fue similar entre Nb y M, dicho valor relativizado al área basal en M duplicó los valores de Nb. Para esta especie también se presentó variabilidad interanual ya que C3 fue el peor año de nueces maduras para *N. betuloides*, mientras que en *N. pumilio* fue en C1. El C2 fue el mejor para ambas especies. Las interacciones se registraron principalmente para localización geográfica × ciclo (por ejemplo, notoria diferencia en el C2, donde fue mayor la producción en la montaña y se invierte en el C3, donde fue mayor la producción en la costa) (Anexo 4-XIII). Las interacciones a detalle (Tabla 4.13.1 para el C1, Tabla 4.13.2 para el C2 y Tabla 4.13.3 para el C3) fueron detectadas todas las variables para todos los ciclos. Para NTA, en el C1, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque en ambas localizaciones, donde para Nb fue más alta la producción en costa y en M en montaña. En el C2, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones, donde fue más alta la producción en montaña que en costa. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones, donde fue más alta en Nb de la costa, y a su vez, significativamente más alta la producción respecto a montaña. Para NTA/AB en el C1, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la montaña, donde con valores más altos de producción en M respecto a Nb. Entre las localizaciones, estas diferencias se pudieron observar para Nb, donde el valor más alto de producción fue en costa. En el C2, las diferencias significativas se encontraron entre los tipos de bosque (valores más altos en M) y entre las localizaciones, cuyo valor de producción fue más alto en montaña que en costa. En el C3, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque para la costa (valores de producción más altos en M que Nb). Asimismo, las diferencias fueron significativas entre ambas localizaciones, donde fue más alta la producción en costa para ambos tipos de bosque. En PT, para el C1, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque en la costa (mayor en Nb). Entre las localizaciones, el peso total fue significativamente más alto en ambos bosques de montaña. En el C2 y C3, las diferencias fueron significativas entre ambos tipos de bosque de la costa (más alto en Nb). Entre las localizaciones, para Nb fue significativamente más alto en costa. En PT/AB, para el C1, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la montaña (valor más alto en M). Entre las localizaciones, fue más alto para Nb en la costa. En el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque (más alto en M), y entre las localizaciones, estas diferencias fueron significativas para ambos tipos de bosque, cuyos valores más altos fue en montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la montaña (valores más altos en M). Entre las localizaciones, fue más alto para Nb de la costa.

**Tabla 4.13.** ANDEVAs para evaluar los efectos del tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) en la producción de nueces maduras promedio anual para la especie *N. betuloides*, a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3)

Factor		NTA	NTA/AB	PT	PT/AB
A: Tipo de bosque	Nb	4,75 b	0,06 a	6,94	0,08 a
	M	3,21 a	0,11 b	4,77	0,16 b
	F	4,74	18,10	5,11	20,41
	(p)	(0,032)	(<0,001)	(0,205)	(<0,001)
B: Localización	Costa	3,32	0,07	5,24	0,11
	Montaña	4,64	0,09	6,47	0,13
	F	3,54	3,25	1,64	1,03
	(p)	(0,064)	(0,075)	(0,205)	(0,314)
C: Ciclo	C1	3,31 a	0,07 a	5,80 b	0,12 b
	C2	5,95 b	0,12 b	7,69 c	0,16 c
	C3	2,68 a	0,06 a	4,08 a	0,09 a
	F	19,79	26,70	12,28	14,32
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B	F	2,11	4,39	3,28	3,76
	(p)	(0,151)	(0,040)	(0,074)	(0,056)
A × C	F	0,17	8,18	0,13	3,56
	(p)	(0,842)	(<0,001)	(0,882)	(0,051)
B × C	F	53,89	57,97	40,95	39,95
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(0,001)
A × B × C	F	5,43	4,89	5,50	3,05
	(p)	(0,005)	(0,009)	(0,005)	(0,050)

NTA= Producción de nueces maduras total anual (millones/ha), NTA/AB= Producción de nueces maduras anual relativizadas al área basal (millones/m<sup>2</sup>), PT= Peso total anual (kg/ha), PT/AB= Peso total anual relativizadas al área basal (kg/m<sup>2</sup>). Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey p<0,05).

**Tabla 4.13.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.13 en el ciclo 1 (C1) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la cantidad de nueces llenas promedio anual en *N. betuloides*

		Tipo de bosque		
Producción de nueces llenas total anual (NTA)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	6,08	2,16	17,61 (<0,001)
	Montaña	1,57	2,70	4,62 (0,038)
	F(p)	22,24 (<0,001)	1,10 (0,302)	
		Tipo de bosque		
Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (NTA/AB)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	0,08	0,09	0,01 (0,915)
	Montaña	0,02	0,08	24,16 (<0,001)
	F(p)	26,00 (<0,001)	0,05 (0,829)	
		Tipo de bosque		
Peso total anual (PT)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	10,71	3,91	14,71 (0,001)
	Montaña	3,48	5,09	4,95 (0,032)
	F(p)	16,86 (<0,001)	2,46 (0,125)	
		Tipo de bosque		
Peso total anual relativizadas al área basal (PT/AB)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,13	0,16	0,83 (0,367)
	Montaña	0,04	0,16	41,70 (<0,001)
	F(p)	20,68 (<0,001)	0,00 (0,970)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.13.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.13 en el ciclo 2 (C2) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la cantidad de nueces llenas promedio anual en *N. betulooides*

		Tipo de bosque		
Producción de nueces llenas total anual (NTA)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	2,19	1,78	1,85 (0,182)
	Montaña	10,88	8,96	0,47 (0,496)
	F(p)	13,16 (<0,001)	24,66 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (NTA/AB)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	0,03	0,07	24,62 (<0,001)
	Montaña	0,12	0,27	9,73 (0,004)
	F(p)	12,07 (0,001)	21,97 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Peso total anual (PT)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	3,93	2,63	8,75 (0,005)
	Montaña	13,36	10,83	0,54 (0,466)
	F(p)	11,11 (0,002)	16,92 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Peso total anual relativizadas al área basal (PT/AB)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	0,05	0,11	18,80 (<0,001)
	Montaña	0,15	0,33	7,72 (0,008)
	F(p)	9,72 (0,004)	13,41 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.13.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.13 en el ciclo 3 (C3) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la cantidad de nueces llenas promedio anual en *N. betuloides*

		Tipo de bosque		
Producción de nueces llenas total anual (NTA)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	4,79	2,17	6,30 (0,017)
	Montaña	2,26	1,49	1,27 (0,267)
	F(p)	4,94 (0,032)	1,88 (0,178)	
		Tipo de bosque		
Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (NTA/AB)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,06	0,09	3,42 (0,072)
	Montaña	0,02	0,04	2,30 (0,138)
	F(p)	6,62 (0,014)	7,17 (0,011)	
		Tipo de bosque		
Peso total anual (PT)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	6,96	3,31	4,53 (0,039)
	Montaña	3,22	2,84	0,15 (0,702)
	F(p)	4,26 (0,046)	0,33 (0,566)	
		Tipo de bosque		
Peso total anual relativizadas al área basal (PT/AB)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,09	0,14	3,49 (0,069)
	Montaña	0,04	0,09	5,35 (0,026)
	F(p)	5,57 (0,023)	3,68 (0,063)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

Al analizar la producción de nueces maduras de cada especie en el bosque mixto (Tabla 4.14) la cantidad de nueces maduras entre *N. pumilio* y *N. betuloides* sólo varió significativamente para NTA/AB, ya que la producción de nueces maduras por área basal de *N. betuloides* fue mayor que la de *N. pumilio*. Como era de esperar, *N. pumilio* tuvo un PT significativamente mayor que *N. betuloides*, debido a su mayor tamaño de nueces maduras la primera que la segunda (Figuras 4.9 y 4.10). Lo mismo ocurrió con los valores relativizados al área basal, ya que también fue mayor para *N. pumilio* que para *N. betuloides*. La localización geográfica sólo afectó la NTA ya que el valor para los sitios de montaña fue mayor que en los sitios de costa. Al igual que lo descrito anteriormente, en M también se registró una marcada variabilidad interanual en la producción en cantidad y en biomasa de semillas, siendo menor en el C1<C3<C2. Al igual que en los análisis para cada especie, ocurrió una interacción para NTA/AB por especie y localización geográfica, donde fue mayor para *N. betuloides* en la montaña y mayor para *N. pumilio* en la costa. De acuerdo a NTA y NTA/AB,

las interacciones entre especie y ciclo, demostró que en el C1 y C2 ambas variables fueron mayores en *N. betuloides* que en *N. pumilio* y a la inversa esto se ve en PT y PT/AB, debido a la mayor biomasa de *N. pumilio* respecto a *N. betuloides*. Por último, todas las variables presentaron interacciones entre la localización geográfica y el ciclo, ya que en la montaña el C2 presentó mayor NTA, NTA/AB y PT que en los demás ciclos, y en la costa fue mayor C3. Respecto a PT/AB, este representó la misma tendencia descrita para las otras variables, pero el mayor valor fue para C3 de la costa (Anexo 4-XIV). Las interacciones a detalle (Tabla 4.14.1 para el C1, Tabla 4.14.2 para el C2 y Tabla 4.14.3 para el C3) fueron detectadas todas las variables para todos los ciclos. Para NTA, en el C1, las diferencias fueron significativas entre las especies, donde fue más alta en ambas localizaciones para *N. betuloides*, tanto en costa como en montaña. Para *N. pumilio*, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones, cuyo valor fue más alto en montaña. Para el C2, las diferencias fueron significativas entre las especies de la costa (mayor para *N. betuloides*). Entre las localizaciones para ambas especies, fue más alta la producción en montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las especies en la costa (más alta la producción en *N. pumilio*). Entre las localizaciones, fue significativo para *N. pumilio* en la costa. Para NTA/AB, en el C1, las diferencias fueron significativas entre las especies para ambas localizaciones (mayor para *N. betuloides*). En el C2, las diferencias fueron significativas entre las especies en ambas localizaciones (mayor para *N. betuloides*). Entre las localizaciones, fue significativamente mayor en montaña para ambas especies. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las especies en ambas localizaciones, donde también es significativamente mayor para las dos especies en costa. Para PT, en el C1 y C2, las diferencias fueron significativas entre ambas especies en la montaña (mayor en *N. pumilio*). Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas para *N. pumilio*, cuyo valor más alto fue en montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas para las dos especies en ambas localizaciones, donde es significativamente mayor en *N. pumilio*. Entre las localizaciones, fue más alto para *N. pumilio* en la costa. Por último, para PT/AB, en el C1, las diferencias fueron significativas entre las especies en cada localización (mayor para *N. betuloides* en costa y mayor para *N. pumilio* en montaña). En montaña fue significativamente más alto para *N. pumilio*. En el C2, las diferencias fueron significativas entre ambas especies para montaña, donde a su vez, entre localizaciones, también fue significativa en esta localización. En el C3, las diferencias fueron significativas entre las especies en ambas localizaciones, donde fue más alta para *N. pumilio*. En las localizaciones las diferencias fueron significativas para *N. pumilio*, cuyo valor fue más alto en la costa.

**Tabla 4.14.** ANDEVAs para evaluar las diferencias dentro del bosque mixto, de acuerdo a su composición de especies (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) en la producción de nueces maduras promedio anual para las especies, a lo largo de tres ciclos reproductivos (C1, C2, C3).

Factor		NTA	NTA/AB	PT	PT/AB
A: Especie	Np	3,08	0,07 a	54,08 b	1,26 b
	Nb	3,21	0,11 b	4,77 a	0,16 a
	F	0,08	7,61	71,35	40,36
	(p)	(0,781)	(0,007)	(<0,001)	(<0,001)
B: Localización	Costa	2,38 a	0,08	26,47	0,82
	Montaña	3,91 b	0,10	32,38	0,61
	F	31,52	1,00	1,02	1,48
	(p)	(<0,001)	(0,319)	(0,315)	(0,228)
C: Ciclo	C1	1,48 a	0,05 a	5,76 a	0,15 a
	C2	5,00 c	0,13 c	43,75 b	0,86 b
	C3	2,95 b	0,09 b	38,77 b	1,13 b
	F	29,60	18,13	18,12	14,18
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B	F	3,51	6,38	0,25	2,33
	(p)	0,087	(0,014)	(0,618)	(0,131)
A × C	F	10,62	15,85	17,48	14,83
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
B × C	F	76,99	61,42	42,20	31,97
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B × C	F	8,10	5,02	36,59	26,89
	(p)	(<0,001)	(0,008)	(<0,001)	(<0,001)

NTA= Producción de nueces maduras total anual (millones/ha), NTA/AB= Producción de nueces maduras anual relativizadas al área basal (millones/m<sup>2</sup>), PT= Peso anual (kg/ha), PT/AB= Peso anual relativizadas al área basal (kg/m<sup>2</sup>). Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey p<0,05).

**Tabla 4.14.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.14 en el ciclo 1 (C1) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la cantidad de nueces llenas promedio anual

		Especie		
Producción de nueces llenas total anual (NTA)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,27 aA	2,16 b	44,14 (<0,001)
	Montaña	0,81 aB	2,70 b	15,93 (<0,001)
	F(p)	8,88 (0,005)	1,10 (0,302)	
		Especie		
Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (NTA/AB)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,01 a	0,09 b	67,06 (<0,001)
	Montaña	0,02 a	0,08 b	26,47 (<0,001)
	F(p)	3,90 (0,056)	0,05 (0,829)	
		Especie		
Peso total anual (PT)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	2,58 A	3,91	3,71 (0,062)
	Montaña	11,45 bB	5,09 a	7,29 (0,010)
	F(p)	14,48 (0,001)	2,46 (0,125)	
		Especie		
Peso total anual relativizadas al área basal (PT/AB)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,07 aA	0,16 b	16,06 (<0,001)
	Montaña	0,20 bB	0,16 a	1,03 (0,317)
	F(p)	9,40 (0,004)	0,00 (0,970)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.14.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.14 en el ciclo 2 (C2) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la cantidad de nueces llenas promedio anual

		Especie		
Producción de nueces llenas total anual (NTA)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,56 aA	1,78 bA	24,93 (<0,001)
	Montaña	8,73 B	8,96 B	0,02 (0,893)
	F(p)	84,49 (<0,001)	24,66 (<0,001)	
		Especie		
Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (NTA/AB)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,01 aA	0,07 bA	38,95 (<0,001)
	Montaña	0,15 aB	0,27 bB	7,35 (0,010)
	F(p)	77,95 (<0,001)	21,97 (<0,001)	
		Especie		
Peso total anual (PT)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	15,52 A	2,63 A	2,28 (0,139)
	Montaña	146,02 bB	10,83 aB	65,56 (<0,001)
	F(p)	48,99 (<0,001)	16,92 (<0,001)	
		Especie		
Peso total anual relativizadas al área basal (PT/AB)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,46 A	0,11 A	1,68 (0,203)
	Montaña	2,56 bB	0,33 aB	58,05 (<0,001)
	F(p)	28,95 (<0,001)	13,41 (0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 4.14.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.14 en el ciclo 3 (C3) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la cantidad de nueces llenas promedio anual

		Especie		
Producción de nueces llenas total anual (NTA)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	7,32 bB	2,17 a	10,02 (0,003)
	Montaña	0,79 A	1,49	2,84 (0,100)
	F(p)	16,52 (<0,001)	1,88 (0,178)	

		Especie		
Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (NTA/AB)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,22 bB	0,09 aB	6,02 (0,019)
	Montaña	0,01 aA	0,04 bA	6,58 (0,014)
	F(p)	17,04 (<0,001)	7,17 (0,011)	

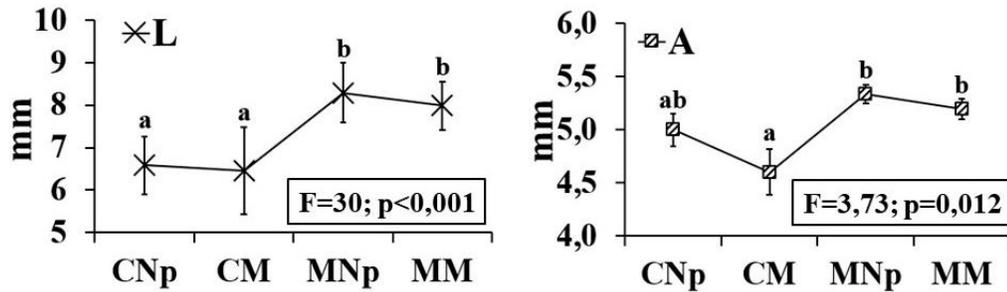
		Especie		
Peso total anual (PT)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	130,91 bB	3,31 a	20,84 (<0,001)
	Montaña	18,03 bA	2,84 a	10,00 (0,003)
	F(p)	15,85 (<0,001)	0,33 (0,567)	

		Especie		
Peso total anual relativizadas al área basal (PT/AB)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	3,96 bB	0,14 a	18,92 (<0,001)
	Montaña	0,32 bA	0,09 a	7,19 (0,011)
	F(p)	17,07 (<0,001)	3,68 (0,063)	

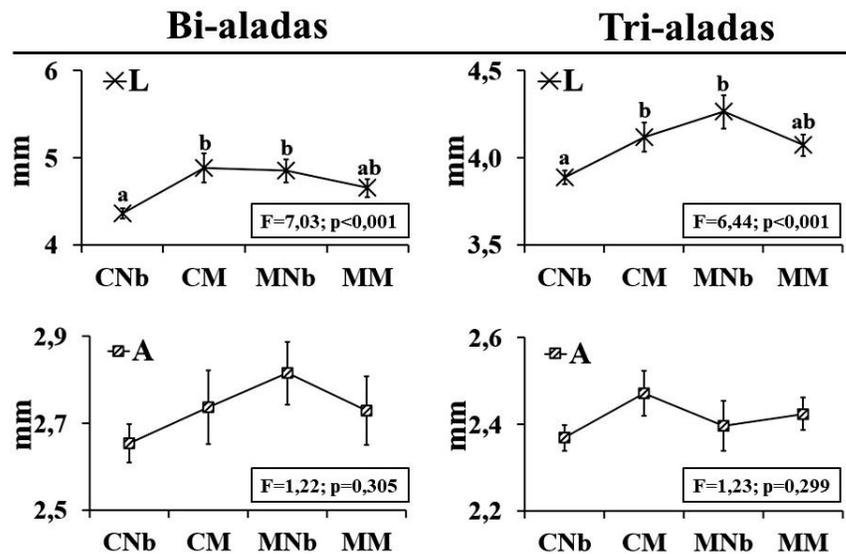
Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

En la figura 4.9 se presentaron los tamaños de las nueces maduras de *N. pumilio* tanto por tipo de bosque y localización geográfica. En general, las nueces maduras fueron más largas (entre  $6,4 \pm 1,03$  mm y  $8,3 \pm 5,34$  mm) que anchas (entre  $4,6 \pm 0,22$  mm y  $5,34 \pm 0,7$  mm) y presentaron diferencias significativas, diferenciándose entre costa y montaña (mayor tamaño en montaña).



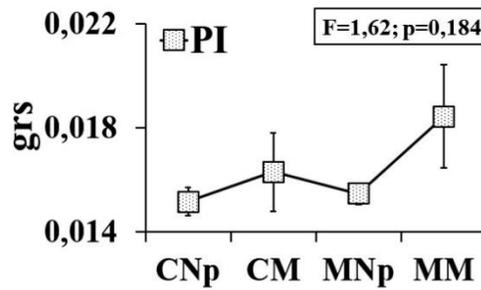
**Figura 4.9.** Medidas de largo (L, mm) y ancho (A, mm) de las nueces maduras de *N. pumilio* para cada tipo de bosque y localización geográfica. MNp=*N. pumilio*-montaña, MM= mixto-montaña, CNp=*N. pumilio*-costa, CM= mixto-costa. Las barras representan el error estándar.

Respecto a las nueces maduras de *N. betuloides* (Figura 4.10), y como es sabido, esta especie presenta nueces maduras de características bialadas y trialadas. Dentro de las bi-aladas, estas fueron significativamente más largas en CM ( $4,8 \pm 0,17$  mm) y en MNb ( $4,85 \pm 0,13$  mm), ocurriendo lo mismo en las tri-aladas CM ( $4,13 \pm 0,08$  mm) y en MNb ( $4,26 \pm 0,06$  mm). Dichas nueces maduras también fueron más largas que anchas, bi-aladas (entre  $2,7 \pm 0,04$  mm y  $2,8 \pm 0,07$  mm) y tri-aladas (entre  $2,4 \pm 0,03$  mm y  $2,5 \pm 0,05$  mm).



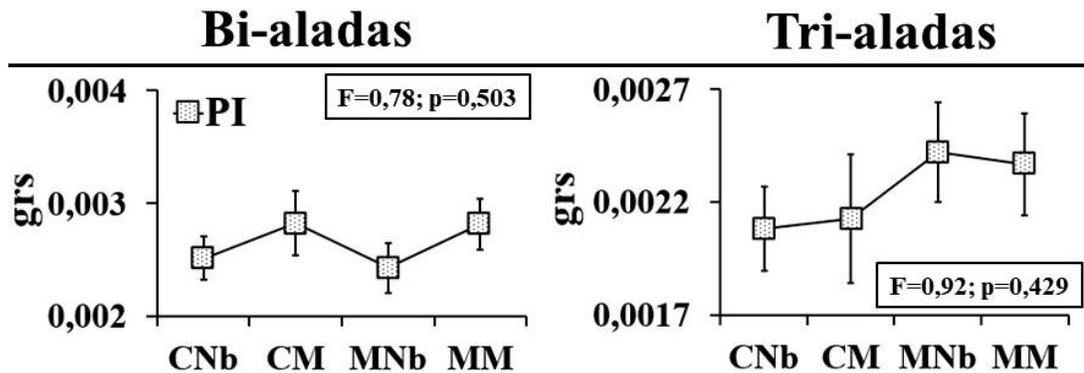
**Figura 4.10.** Medidas de largo (L, mm) y ancho (A, mm) de las nueces maduras de *N. betuloides* de acuerdo a las características de las nueces maduras (bialadas y trialadas), para cada tipo de bosque y localización geográfica. MNb=*N. betuloides*-montaña, MM= mixto-montaña, CNb=*N. betuloides*-costa, CM= mixto-costa. Las barras representan el error estándar

Respecto al peso individual de cada nuez madura, en promedio variaron entre  $0,015 \pm 0,001$  grs y  $0,018 \pm 0,001$  grs para *N. pumilio* (Figura 4.11).



**Figura 4.11.** Peso individual (grs) de las nueces maduras de *N. pumilio*, para cada tipo de bosque y localización en cada ciclo reproductivo. Las barras representan el error estándar.

Para el peso individual de las nueces maduras de *N. betuloides*, las nueces maduras bi-aladas variaron entre  $0,002 \pm 0,0002$  grs y  $0,003 \pm 0,0003$  grs y las nueces maduras trialadas variaron entre  $0,0021 \pm 0,00016$  grs y  $0,0024 \pm 0,00020$  grs (Figura 4.12).



**Figura 4.12.** Peso individual (grs) de las nueces maduras de *N. betuloides* de acuerdo a las características de las nueces maduras (bialadas y trialadas) para cada tipo de bosque y localización en cada ciclo reproductivo. Las barras representan el error estándar

## 4.6 Discusión

### 4.6.1 Ciclo fenológico y caída de biomasa de estructuras reproductivas y no reproductivas

En bosques mixtos de *Nothofagus*, muchos aspectos de la fenología son desconocidos y éste es uno de los pocos estudios que contribuyen a este conocimiento (parte de los resultados de esta Tesis ya se han publicado en Toro Manríquez *et al.* 2016). El ciclo fenológico comienza con la temporada de crecimiento, que a estas latitudes se restringe a los meses de verano, y el clima regional determina su duración (Massaccesi *et al.* 2008). Además, los eventos climáticos ocurridos en la temporada invernal influyen sobre las condiciones ecológicas dentro de los bosques en el verano (*e.g.* una mayor acumulación de nieve en invierno, genera un aumento en la cantidad de agua disponible en el suelo durante la temporada de verano) (Bales *et al.* 2011). Los gradientes térmicos y de precipitación existentes entre la costa y montaña (*e.g.* amplitud térmica relativamente

baja vs. alta, gradiente de precipitación bajo-alto), afectan la fenología reproductiva de los árboles, como la floración (Frangi *et al.* 2005). Este estudio respalda esta idea, ya que se ha detectado una importante influencia de la localización geográfica sobre la producción de nueces maduras, así como los factores de pérdida durante las etapas de floración, pre- y post-dispersión. Por otro lado, se ha demostrado que la predictibilidad en la fenología de una especie aumenta con la estacionalidad climática, y en los ambientes templados está restringido a los periodos libres de heladas y con agua disponible (Pau *et al.* 2011).

La fenología reproductiva inicia con la primavera (septiembre a octubre), luego de la apertura de las yemas foliares (Martínez Pastur *et al.* 2008). Posterior a ello, se presenta la caída de flores masculinas, flores femeninas, nueces inmaduras y nueces maduras, en tiempos desfasados para ambas especies: dichos eventos ocurren primero para *N. pumilio* tanto en bosque dominado por esta especie como en la formación mixta, y más tarde -y por un período más prolongado- en *N. betuloides*, tanto en bosque dominado por esta especie como en las formaciones mixtas. Esta característica funcional es diferencial entre ambas especies: la especie siempreverde tiene varios períodos de abscisión de las estructuras, la que es constante a lo largo del período de crecimiento e incluso extendiéndose hasta el invierno. Mientras que, en la especie decidua, esta abscisión es más marcada ya que antes de llegar el invierno la caída de biomasa es total y masiva. Otros estudios en bosques mixtos también describen estas diferencias en la abscisión, donde las especies siempreverdes presentan períodos más largos de floración y fructificación difiriendo de las especies deciduas, lo cual puede influir en el comportamiento fenológico y a su vez puede estar determinado por la eficiencia en el uso de los recursos (*e.g.* agua según Lacerda *et al.* 2018 y Segrestin *et al.* 2018). La estacionalidad puede ser una causa también de la variabilidad interanual de la asignación de recursos, como puede ser cambios de temperatura o en el fotoperiodo para la producción de hojas (Vico *et al.* 2015).

Este estudio evidencia las diferencias fenológicas de floración y dispersión de nueces entre ambas especies de *Nothofagus*, ya que el registro de todas las estructuras reproductivas de *N. betuloides* fue tardío con respecto a *N. pumilio*. Este desfasaje puede ser una estrategia de la especie para dispersar las nueces maduras en el momento que sea adecuada su pronta germinación, ya que, por ejemplo, si permanece mucho tiempo en el piso del bosque tiene más probabilidades de perder viabilidad (Nord y Lynch 2009, Lacerda *et al.* 2018). De hecho, en los resultados de este estudio, una de las principales pérdidas en la etapa de post-dispersión para *N. betuloides* se debió a fallas durante la estratificación invernal en el piso del bosque. Por otro lado, las especies de característica “masting”, como los *Nothofagus*, son sensibles a los cambios de clima y/o la depredación principalmente por insectos (Kelly *et al.* 2013). Como consecuencia, pueden restringir el uso de recursos adaptando nuevos mecanismos fisiológicos de las especies (Villalba *et al.* 2003).

Asimismo, el desfasaje observado entre la ocurrencia de las diferentes estructuras reproductivas entre la costa y la montaña, se relaciona con las diferencias de temperaturas que hacen que en los sitios de costa la brotación, floración y dispersión de nueces ocurra más temprano que en la montaña. Como consecuencia,

algunos desfases podrían afectar la reproducción. Por ejemplo, el máximo de nueces maduras en la costa ocurre en marzo y posteriormente la máxima caída de hojas ocurre en abril por lo que la estratificación invernal de las nueces maduras sería mejor que en el caso de la montaña donde ambos máximos ocurren al mismo tiempo en abril. Las nueces en la costa permanecen por más tiempo en el suelo del bosque lo que podría estar disminuyendo la calidad de las mismas.

#### 4.6.2 Floración y sus principales factores de pérdida

Diversos estudios han demostrado la variabilidad en los procesos reproductivos, desde el éxito en la floración a las fallas por abortos, destacando que estos son procesos afectados por cambios climáticos (Espelta *et al.* 2008, Pérez-Ramos *et al.* 2010, Clark *et al.* 2011). En este estudio, la mayor o menor variabilidad en el ciclo para ambas especies de *Nothofagus*, estuvo directamente influenciada por la producción de flores totales, tanto masculinas como femeninas, existiendo una relación de que, si es alta la producción de flores, menores son las proporciones de pérdidas observadas y mayor es la probabilidad de formar una nuez.

La caída de flores masculinas fue variable entre ambas especies para cada tipo de bosque, localización geográfica y en los ciclos. *N. pumilio*, demostró una mejor floración en los sitios con predominancia, mientras que *N. betuloides* demostró mejor floración en M. Es posible que las dos especies estén respondiendo de manera distinta a unas condiciones semejantes del medio (Sork *et al.* 1993) en el caso de los bosques igualmente mixtos. De acuerdo al análisis RDA, la radiación influyó positivamente sobre las flores masculinas, con lo cual se podría interpretar que *N. betuloides* se vio favorecida en M por la presencia de una parte decidua del dosel. Esto permite una mayor disponibilidad de luz en el dosel de los bosques igualmente mixtos durante una parte del año (primavera), algo que no sucede en los bosques dominados por la especie siempreverde. Según Pretzsch (2014), las múltiples copas se superponen en el bosque mixto para maximizar el llenado del espacio, lo que genera ventajas adicionales en la utilización de los recursos. En este estudio, el mayor número de flores masculinas de *N. betuloides* en bosque mixto en comparación con el bosque dominado por *N. betuloides*, podría estar relacionado con una mayor radiación solar en el nivel del dosel. De la misma manera, tales superposiciones de las copas podrían ofrecer más protección (es decir, frente a heladas tardías, fuertes lluvias) a las estructuras reproductivas de *N. pumilio* durante la primavera o principios de verano, lo cual no sucede en los bosques dominados solo por esta especie. Aunque los factores ambientales son determinantes de la efectividad del polen (Báez *et al.* 2002), en este estudio no hubo una fuerte influencia de la localización geográfica sobre flores masculinas, excepto para *N. pumilio*. Pero si se evidencian cambios entre los ciclos analizados, producto probablemente de las variaciones climáticas en cada uno. Así, la floración masculina en la montaña demostró mejor desempeño durante el ciclo 2, al contrario que la costa que fue durante el ciclo 3. Si bien en esta tesis no se tomaron datos climáticos a lo largo de los 3 años, los datos meteorológicos registrados

a escala regional e incluidos en esta Tesis (Tabla 2.2) permiten observar que en el ciclo 3 (781 mm/año en costa y 800 mm/año en montaña) fue tan lluvioso como en el ciclo 2 (786 mm/año en costa y 821 mm/año en montaña), pero ambos ciclos más lluviosos que en el ciclo 1 (699,5 mm/año en costa y 741 mm/año en montaña). Esta variación de flores masculinas determina la disponibilidad de polen para la fertilización de flores femeninas.

El hecho de analizar la caída de nueces potenciales a partir de la suma de estructuras reproductivas que originalmente fueron flores femeninas, permite detectar las pérdidas proporcionales ocurridas en las diferentes etapas en forma retrospectiva (Pérez Ramos 2006, Pulido *et al.* 2010). En el caso de *N. pumilio* la caída de nueces potenciales (flores femeninas totales) fue similar a lo observado para la caída de flores masculinas, mientras que en *N. betuloides* fue mayor en Nb que en M. Estas diferencias entre flores femeninas y masculinas podrían reducir la eficiencia de la fertilización y consecuentemente la formación de nueces potenciales, ya que donde hubo más flores masculinas hubo menos flores femeninas totales. Asimismo, nuevamente al igual que las flores masculinas, la montaña demostró mejor desempeño en la formación de propágulos durante C2 al contrario que la costa durante C3 evidenciando nuevamente la influencia de las variaciones climáticas interanuales. Según el análisis RDA la mayor cantidad de nueces potenciales, se opuso directamente a la temperatura del aire y humedad relativa en los meses de floración. Esto indicaría que sitios con mayor temperatura del aire y humedad no promueven más nueces potenciales, sino que parecería una cuestión ligada a la especie. Por eso Np también respondió mejor a la radiación global y no tanto a la temperatura. Incluso en el caso de Nb, la cantidad de nueces potenciales estuvo determinada por el área basal. En el bosque M, hubo similar cantidad entre ambas especies, pero por área basal este fue mayor para *N. betuloides*. Por lo tanto, desde el comienzo del ciclo ambas especies tienen probabilidades de éxito diferente dado quizás por genética (Riveros *et al.* 1995, Vidal y Premoli 2004) o mecanismos fisiológicos endógenos (Espelta *et al.* 2009). Por otro lado, esta tesis no hubo datos climáticos disponibles para todos los sitios durante los 3 años por lo que la interpretación de la influencia de temperatura podría estar sesgada por el patrón climático del C1.

Una de las primeras limitantes en el ciclo reproductivo es el aborto de flores femeninas (flores abscionadas), la cual podría ser causada por fallas de fecundación o ausencia de polen (Baéz *et al.* 2002), por daños mecánicos como el viento y la precipitación (Díaz *et al.* 2003). En general estas pérdidas no fueron elevadas ya que no alcanzan a superar el 10% (Nb) - 14% (Np) en los peores años. Sin embargo, ambas especies se vieron influenciadas por la localización, ya que *N. pumilio* registró más abortos en costa que en montaña (tanto en bosques Np como en M) mientras que para *N. betuloides* esta pérdida fue mayor en la montaña (tanto en bosques Nb como en M). Según los análisis en este trabajo, a mayor temperatura fueron menores las pérdidas por flores femeninas abscionadas. Esto coincide con lo reportado por Bahamonde *et al.* (2011) para *N. antarctica*, quienes encontraron una relación inversa entre el éxito reproductivo y el número de días con temperatura del aire por debajo de 0°C en el período previo a la floración.

La proporción de flores femeninas derivadas en nueces vacías fue la falla más importante durante la floración para ambas especies, las cuales se atribuyen generalmente a un mecanismo de auto-incompatibilidad durante la fecundación del óvulo, que ya ha sido descrito en *N. pumilio* (Cuevas y Arroyo 1999, Martínez Pastur *et al.* 2008), en *N. antarctica* (Vidal y Premoli 2004, Soler *et al.* 2013) y en otros estudios para el género *Nothofagus* (Allen y Platt 1990, Riveros *et al.* 1995). Estas pérdidas son similares entre tipos de bosque y localización geográfica. Sin embargo, para *N. betuloides* es mayor esta pérdida en la costa, tanto en bosques en los que predomina como en los igualmente mixtos. Este efecto puede deberse a una mayor disponibilidad de polen que proviene de individuos emparentados (polen proveniente de un mismo árbol padre) en esta localización, a diferencia de la montaña. La variabilidad interanual influye también en esta proporción de flores que derivan en nueces vacías para ambas especies, que se deba a la variabilidad de la disponibilidad de polen entre los años. En M se observó alternancia entre las dos especies donde los dos primeros ciclos fueron mejores para *N. pumilio* y el tercero para *N. betuloides* (alternándose también entre las localizaciones). Probablemente los bosques de montaña presenten características que disminuyan la autoincompatibilidad, como por ejemplo condiciones climáticas que hagan que el polen alcance mayor dispersión y eviten la polinización entre individuos emparentados. Otra característica dentro del bosque M para *N. betuloides* es que puede ser que la abertura de dosel producto de la presencia de la especie decidua, permite una mejor dispersión del polen y evite el cruzamiento entre individuos emparentados. Esto se mencionó anteriormente, de acuerdo con Pretzsch (2014), las múltiples copas pueden generar ventajas a las especies en la utilización de los recursos, que también podrían reflejar estos comportamientos.

Cuanto menores son las pérdidas anteriores, mayor es la probabilidad de formar una nuez inmadura, y de acuerdo a los resultados los sitios de montaña fueron en general más exitosos para ambas especies. En el bosque mixto, *N. pumilio* presenta mayor caída de flores, menores pérdidas y mayor éxito para finalizar esta etapa con mayor cantidad de nueces inmaduras que *N. betuloides*. La mayor radiación global en bosques con predominio de *N. pumilio* se asocia a una menor pérdida derivada en nueces vacías que en bosques con menor radiación, como aquellos con predominio de *N. betuloides*. Por lo tanto, la proporción de flores femeninas que forman una nuez inmadura fue mayor en la montaña para las dos especies y los tres tipos de bosque.

La caída de flores totales en el bosque mixto si bien fue similar para ambas especies, estuvo fuertemente influenciada por AB que ocupa cada una, dado que fue mayor en *N. betuloides*. Sin embargo, el éxito al final de esta etapa fue mayor para *N. pumilio* demostrando que dicho éxito no depende de la cantidad inicial de flores, sino más bien de la respuesta de cada especie frente a otros factores. En ambos casos, la principal pérdida fue generada por fallas de fertilización que derivan en nueces vacías. Esto ha sido descrito para bosques de *Nothofagus* (Riveros *et al.* 1995, Báez *et al.* 2002) debido a un mecanismo de autoincompatibilidad para evitar la endogamia entre flores provenientes de individuos genéticamente emparentados. Este fenómeno se ve

potenciado en caso de escasa dispersión de polen debido a la falta de viento que no permita la dispersión a gran escala (Riveros *et al.* 1995, Báez *et al.* 2002). Pero esto no fue analizado en el presente estudio.

#### 4.6.3 Pre-dispersión y sus principales factores de pérdida

Las nueces totales en la pre-dispersión derivan de la etapa anterior (que corresponde a las flores exitosas que llegan a formar una nuez). En esta etapa, las mayores pérdidas en *N. pumilio* se producen por caída prematura de nueces inmaduras, las que se asocian mayormente a eventos climáticos extremos (*e.g.* heladas tardías, tormentas), siendo éstas mayores en la costa que en la montaña independientemente del tipo de bosque. Para *N. betuloides*, las pérdidas en la pre-dispersión también están asociadas en parte a eventos climáticos (caída de nueces inmaduras), aunque éstos afectaron más a los bosques de la costa, y los bióticos a la montaña. Estudios previos también asocian los abortos prematuros con eventos climáticos extremos al comienzo de la pre-dispersión (Stephenson 1981, Pulido *et al.* 2010) e indican que las semillas de menor tamaño serían las más susceptibles a los daños abióticos. También esta abscisión temprana puede deberse a la baja adquisición de los recursos por parte del árbol madre u ocasionado por algún factor de estrés ambiental (Díaz *et al.* 2003, Moreno *et al.* 2007). En otro estudio, para *N. pumilio* se dedujo que esta abscisión está relacionada a daños mecánicos generados por el viento (Martínez Pastur *et al.* 2008). En el bosque mixto, la cantidad de nueces totales de *N. pumilio* fue mayor que las de *N. betuloides*, pero las pérdidas no fueron significativas entre las especies. Soler (2012) también menciona los abortos prematuros como el principal factor limitante de *N. antarctica* en esta etapa, pero con porcentajes de pérdida más elevados (20-40 %) que lo registrado en esta tesis (1-20 %). Si bien se esperaría que las pérdidas por abscisión temprana fueran mayores en los mixtos para *N. betuloides* por la presencia parcial de un dosel deciduo, esto no se observó. En cambio, las pérdidas por abscisión temprana demostraron una fuerte variación interanual la cual afectaría más significativamente que las variaciones microclimáticas entre tipos de doseles.

Considerando a las pérdidas de nueces inmaduras y maduras por factores bióticos (afectación de insectos y forrajeo por aves), estos superan en la mayoría de los casos a las pérdidas generadas por factores abióticos. En el caso de *N. pumilio*, tanto pérdidas por factores abióticos como bióticos fueron mayores en la costa respecto a la montaña. La afectación por insectos de las nueces inmaduras y, mayormente, las maduras en la especie *N. pumilio* podría deberse a que los sitios de costa presentan mejores condiciones climáticas que los de montaña, y esto estaría favoreciendo a las poblaciones de insectos (Spagarino *et al.* 2001), promoviendo la abscisión temprana de las nueces de forma selectiva por parte de los insectos (Soler 2012). Como se ha observado en otros estudios para esta especie (Martínez Pastur *et al.* 2013a) o para *N. antarctica* (Soler *et al.* 2013), los autores concuerdan que la abundancia y riqueza de insectos son mayores en bosques maduros sin disturbio, relacionándose con una mayor disponibilidad de nueces. La afectación de las nueces también es

variable entre los ciclos estudiados. Esta variación interanual en la producción de nueces podría jugar un papel importante en el control de la densidad de depredadores (Bogdziewicz *et al.* 2017). La mayoría de las especies de insectos en los bosques de Patagonia Sur son de pequeño tamaño y con una capacidad de movilización muy reducida (Lencinas *et al.* 2011, 2014), lo que las hace muy susceptibles a los cambios interanuales en la producción de nueces (Soler *et al.* 2017). En los bosques Andino-Patagónicos de *Nothofagus* se han registrado algunos ordenes de insectos que atacan principalmente los brotes y a las nueces formando agallas: Homoptera, Lepidoptera y Diptera (Díaz y Peris 2011, Quinteros *et al.* 2014). Sin embargo, poco se conoce sobre los ensamblajes específicos de las distintas especies que conforman el dosel y menos aún para los bosques mixtos. La afectación de insectos sobre *N. betuloides*, por el contrario, se dio principalmente en la montaña y sólo es posible asociarlo a la cantidad de nueces potenciales producidas en esta localización. La depredación por aves no siguió un patrón claro, ni se observó un efecto del tipo de bosque sobre la influencia de este forrajeo, cuya proporción en general fue baja (1-12 %). Es decir, las especies tuvieron similar porcentaje de frutos atacados por aves en los bosques con dominancia del dosel que en la condición igualmente mixta. Esto quizás se debe a que las aves de estos bosques australes son principalmente generalistas (Lencinas *et al.* 2009), debido a una marcada escasez estacional de la provisión de alimentos, teniendo una dieta más amplia que a otras latitudes. Por otro lado, Soler *et al.* (2017) encontraron una relación negativa entre la depredación de semillas por insectos con la depredación por aves en bosques de *N. antarctica*, por lo que podría existir una interacción entre depredadores. Pero este tema permanece aún muy poco estudiado. Los resultados de esta Tesis, además, evidencian una influencia marginal de la localización geográfica. Pero considerando la variabilidad interanual en la depredación por aves, ésta probablemente no dependa de la variabilidad interanual de la producción de nueces, debido a la capacidad de las aves para movilizarse en busca de recursos alimenticios entre distintos hábitats, comparado a los insectos (Lencinas *et al.* 2009).

Considerando las nueces que superaron las pérdidas y alcanzaron a la siguiente etapa de post-dispersión, como es de esperar, tuvo una relación inversa con las pérdidas generadas, reflejando un mejor éxito en los sitios de montaña que en los de la costa. Al igual que otros estudios sobre el ciclo reproductivo de *Nothofagus* (Bahamonde *et al.* 2011, Martínez Pastur *et al.* 2013a, Soler *et al.* 2013), las pérdidas estuvieron relacionadas con la producción de nueces, y en los bosques de montaña éstos fueron más altos que en costa.

Para alcanzar una mejor comprensión de los factores limitantes en la pre-dispersión, es necesario conocer otros agentes que podrían incidir sobre estas pérdidas (*e.g.* hongos, bacterias) y ampliar los estudios micro-climáticos y de estructura de dosel a lo largo de los ciclos.

#### 4.6.4 Post-dispersión y sus principales factores de pérdida

Las nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión, que fueron mayores en cantidad en el tipo de bosque donde domina cada especie, estuvieron expuestas a distintos factores que generaron variabilidad en las pérdidas. Las mayores pérdidas en esta etapa fueron para *N. pumilio* respecto a *N. betuloides*. De los factores analizados, para *N. pumilio* las pérdidas generadas fueron mayores para los factores bióticos que abióticos, principalmente debido al forrajeo de las semillas por parte de las aves y roedores. Respecto a *N. betuloides*, el forrajeo es menor y presenta mayor proporción de pérdida por factores abióticos (por nueces llenas que no germinarán por abortos, estar muertas o ser no viables) y por pérdidas luego de la estratificación invernal. El mayor forrajeo por aves y roedores para *N. pumilio* podría estar relacionado con el mayor tamaño de las nueces, por lo que serían más atractivas para la depredación (mayor disponibilidad de alimento). Diferentes tamaños de nueces maduras también ofrecen oportunidades diferenciales para los depredadores (Leishman *et al.* 2000, Espelta *et al.* 2009) y, por lo tanto, es de esperar una alta tasa de depredación en *N. pumilio* (nueces maduras más grandes) que en *N. betuloides* (nueces maduras más pequeñas). Dado que la depredación de nueces maduras generalmente está regulada por la variabilidad interanual en la caída de nueces maduras (Kelly *et al.* 2000, Yasaka *et al.* 2003, Espelta *et al.* 2009), el forrajeo aumentó con la mayor oferta de nueces según los ciclos. Asimismo, las marcadas diferencias anuales entre los porcentajes de viabilidad encontradas en este estudio, también han sido descritas para otras especies de *Nothofagus*, para las cuales la proporción de nueces maduras viables es mayor cuando ocurren fenómenos de alta producción que en años de baja producción (Alley *et al.* 1998, Veblen *et al.* 2004, Cellini 2010, Martínez Pastur *et al.* 2013a). Es por esto que también se observó que las mayores pérdidas fueron en los bosques de montaña respecto a la costa, donde los primeros siempre tuvieron mayor producción de nueces. Martínez Pastur *et al.* (2013) establecieron que la mayor depredación de nueces fue en bosques manejados, ya que las acumulaciones de residuos leñosos generarían áreas de protección para depredadores aprovechando mejor la disponibilidad de nueces. El mayor forrajeo también podría estar influenciado por la apertura del bosque (acumulación de restos leñosos por caída de árboles), mayor desarrollo del sotobosque que atrae a depredadores más generalistas (*e.g.* aves granívoras), que también consuman semillas u otras estructuras de las plantas (Deferrari *et al.* 2001, Lencinas *et al.* 2009). El bosque de *N. betuloides* como se ha estudiado, presenta un dosel más cerrado y con menor riqueza y cobertura de plantas que *N. pumilio*, lo que podría estar también influyendo en la atracción de depredadores. De las especies depredadoras se conoce muy poco. En aves, los consumidores son principalmente del orden paseriformes (*e.g.* *Carduelis barbata* y *Phrygilus patagonicus*) y psitácidas (*e.g.* *Enicognathus ferrugineus*) (Díaz and Kitzberger 2006). De los roedores, estos podrían estar asociados a *Akodon xanthorinus*, *Ctenomys magellanicus* y *Euneomys chinchilloides*, ya que son especies que viven estrechamente vinculadas a los bosques de *Nothofagus* y se alimentan de sus semillas o construyen sus nidos utilizando huecos naturales de ramas o troncos caídos

(Lizarralde y Escobar 2000, Gallo *et al.* 2004). Para aves y roedores se desconocen las conductas de las poblaciones en los bosques mixtos de ambas localizaciones geográficas.

Otros factores abióticos son los abortos, la mortalidad y la inviabilidad de los embriones, los que se han presentado en forma indiferenciada como pérdidas de nueces llenas que no germinarán. Estos factores podrían estar asociados a problemas fitosanitarios, como la presencia de hongos y bacterias o excesos de humedad (*e.g.* nueces muertas) o fisiológicos (baja viabilidad de las nueces en bosques maduros debido al envejecimiento de los rodales) o de estrés (*e.g.* que puede generar abortos espontáneos y selectivos de las nueces antes de la dispersión) (Díaz *et al.* 2003, Martínez Pastur *et al.* 2008, Pulido *et al.* 2010).

De las pérdidas por estratificación invernal Martínez Pastur *et al.* (2013) mencionan que estas diferencias podrían estar relacionadas con la cantidad de hojarasca presente en el piso que cubre a las semillas durante la estratificación. Además, pueden estar relacionadas con una mayor ocurrencia de heladas y nieve provocando temperaturas más bajas en invierno, que fluctúan conforme a la variación interanual (Ratajczak y Pukacka 2005). Como no se presentan en este estudio variables climáticas interanuales, sólo es posible relacionar estas pérdidas con la cantidad de hojarasca que en *N. betuloides* es menor respecto a *N. pumilio*. Esto podría implicar una cobertura de hojas más deficiente sobre las nueces en los bosques de la especie siempreverde. De la misma manera, en los bosques de *N. antarctica* cuyo dosel ha sido reducido (y por lo tanto también la hojarasca) estas fallas durante la estratificación se acentúan durante el invierno (Soler 2012).

#### 4.7. Conclusión

El aporte de biomasa tanto de estructuras no reproductivas y reproductivas, fue mayor en el bosque de *N. pumilio* respecto al bosque de *N. betuloides* y con valores intermedios en los bosques mixtos. Se evidenció un desfase temporal en la caída de las estructuras reproductivas, siendo más temprano en *N. pumilio* que en *N. betuloides*, presentando éste último un patrón de caída más regular y extendido entre meses. Asimismo, los sitios de montaña presentaron un retraso en el inicio de su actividad fenológica respecto de la costa, pero no se afectó la duración total de ciclo de actividad anual. En todas las estructuras reproductivas se registró variabilidad interanual entre los ciclos estudiados, con diferencias variables entre especies y localizaciones geográficas para un mismo ciclo.

Durante la floración, la principal limitante detectada, tanto para *N. pumilio* como para *N. betuloides*, son las pérdidas derivadas en nueces vacías, las cuales se atribuyen generalmente a un mecanismo de auto-incompatibilidad durante la fecundación del óvulo. En *N. pumilio*, estas pérdidas por nueces vacías son similares entre tipos de bosque y localización geográfica, mientras que *N. betuloides* presenta mayores pérdidas en bosques donde predomina, y en costa que en montaña, probablemente debido a que el polen disponible proviene de individuos más emparentados. En el bosque mixto, *N. pumilio* presenta mayor caída de flores,

menores pérdidas y mayor éxito para finalizar esta etapa con mayor cantidad de nueces inmaduras que *N. betuloides*. La mayor radiación global en bosques con predominio de *N. pumilio* se asocia a una menor pérdida derivada en nueces vacías que en bosques con menor radiación, como aquellos con predominio de *N. betuloides*. En términos generales, la proporción de flores femeninas que forman una nuez inmadura fue mayor en la montaña para las dos especies y los tres tipos de bosque. En cuanto a la estabilidad, los bosques donde predomina una especie, en esta etapa tenderían a ser estables en proporciones, pero variables en el tiempo (dependiendo del tipo de floración en el año). En los bosques mixtos, en esta etapa tenderían a ser dinámicos, ya que existe diferencias entre las especies, acompañada de variabilidad interanual. Además, como se observó en el ciclo 2, las pérdidas y la proporción de flores que producen nueces, en favorable para una especie en la costa y favorable para la otra en montaña.

En la pre-dispersión, las mayores pérdidas en *N. pumilio* se producen por caída de nueces inmaduras en forma prematura, las que se asocian mayormente a eventos climáticos extremos (e.g. heladas tardías, tormentas), siendo éstas mayores en la costa que en la montaña independientemente del tipo de bosque. En *N. betuloides*, las pérdidas en la pre-dispersión están asociadas no solo a eventos climáticos (caída de nueces inmaduras) sino también a factores bióticos (forrajeo por aves o por insectos sobre nueces maduras) en similares proporciones para los tipos de bosque, aunque los factores climáticos afectaron más a los bosques de la costa, y los bióticos a la montaña. Los rodales de la montaña presentaron mayor proporción de nueces maduras al final de la etapa de pre-dispersión para las dos especies y los tres tipos de bosque. En esta etapa, en los bosques donde predomina una especie, tenderían a ser estables en proporciones, pero variables en el tiempo en algunos factores de pérdida (que no dependen de la cantidad de nueces que se han formado inicialmente). En los bosques mixtos, en esta etapa tenderían a ser dinámicos, ya que existe diferencias entre las especies, ciclos y localización, donde la cantidad de nueces inicial en la pre-dispersión siempre es más abundante en *N. pumilio*.

En la post-dispersión, *N. pumilio* presenta en general mayores pérdidas que *N. betuloides*, y más por forrajeo que por otros factores, siendo a su vez mayores las pérdidas en la montaña que la costa. Mientras que para *N. betuloides*, las pérdidas son similares por distintos factores, aunque ligeramente mayores por nueces llenas que no germinarán (por haber sido abortadas, estar muertas o ser no viables) antes de la estratificación invernal. En el bosque mixto, a pesar de que *N. pumilio* inicia esta etapa con un mayor número de nueces llenas, luego presenta mayor proporción de pérdidas que *N. betuloides*, lo que conlleva a que la primera especie tenga un menor porcentaje de nueces viables al final de la etapa que la segunda. Similarmente, los bosques de montaña inician la etapa con mayor cantidad de nueces llenas, pero como presentan mayores pérdidas, finalizan con una menor proporción de nueces viables que en la costa. En esta etapa, para los bosques donde predomina una especie, las pérdidas resultan ser bastante bajas, relacionadas con las cantidades de nueces llenas al inicio de cada etapa. Por lo tanto, en proporciones, tenderían a ser estables. En los bosques mixtos, las pérdidas se asociaron a la cantidad de nueces llenas al inicio de la etapa, especialmente en *N. pumilio*, cuya cantidad de

nueces llenas fue mayor respecto a *N. betuloides*, pero sufrió de mayores pérdidas que esta última. Esto demuestra que los bosques mixtos tenderían a ser dinámicos en esta etapa.

En relación a la hipótesis propuesta, los factores abióticos influyeron más que los bióticos en las etapas de pre- y post-dispersión, y al contrario de lo esperado, las características de las nueces (tamaño, peso) no fueron tan determinantes en la afectación por forrajeo, estando este factor de pérdida mucho más asociado a la oferta (cantidad) de nueces de cada especie. Respecto de la diversidad de depredadores, hubo una relación con la localización geográfica, pero ésta dependió también del tipo de bosque (e.g. mayor forrajeo de nueces maduras de *N. betuloides* por aves en costa que en montaña, pero no en *N. pumilio*). Las pérdidas por factores abióticos sí estuvieron relacionadas al hábito foliar predominante en el dosel, principalmente en la pre-dispersión, siendo mayores en dosel con hojas deciduas que mixtos o siempreverdes. La influencia de la localización en la afectación por factores abióticos depende de cada etapa.

## CAPÍTULO 5.

### CICLO DE REGENERACIÓN: INSTALACIÓN DE PLÁNTULAS Y SUPERVIVENCIA DE LAS PLANTAS A LO LARGO DE TRES CICLOS DE REGENERACIÓN

---

#### 5.1 Introducción

#### 5.2 Hipótesis de trabajo

#### 5.3 Objetivo específico

#### 5.4 Materiales y métodos

#### 5.5 Resultados

#### 5.5 Discusión sobre el potencial de instalación, la instalación y la supervivencia

#### 5.7 Conclusión

---

#### 5.1 Introducción

El estudio de la ecología de la regeneración, se relaciona directamente con el manejo y la conservación de los bosques, ya que permite la comprensión de aspectos muchas veces desconocidos de la dinámica natural, como la interacción entre cada especie o individuo con los factores edáficos, micro-climáticos, con otras especies y micrositios (Harper *et al.* 1965, Harper 1977, Jordano *et al.* 2008, Martínez Pastur *et al.* 2012, Toro Manríquez *et al.* 2018). Harper (1977) describe como sitio o micrositio seguro para una plántula a aquel lugar donde: (i) existen los estímulos suficientes para la ruptura de la latencia de las semillas; (ii) se dan las condiciones necesarias para la germinación de las semillas; (iii) existe disponibilidad de recursos para el crecimiento de las plántulas; (iv) disminuyen o están ausentes los factores que ponen en peligro la supervivencia de las plantas en el tiempo (*e.g.* frugivoría, herbivoría). La instalación de plántulas incluye: germinación de semillas y luego el establecimiento de las plantas, considerando la supervivencia y el crecimiento. Las plántulas representan la interfaz entre la semilla y la planta en desarrollo, como una etapa de transición en el ciclo de vida, del cual ha sido difícil definir precisamente cuando una plántula deja de serlo y pasa a ser un individuo establecido (Kitajima y Fenner 2000). Independientemente de la definición, la etapa de plántula representa la parte más sensible del ciclo de vida (Harper 1977, Silvertown y Charlesworth 2001). La instalación de las plántulas y supervivencia de las plantas suelen ser consecuencia de factores internos o propios de las especies (Martínez Pastur *et al.* 2008, Soler *et al.* 2010, Soler 2012), siendo esta la mejor respuesta de recuperación del bosque frente al manejo silvícola o ante un disturbio (Rebertus *et al.* 1997, Heinemann *et al.* 2000, Martínez Pastur *et al.* 2011a).

Para que el proceso de regeneración de los *Nothofagus* sea exitoso, en principio, es necesario una cantidad suficiente de nueces viables, así como condiciones microclimáticas y edáficas adecuadas para la germinación y el desarrollo posterior de las plantas (Schmidt y Urzúa 1982). Las plantas de regeneración de los *Nothofagus*, luego de la instalación, deben superar las condiciones que podrían ser factores limitantes para su posterior crecimiento (Martínez Pastur *et al.* 2008, Soler *et al.* 2013), lo cual definirá la continuidad del bosque a lo largo del tiempo. La temperatura, radiación y humedad del suelo son los factores que más afectan a la instalación de las plántulas y la supervivencia de las plantas en los bosques australes (Heinemann *et al.* 2000, Martínez Pastur *et al.* 2007, 2011b). Las principales limitantes en la instalación, suele ser la disponibilidad de semillas o la disponibilidad de micrositios adecuados para la germinación y la supervivencia de las plantas (Clark *et al.* 1999).

El éxito de la instalación de las plántulas comienza durante la etapa de post-dispersión, donde se determina la cantidad de nueces viables que sobreviven a los distintos factores limitantes bióticos (como el forrajeo) y abióticos (como la estratificación) (como se ha estudiado en el Capítulo 4 de esta Tesis). Luego de la germinación de las nueces, otros factores podrían actuar como limitantes en el crecimiento de las plántulas, como hongos que producen “damping off” a las plántulas instaladas recientemente (Tabin *et al.* 2009), o insectos defoliadores que atacan a las plantas (Bauerle 1997).

La supervivencia de las plantas depende de los rasgos ecofisiológicos de las especies como la tolerancia a la sombra. La dinámica natural de los bosques está generalmente asociada a pequeños disturbios como es la generación de claros de dosel, que estimulan el crecimiento en altura de las plantas, debido al aumento en la disponibilidad de los recursos como la luz, humedad del suelo, nutrientes y microhabitats (Rusch 1992, Heinemann *et al.* 2000, Veblen *et al.* 2004, Promis 2009, Martínez Pastur *et al.* 2011b). En los bosques de *N. pumilio*, las plantas generalmente sobreviven en el sotobosque por largos períodos de tiempo (Rebertus y Veblen 1993, Cuevas 2000), respondiendo con un mayor crecimiento a la apertura de claros de dosel, lo que implica una mayor incidencia de la luz o radiación solar. Por su parte, las plantas de *N. betuloides* también responden rápidamente a la formación de grandes claros de dosel (Promis 2009), aunque con una alta variabilidad espacial de su regeneración natural, sin que se haya podido determinar aún si existe una correlación clara con la estructura forestal o la heterogeneidad del dosel (Cruz *et al.* 2005, 2007). Al igual que la luz, la humedad del suelo también influye fuertemente en el proceso de instalación de *N. pumilio*, ya que su disminución reduce la supervivencia y el crecimiento de las plantas de regeneración (Heinemann *et al.* 2000, Martínez Pastur *et al.* 2007, 2011). Un efecto que se relaciona con la humedad, es la acción desecante generada por la exposición al viento, que actúa como un factor limitante en la instalación de las plántulas y supervivencia de las plantas en grandes claros o hacia el límite altitudinal (Frangi *et al.* 2004). Un aspecto importante a considerar dentro de la disponibilidad de luz y humedad, es cómo se benefician o dificultan la instalación y supervivencia de la regeneración (Heinemann *et al.* 2000, Martínez Pastur *et al.* 2011b) bajo distinta

composición específica del dosel arbóreo. En el caso de los bosques puros, se espera que las formaciones con dominancia de una especie forestal sean más propicias para la regeneración de dicha especie. Pero en caso de los bosques mixtos con similar proporción de dosel deciduo-siempreverde, la especie con mayor tolerancia a variaciones microclimáticas (en este caso *N. pumilio*) podría resultar beneficiada por sobre la especie con requerimientos de hábitat más específicos (en este caso *N. betuloides*) (considerando las particularidades vistas en el Capítulo 3).

Una variable muy importante a considerar es la cobertura del sotobosque sobre la densidad de plantas y los efectos que puede producir, así como sobre la distribución espacial de ellas. Heinemann *et al.* (2000) encontraron resultados positivos sobre la presencia del sotobosque para las plantas, debido al incremento de la humedad del suelo y el efecto sombra que puede ofrecer a las plantas. Otros estudios indican que las plantas del sotobosque pueden actuar como facilitadores o competidores, aumentando o reduciendo los impactos de ambientes estresantes (Frangi *et al.* 2004, Heinemann y Kitzberger 2006, Martínez Pastur *et al.* 2011a). Además, la micro-topografía en donde se presentan distintos microsítios como la hojarasca, la cobertura de plantas no vasculares y el suelo desnudo que pueden influenciar también en la humedad del suelo para un óptimo crecimiento de las plantas (Frangi *et al.* 2004, Martínez Pastur *et al.* 2012, Toro Manríquez *et al.* 2018).

Además de la variabilidad microambiental en las plantas de regeneración a nivel de rodal (como la humedad del suelo) (Gea *et al.* 2004, Martínez Pastur *et al.* 2011b), también es importante la relación en torno a localización geográfica (Toro Manríquez *et al.* 2016). Por ejemplo, el microclima en el interior del bosque de *Nothofagus* está fuertemente determinado por su altitud y cercanía al mar (Martínez Pastur *et al.* 2012). Esto determina variaciones en las temperaturas del aire y del suelo, tal como se ha demostrado en el Capítulo 2 y puede mostrar características muy diferentes para las plantas en las localizaciones geográficas estudiadas, como se ha visto en el Capítulo 4 para las etapas de dispersión de nueces.

## **5.2 Hipótesis de trabajo**

El éxito del establecimiento de los bosques mixtos es determinado por el grado de afectación por factores bióticos y abióticos durante las etapas de instalación y supervivencia de la regeneración, el cual depende de la tolerancia de las especies al sombreado y de la localización geográfica de esos bosques mixtos.

### 5.3 Objetivo específico

El objetivo de este capítulo fue cuantificar y analizar la dinámica de la instalación y supervivencia de la regeneración de cada especie en los diferentes tipos de bosque mixto y en cada localización geográfica a lo largo de tres ciclos consecutivos.

### 5.4 Materiales y métodos

#### 5.4.1 Caracterización y evaluación de la dinámica de la regeneración

En cada rodal se instalaron 5 parcelas permanentes ( $N = 60$ ) de  $500 \times 20$  cm ( $1 \text{ m}^2$ ), siguiendo la metodología de Martínez Pastur *et al.* (2011a), con el fin de caracterizar el banco de plantas y analizar la dinámica de la regeneración (instalación y supervivencia), además del crecimiento de estas. Estas parcelas se localizaron en torno a las trampas colectoras de biomasa que fueron descritas en el Capítulo 4. La selección de la ubicación de las parcelas se realizó siguiendo las metodologías empleadas para otros estudios de regeneración de *Nothofagus* en Tierra del Fuego (Cellini, 2010, Martínez Pastur *et al.* 2011a, Soler 2012, Martínez Pastur *et al.* 2013a), con el fin de establecer un diseño que permita describir la variabilidad de la distribución de la regeneración. Las parcelas se relevaron anualmente durante la época estival (Foto 5.1 A-C), registrando la instalación (plántulas germinadas durante la presente estación de crecimiento) y la supervivencia (plantas  $\geq 1$  año). A partir de enero 2014, las instalaciones (plántulas de 1 año) se individualizaron espacialmente por medio de coordenadas (x, y) con el fin de monitorear su crecimiento en altura y supervivencia hasta 2018. Así también las instalaciones en el año 2015 y 2016, se siguió la supervivencia hasta el año 2018 (siempre en el mes de enero, una medición al año). Asimismo, esta ubicación permitió caracterizar y analizar el patrón de distribución espacial (regular, agrupado o aleatorio) de las plantas de cada especie. La estimación de la edad se realizó a través del conteo de los mucrones que forman las yemas en el tallo de las plantas año tras año (Cuevas 2000), contabilizándose las plantas en seis categorías de edades: 1, 2, 3, 4, 5 y  $\geq 5$  años. La altura de cada planta correspondió a la longitud entre la base y el brote apical dominante vivo, extendiendo la planta.



**Foto 5.1.** A y B. Medición de plántulas y plantas de regeneración en parcela permanente (Foto: Cellini JM) C. Plántulas de *N. pumilio* y *N. betuloides* (Foto: Toro Manríquez, M)

Sobre las mismas parcelas permanentes donde se evaluó la regeneración se caracterizaron los diferentes micrositios en enero de 2014. Para ello se subdividió la parcela de  $500 \times 20$  cm en tramos de  $100 \times 20$  cm en los que se identificó la cobertura u ocupación por tipos de micrositio: residuos leñosos (tales como madera en descomposición), hojarasca, suelo desnudo, plantas vasculares (herbáceas y helechos, cualquiera sea su origen), y plantas no vasculares (briófitas tales como musgos y hepáticas). En cada tramo se estimó visualmente la proporción que cada tipo de micrositio ocupaba en la superficie analizada y luego se obtuvo un promedio para cada parcela. Esta metodología sigue la caracterización realizada por Toro Manríquez *et al.* (2018).

Para descartar el posible efecto de competencia del sotobosque sobre la instalación de plántulas de ambas especies de *Nothofagus*, se estableció un cuadrante de  $50 \times 50$  cm ( $0,25 \text{ m}^2$ ) junto a cada parcela permanente de regeneración manteniéndose testigos de parcelas sin remoción. Dentro del cuadrante se removió la biomasa aérea de todas las plantas del sotobosque, excepto los individuos de *Nothofagus* ya establecidos, y se mantuvo limpia de plantas vasculares y no vasculares durante las sucesivas estaciones de muestreo. Cada enero se cuantificó la instalación de nuevas plántulas.

#### 5.4.2 Análisis de datos

Como etapa siguiente a la descrita y analizada en el Capítulo 4, en esta etapa (Tabla 5.1 y Figura 5.1) se calculó el potencial de instalación de plántulas de regeneración (PI, millones/ha) a partir de la proporción de semillas viables que sobrevivieron a la etapa post-dispersiva en cada ciclo (C1, C2 y C3). Además, dicho potencial de instalación fue relativizado al área basal promedio de cada rodal (PI/AB, en millones/ $\text{m}^2/\text{ha}$ ). Posterior a ello, con la cantidad de instalaciones y que luego sobrevivieron 2 y 3 años, se obtuvo para cada cohorte la proporción de instalación efectiva (I, %) y las proporciones de supervivencia al año 1 (S1, %) y a los 2 años (S2, %) de instaladas (Figura 5.2), siempre en relación al potencial de instalación inicial promedio para cada rodal. Este análisis mostró las probabilidades de transición desde una semilla llena y viable a una planta con 3 años de edad. Todas las variables (PI, PI/AB, I, S1, S2) fueron analizadas mediante ANDEVAs considerando el tipo de bosque y la localización geográfica y cohortes 1, 2 y 3 como factores principales. Cuando fue necesario, las variables fueron transformadas mediante raíz cuadrada (en el caso de conteos y cantidades) o arcoseno de la raíz cuadrada (cuando representaron porcentajes) para alcanzar el supuesto de normalidad. Luego, se aplicó el test de Tukey ( $p < 0,05$ ) para la comparación de medias. Cuando se detectaron interacciones entre los factores de análisis, éstas fueron graficadas para su mejor interpretación. Para estos análisis se utilizó el software Statistica 7.0 © Stat Soft. Inc 1984-2004.



bosque y la localización geográfica como factores principales, siguiendo los mismos criterios antes expuestos para este análisis; g) Se analizó el Índice de agregación espacial de Morisita (1959) a través de ANDEVAS considerando el tipo de bosque y la localización geográfica y cohortes 1, 2 y 3 como factores principales siguiendo los mismos criterios antes expuestos para este análisis, con el fin de evaluar el patrón de distribución de las plantas. Este último fue calculado tanto para la distribución de plántulas recién instaladas (IM-I= Índice de Morisita para la instalación) y como para el total de plantas (IM-T= índice de Morisita para el total de la regeneración), a partir de la ecuación:

$$IM = \frac{q \sum_{i=1}^q n_i (n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

Donde  $q$  es el número total de parcelas,  $n_i$  es el número de plantas en la parcela  $i$ -ésima y  $N$  es el número total de plantas. Si el resultado de este índice es  $>1$ , el patrón de distribución de las plantas es agregado; si es igual a 1, la distribución es aleatoria; y si es menor a  $<1$ , la distribución es regular o normal (Morisita 1959); h) A través de ANDEVAS de dos vías se analizó la cobertura de micrositios utilizado por las plantas. Esta cobertura fue mostrada gráficamente para cada tipo de bosque y localización geográfica.

Por último, se aplicaron técnicas de estadística multivariada (análisis de redundancia o RDA) para determinar la influencia de las variables ambientales principales del suelo, coberturas de sotobosque, radiación solar y precipitación, sobre el potencial de regeneración, instalación efectiva y supervivencia de las plantas como variables respuesta para cada rodal.

Finalmente, para la etapa de instalación y supervivencia se aplicaron técnicas de análisis multivariado, utilizando las cantidades de los componentes reproductivos como variable respuesta, y las variables ambientales y de estructura forestal analizadas en los Capítulos 2 y 3 y micrositios como variables explicatorias. En particular, se seleccionó el Análisis de redundancia (RDA) debido a que la longitud del gradiente fue de 0,3 en esta etapa, siendo por tanto recomendable el uso de este método lineal. Este análisis permitió representar gráficamente la variación entre las observaciones, y seleccionar entre las variables explicatorias evaluadas aquellas que mejor se correlacionaron con los patrones observados (de acuerdo a su nivel de significancia según el Test de permutación de Monte Carlo,  $p < 0,05$ ). Los valores de cada ciclo analizado se promediaron para cada muestra. El total de las muestras por rodal (tipo de bosque  $\times$  localización geográfica; con códigos combinados: CNp, CM, CNb, MNp, MM, MNb) fueron consideradas en el análisis ( $N=120$  muestras). Para estos análisis se utilizó CANOCO 5 5.4 © Biometrics 1997-2014.

## 5.5 Resultados

### 5.5.1 Instalación de plántulas y supervivencia de las plantas

El potencial de instalación, tanto total como relativizado al área basal, presentó diferencias significativas por tipo de bosque, localización geográfica y cohorte para *N. pumilio* (Tabla 5.2). El número de plántulas que potencialmente podrían instalarse en Np (1,45 millones/ha), duplicó a las de M (0,74 millones/ha). Sin embargo, al relativizarlo por el área basal, el potencial de instalación en Np (0,022 millones/m<sup>2</sup>/ha) tan solo superó en 23% al de M (0,017 millones/m<sup>2</sup>). Respecto de la localización geográfica, la costa presentó significativamente menor potencial de instalación (0,87 millones/ha y 0,017 millones/m<sup>2</sup> al relativizarlo al área basal) que en montaña (1,32 millones/ha y 0,022 millones/m<sup>2</sup>, respectivamente). La instalación efectiva y las supervivencias al año 1 y al año 2 también presentaron diferencias significativas por tipo de bosque y localización geográfica, cuyos valores fueron más altos para Np que M. La instalación efectiva en Np fue del 64%, siendo la supervivencia al año 1 del 60% y la supervivencia al año 2 del 41%. En M, la instalación efectiva fue del 40%, siendo la supervivencia al año 1 del 64% y la supervivencia al año 2 del 26%. Respecto de la localización geográfica, la instalación efectiva y las supervivencias al año 1 y al año 2 fueron significativamente más altas en la montaña que en la costa. En cuanto a las cohortes, todas las variables presentaron diferencias significativas (PI, PI/AB, I%, S1% y S2%), teniendo la cohorte 1 los valores más bajos que en la cohorte 2 y cohorte 3. Las interacciones entre la localización y las cohortes ocurrieron debido a que la cohorte 2 presentó valores mayores en PI, I%, S1% y S2% en los bosques de montaña, mientras que otras interacciones se detectaron entre el tipo de bosque y la localización (en PI/AB y S2%), entre el tipo de bosque y el ciclo (para PI y PI/AB), resultando en interacciones triples para estas dos últimas variables (Anexo 5-I). Las interacciones a detalle (Tabla 4.14.1 para el C1, Tabla 4.14.2 para el C2 y Tabla 4.14.3 para el C3) fueron detectadas para la mayoría de las variables para todos los ciclos. Para PI, en el C1, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones, donde en montaña el potencial de instalación fue más alto en montaña que en costa para ambos tipos de bosque. En el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque para ambas localizaciones, donde fue más alto el potencial en Np. Para las localizaciones las diferencias fueron significativas para las dos especies, donde el potencial fue mayor en la montaña. En el C3, para los dos tipos de bosque, las diferencias fueron significativas con valores más altos para Np. Entre las localizaciones, el potencial fue más alto para costa que en montaña. Para PI/AB, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones para ambos tipos de bosque, donde fue significativamente mayor en montaña. En el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque para ambas localizaciones, donde en costa fue mayor para Nb y en montaña, mayor para Np. Entre las localizaciones, a diferencia del C1, se produjo diferencias significativas entre las localizaciones, mayor en costa que en montaña. Para el C3, las diferencias fueron

significativas entre los tipos de bosque de la montaña, con valores más altos para Np. En I, para el C1, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la costa, donde la proporción fue más alta en Np que en M. En el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque para ambas localizaciones, donde las proporciones de instalación fueron más altas en Np que en M y entre las localizaciones, fue significativamente mayor en montaña para ambos tipos de bosque. En el C3, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la costa, donde fue más alta la proporción en Np. Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas sólo en M, donde fue significativamente mayor en montaña. En S1, para el C1, las diferencias fueron significativas entre el tipo de bosque de la costa, donde la proporción de supervivencia fue más alta para M que Np. En el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque, donde las proporciones fueron más altas en Np que M. Entre las localizaciones para ambos tipos de bosque, fueron más altas en montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas entre el tipo de bosque, donde las proporciones fueron más altas para Np que M. Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas para ambos tipos de bosque, donde la proporción fue mayor en montaña.

**Tabla 5.2.** ANDEVA para evaluar los efectos del tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el potencial de instalación de plántulas, la instalación efectiva y la supervivencia de las plantas para la especie *N. pumilio*, a lo largo de tres cohortes (1, 2, 3).

Factor		PI	PI/AB	I	S1	S2
A: Tipo de bosque	Np	1,45 a	0,022 b	64,12 b	59,50 b	40,98 b
	M	0,74 b	0,017 a	39,86 a	34,45 a	25,85 a
	F	75,45	7,4	0,80	0,33	0,05
	(p)	(<0,001)	(0,008)	(0,008)	(0,007)	(0,004)
B: Localización	Costa	0,87 a	0,017 a	20,20 a	16,83 a	15,63 a
	Montaña	1,32 b	0,022 b	53,57 b	48,24 b	34,12 b
	F	29,22	4,96	9,81	9,21	8,42
	(p)	(<0,001)	(0,029)	(0,005)	(0,006)	(0,009)
C: Cohorte	1	0,11 a	0,002 a	23,70 a	23,58 a	22,59 a
	2	1,80 c	0,030 b	68,17 c	53,35 b	28,01 a
	3	1,38 b	0,027 b	56,84 b	56,48 b	45,10 b
	F	158,91	75,37	10,99	5,85	3,71
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(0,006)	(0,033)
A × B	F	2,81	9,88	1,93	3,36	4,51
	(p)	(0,098)	(0,002)	(0,179)	(0,081)	(0,046)
A × C	F	24,36	10,06	1,13	1,51	0,06
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,333)	(0,233)	(0,943)

Continuación tabla 5.2

$B \times C$	F	301,17	156,63	10,99	4,84	0,33
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(0,013)	(0,718)
$A \times B \times C$	F	23,21	4,23	0,39	1,26	2,08
	(p)	(<0,001)	(0,016)	(0,682)	(0,294)	(0,138)

PI = Potencial de instalación de plántulas (millones/ha), PI/AB = Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (millones/m<sup>2</sup>), I = Instalación efectiva (%), S1= Proporción de supervivencia al año 1 (%), S2= Proporción de supervivencia al año 2 (%). Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey p<0,05).

**Tabla 5.2.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.2 en el ciclo 1 (C1) para el tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el potencial de instalación de plántulas, la instalación efectiva y la supervivencia de las plantas *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
Localización	Potencial de instalación de plántulas (PI)	Np	M	F(p)
		Costa	0,02 A	0,01 A
	Montaña	0,16 B	0,24 B	1,04 (0,315)
	F(p)	10,11 (0,003)	12,63 (0,001)	
		Tipo de bosque		
Localización	Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (PI/AB)	Np	M	F(p)
	Costa	0,0002 A	0,0003 A	0,01 (0,911)
	Montaña	0,0030 B	0,004 B	1,28 (0,265)
	F(p)	10,38 (0,003)	12,27 (0,001)	
		Tipo de bosque		
Localización	Instalación efectiva (I)	Np	M	F(p)
	Costa	5,80 a	15,00 b	0,22 (0,001)
	Montaña	32,00	20,92	2,72 (0,113)
	F(p)	2,35 (0,156)	0,24 (0,629)	
		Tipo de bosque		
Localización	Proporción de supervivencia al año 1 (S1)	Np	M	F(p)
	Costa	5,80 a	15,00 b	0,11 (0,001)
	Montaña	31,63	20,92	2,55 (0,125)
	F(p)	2,29 (0,161)	0,24 (0,629)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 5.2.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.2 en el ciclo 2 (C2) para el tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el potencial de instalación de plántulas, la instalación efectiva y la supervivencia de las plantas *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
Potencial de instalación de plántulas (PI)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,53 bA	0,09 aA	40,87 (<0,001)
	Montaña	4,39 bB	2,19 aB	67,71 (<0,001)
	F(p)	492,63 (<0,001)	99,13 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (PI/AB)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,007 aB	0,05 bB	16,14 (<0,001)
	Montaña	0,071 bA	0,004 aA	45,24 (<0,001)
	F(p)	415,52 (<0,001)	17,81 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Instalación efectiva (I)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	11,89 bA	3,20 aA	49,46 (<0,001)
	Montaña	99,71 bB	70,57 aB	18,39 (<0,001)
	F(p)	2921,22 (<0,001)	101,77 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de supervivencia al año 1 (S1)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	10,63 bA	3,20 aA	10,86 (0,002)
	Montaña	82,14 bB	56,37 aB	11,66 (0,002)
	F(p)	433,74 (<0,001)	42,59 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 5.2.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.2 en el ciclo 3 (C3) para el tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el potencial de instalación de plántulas, la instalación efectiva y la supervivencia de las plantas *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
Potencial de instalación de plántulas (PI)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	2,94 bB	1,65 aB	11,66 (0,002)
	Montaña	0,67 bA	0,24 aA	18,83 (0,001)
	F(p)	152,21 (<0,001)	17,07 (<0,001)	

Continuación tabla 5.2.3

		Tipo de bosque		
Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (PI/AB)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	0,04 B	0,049 B	0,46 (0,504)
	Montaña	0,01 bA	0,004 aA	16,81 (<0,001)
	F(p)	105,22 (<0,001)	17,81 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Instalación efectiva (I)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	58,86 b	15,26 aA	56,30 (<0,001)
	Montaña	60,62	47,53 B	1,40 (0,245)
	F(p)	0,05 (0,823)	16,19 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de supervivencia al año 1 (S1)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	21,50 bA	12,63 aA	4,20 (0,048)
	Montaña	54,97 B	45,85 B	0,82 (0,371)
	F(p)	22,02 (<0,001)	17,01 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

El potencial de instalación de plántulas de *N. betuloides*, (que presentó menor proporción que *N. pumilio*), presentó diferencias significativas entre los tipos de bosque y las cohortes, pero no entre localizaciones geográficas (Tabla 5.3). La cantidad de plántulas potenciales en Nb (0,68 millones/ha) superó en el 30% a la cantidad de M (0,41 miles/ha). Sin embargo, relativizado al área basal, M (0,013 millones/m<sup>2</sup>) superó significativamente en el 38% a la cantidad de plántulas potenciales en Nb (0,008 millones/m<sup>2</sup>/ha). La instalación efectiva fue significativamente más alta en Nb (16%) que en M (7%), así como también la supervivencia al año 1 en Nb (14%) y M (6%), y la supervivencia al año 2 en Nb (13%) y M (6%). Todas las variables, con excepción del potencial de instalación de plántulas, presentaron diferencias significativas en la localización del paisaje (PI/AB, I%, S1%, S2%), con valores más altos para la montaña que la costa. En cuanto a las cohortes, todas las variables presentaron diferencias significativas, teniendo la cohorte 1 el valor más bajo en todas las variables que la cohorte 2 y la cohorte 3. Las interacciones fueron significativas en todas las combinaciones de factores y para todas las variables, excepto tipo de bosque x localización para el potencial de instalación, principalmente porque la interacción se dio entre la localización geográfica y la cohorte, no por el tipo de bosque. Las mismas se presentaron gráficamente en el Anexo 5-II. Las interacciones a detalle (Tabla 4.14.1 para el C1, Tabla 4.14.2 para el C2 y Tabla 4.14.3 para el C3) fueron detectadas en todas las variables para todos los ciclos. En PI, en el C1, las diferencias fueron significativas entre el tipo de bosque donde fue significativamente más alto en Np de la costa y en M de la montaña. Entre las localizaciones, las diferencias

fueron significativas para Nb, donde en la costa fue más alta que en montaña. En el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la costa, donde los valores fueron más altos en Nb. Entre las localizaciones, para ambos tipos de bosque, fue significativamente más alto en la montaña. En el C3, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la costa, donde fue más alta en Nb que en M. Entre las localizaciones, se presentó diferencias significativas entre la localización para Nb, cuyo valor fue más alto en costa que en montaña. En PI/AB, para el C1, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque para ambas localizaciones, donde los valores fueron más altos en Nb de la costa y en M de la montaña. Entre las localizaciones, sólo en Nb se dio las diferencias, donde fue más alta en costa. En el C2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la montaña, donde el potencial fue más alto para M que Np. Entre las localizaciones para ambas especies, fue significativamente más alto en montaña. Para el C3, Entre las localizaciones, ambos tipos de bosque fueron significativamente más altos en la costa. Para I, S1 y S2 en todas las cohortes, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque para ambas localizaciones, son de los valores fueron más altos en Nb. Entre las localizaciones, la montaña presentó proporciones significativamente más altas que en la costa.

**Tabla 5.3.** ANDEVA para evaluar los efectos del tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el potencial de instalación de plántulas, la instalación efectiva y la supervivencia de las plantas para la especie *N. betuloides*, a lo largo de tres cohortes (1, 2, 3).

Factor	PI	PI/AB	I	S1	S2	
A: Tipo de bosque	Nb	0,68 b	0,008 a	15,20 b	14,21 b	13,22 b
	M	0,41 a	0,013 b	6,91 a	6,50 a	5,91 a
	F	5,68	6,22	27,01	28,22	30,86
	(p)	(0,020)	(0,015)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
B: Localización	Costa	0,44	0,008 a	5,57 a	4,52 a	3,44 a
	Montaña	0,64	0,013 b	16,44 b	16,02 b	15,48 b
	F	3,02	4,84	34,51	40,48	48,52
	(p)	(0,086)	(0,031)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
C: Cohorte	1	0,36 a	0,006 a	8,33 a	8,33 a	7,90 a
	2	0,87 b	0,008 a	11,02 ab	9,77 a	8,16 a
	3	0,40 a	0,018 b	14,37 b	13,50 b	13,11 b
	F	16,14	20,91	10,26	9,50	11,03
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B	F	4,40	8,29	5,98	8,46	12,92
	(p)	(0,039)	(0,005)	(0,024)	(0,009)	(0,002)
A × C	F	0,34	7,30	3,85	3,76	4,03
	(p)	(0,712)	(0,001)	(0,030)	(0,032)	(0,026)

Continuación tabla 5.3

B × C	F	49,32	53,88	13,53	15,84	16,56
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)
A × B × C	F	3,80	6,66	6,74	7,84	7,73
	(p)	(0,025)	(0,002)	(0,003)	(0,001)	(0,002)

PI = Potencial de instalación de plántulas (millones/ha), PI/AB = Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (millones/m<sup>2</sup>), I = Instalación efectiva (%), S1= Proporción de supervivencia al año 1 (%), S2= Proporción de supervivencia al año 2 (%). Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey p<0,05).

**Tabla 5.3.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.3 en el ciclo 1 (C1) para el tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el potencial de instalación de plántulas, la instalación efectiva y la supervivencia de las plantas *N. betuloides*

		Tipo de bosque			
		Potencial de instalación de plántulas (PI)	Nb	M	F(p)
Localización	Costa		1,01 bB	0,13 a	14,49 (0,001)
	Montaña		0,06 aA	0,24 b	5,46 (0,025)
	F(p)		17,50 (<0,001)	1,66 (0,205)	
		Tipo de bosque			
		Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (PI/AB)	Nb	M	F(p)
Localización	Costa		0,012 bB	0,005 a	5,56 (0,024)
	Montaña		0,001 aA	0,007 b	8,66 (0,006)
	F(p)		18,32 (<0,001)	0,80 (0,376)	
		Tipo de bosque			
		Instalación efectiva (I)	Nb	M	F(p)
Localización	Costa		7,29 bA	0,00 aA	6,05 (0,022)
	Montaña		19,00 bB	5,91 aB	15,60 (0,002)
	F(p)		6,92 (0,017)	25,72 (<0,001)	
		Tipo de bosque			
		Proporción de supervivencia al año 1 (S1)	Nb	M	F(p)
Localización	Costa		7,29 bA	0,00 aA	6,05 (0,022)
	Montaña		19,00 bB	5,91 aB	15,60 (0,002)
	F(p)		6,92 (0,017)	25,72 (<0,001)	
		Tipo de bosque			
		Proporción de supervivencia al año 2 (S2)	Nb	M	F(p)
Localización	Costa		6,24 bA	0,00 aA	5,69 (0,026)
	Montaña		19,00 bB	5,91 aB	15,60 (0,002)
	F(p)		9,98 (0,005)	25,72 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 5.3.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.3 en el ciclo 2 (C2) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el potencial de instalación de plántulas, la instalación efectiva y la supervivencia de las plantas *N. betuloides*

		Tipo de bosque		
Potencial de instalación de plántulas (PI)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	0,28 bA	0,11 aA	5,11 (0,029)
	Montaña	1,64 B	1,44 B	0,19 (0,663)
	F(p)	13,52 (0,001)	24,77 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (PI/AB)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	0,004 A	0,004 A	0,20 (0,657)
	Montaña	0,018 aB	0,044 bB	8,62 (0,006)
	F(p)	12,44 (0,001)	24,58 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Instalación efectiva (I)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	10,17 bA	0,00 aA	32,95 (<0,001)
	Montaña	31,00 bB	10,11 aB	44,08 (<0,001)
	F(p)	29,68 (<0,001)	40,11 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de supervivencia al año 1 (S1)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	8,17 bA	0,00 aA	21,71 (<0,001)
	Montaña	30,62 bB	9,22 aB	46,81 (<0,001)
	F(p)	34,40 (<0,001)	37,73 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de supervivencia al año 2 (S2)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	5,17 bA	0,00 aA	20,49 (<0,001)
	Montaña	30,50 bB	7,22 aB	59,04 (<0,001)
	F(p)	47,85 (<0,001)	34,99 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 5.3.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.3 en el ciclo 3 (C3) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el potencial de instalación de plántulas, la instalación efectiva y la supervivencia de las plantas *N. betuloides*

		Tipo de bosque		
Potencial de instalación de plántulas (PI)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	0,81 bB	0,32 a	5,77 (0,021)
	Montaña	0,28 A	0,19	0,96 (0,332)
	F(p)	6,32 (0,016)	3,41 (0,073)	
		Tipo de bosque		
Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (PI/AB)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	0,010 B	0,014 B	1,50 (0,228)
	Montaña	0,003 A	0,001 A	2,19 (0,148)
	F(p)	7,51 (0,009)	8,36 (0,006)	
		Tipo de bosque		
Instalación efectiva (I)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	6,87 bA	0,58 aA	7,84 (0,009)
	Montaña	40,8 bB	11,60 aB	16,92 (0,001)
	F(p)	30,28 (<0,001)	90,14 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de supervivencia al año 1 (S1)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	4,50 bA	0,11 aA	10,53 (0,003)
	Montaña	40,8 bB	11,20 aB	17,44 (0,001)
	F(p)	40,59 (<0,001)	99,33 (<0,001)	
		Tipo de bosque		
Proporción de supervivencia al año 2 (S2)		Nb	M	F(p)
Localización	Costa	3,50	0,11	9,81 (0,004)
	Montaña	40,8	11,00	17,71 (0,001)
	F(p)	44,42 (<0,001)	99,29 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

El potencial de instalación de plántulas dentro de M fue significativamente diferente para todas las variables (PI, PI/AB, I%, S1%, S2%) entre las especies, superando *N. pumilio* a *N. betuloides* (Tabla 5.4). Sin embargo, *N. betuloides* (0,013 millones/m<sup>2</sup>/ha) presentó un PI/AB significativamente mayor que *N. pumilio* (0,008 millones/m<sup>2</sup>/ha). En la localización geográfica, las variables (PI/AB, I%, S1% y S2%) fueron significativamente mayores en montaña que en costa. En cuanto a las cohortes, todas las variables presentaron diferencias significativas (PI, PS/AB, I%, S1%, S2%), teniendo la cohorte 1 el valor más bajo en el potencial de instalación de plántulas que la cohorte 2 y la cohorte 3, y por ende la cohorte 1 tuvo valores

significativamente más bajos en la instalación efectiva y las supervivencias. Las interacciones fueron significativas para todas las variables en especies × cohorte, localización geográfica × cohorte, y en la interacción triple, excepto para la supervivencia al año 2 entre localización geográfica × cohorte. Esto se debió principalmente a la diferencia entre costa y montaña ambas especies, tal como se observó en el anexo al representarlas gráficamente (Anexo 5-III). Las interacciones a detalle (Tabla 4.14.1 para la cohorte 1, Tabla 4.14.2 para la cohorte 2 y Tabla 4.14.3 para la cohorte 3) fueron detectadas en todas las variables para todas las cohortes. Para PI, en la cohorte 1, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la costa, donde los valores fueron más altos para *N. betuloides*. Entre las localizaciones, los valores más altos fueron en montaña para *N. pumilio*. En la cohorte 2, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque de la costa, donde los valores fueron más altos en *N. pumilio* que *N. betuloides*. Entre las localizaciones, para ambas especies fue significativamente más alta en montaña. En la cohorte 3, las diferencias fueron significativas entre las especies, donde fue significativamente más alta en *N. pumilio*. Entre las localizaciones, fue significativamente más alta en *N. pumilio* de la costa. Para PI/AB, en la cohorte 1, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque, donde el valor de potencial más alto fue para *N. betuloides* en la costa. Entre las localizaciones, el potencial fue significativamente más alto en montaña que en la costa. En la cohorte 2, se presentó diferencias significativas entre las localizaciones para ambas especies, donde fue significativamente más alto en montaña. En la cohorte 3, las diferencias fueron significativas entre las especies de la costa, cuyo valor fue más alto para *N. pumilio*. Entre las localizaciones, este potencial fue significativamente mayor en costa para ambas especies. Para I, S1 y S2 en la cohorte 1, las diferencias fueron significativas entre las especies, donde las proporciones fueron más altas en *N. pumilio*. Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas entre las localizaciones para *N. betuloides*, debido a que en la costa no hubo instalación efectiva. En la cohorte 2, se presentó diferencias significativas entre las especies, debido a en la montaña, la instalación y supervivencia fue más alta para *N. pumilio* que *N. betuloides*. Entre las localizaciones, fue significativamente más alta en la montaña y en *N. betuloides*, no hubo instalación efectiva en la costa. En la cohorte 3, se presentó diferencias significativas entre las especies, con mayores proporciones nuevamente para *N. pumilio*. Entre las localizaciones para ambas especies, fueron significativamente más alta en montaña.

**Tabla 5.4.** ANDEVA para evaluar las diferencias dentro del bosque mixto sobre el potencial de instalación de plántulas, la instalación efectiva y la supervivencia de las plantas, de acuerdo a su composición de especies (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña), a lo largo de tres cohortes (1, 2, 3).

Factor		PI	PI/AB	I	S1	S2
A: Especie	<i>N. pumilio</i>	0,74 b	0,017 b	39,86 b	34,45 b	25,85 b
	<i>N. betuloides</i>	0,41 a	0,013 a	6,91 a	6,50 a	5,91 a
	F	12,87	6,22	10,28	7,97	14,79
	(p)	(0,001)	(0,015)	(0,004)	(0,010)	(0,001)
B: Localización	Costa	0,39 a	0,008 a	8,91 a	8,76 a	8,23 a
	Montaña	0,76 b	0,013 b	29,97 b	25,92 b	19,6 b
	F	16,27	4,84	3,01	1,79	1,95
	(p)	(<0,001)	(0,031)	(0,007)	(0,009)	(0,001)
C: Cohorte	1	0,16 a	0,006 a	13,46 a	13,46 a	13,38 a
	2	0,96 c	0,008 a	33,79 b	25,75 b	15,86 b
	3	0,60 b	0,018 b	30,51 b	28,65 b	22,99 b
	F	33,86	20,91	8,66	7,48	7,61
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(0,001)	(0,002)	(0,001)
A × B	F	0,53	8,29	0,42	0,10	0,04
	(p)	(0,470)	(0,005)	(0,526)	(0,754)	(0,841)
A × C	F	7,41	7,30	5,69	4,88	4,54
	(p)	(0,001)	(0,001)	(0,006)	(0,012)	(0,016)
B × C	F	82,66	53,88	9,87	3,84	1,73
	(p)	(<0,001)	(<0,001)	(<0,001)	(0,029)	(0,189)
A × B × C	F	14,20	6,66	9,66	4,17	3,38
	(p)	(<0,001)	(0,002)	(<0,001)	(0,022)	(0,043)

PI = Potencial de instalación de plántulas (millones/ha), PI/AB = Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (millones/m<sup>2</sup>), I = Instalación efectiva (%), S1= Proporción de supervivencia al año 1 (%), S2= Proporción de supervivencia al año 2 (%). Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey p<0,05).

**Tabla 5.4.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.4 en el ciclo 1 (C1) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el potencial de instalación de plántulas, la instalación efectiva y la supervivencia de las plantas

Potencial de instalación de plántulas (PI)		Especie		F(p)
		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	
Localización	Costa	0,01 aA	0,13 b	5,36 (0,026)
	Montaña	0,24 B	0,24	0,00 (0,970)
	F(p)	12,62 (0,001)	1,66 (0,205)	

Continuación tabla 5.4.1

		Especie		
Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (PI/AB)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,0003 aA	0,005 b	6,41 (0,016)
	Montaña	0,0043 B	0,007	1,49 (0,230)
	F(p)	12,27 (0,001)	0,80 (0,376)	
		Especie		
Instalación efectiva (I)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	15,00 b	0,00 aA	45,00 (<0,001)
	Montaña	20,92 b	5,91 aB	7,24 (0,014)
	F(p)	0,24 (0,629)	25,72 (<0,001)	
		Especie		
Proporción de supervivencia al año 1 (S1)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	15,00 b	0,00 aA	45,00 (<0,001)
	Montaña	20,92 b	5,91 aB	7,24 (0,014)
	F(p)	0,24 (0,629)	25,72 (<0,001)	
		Especie		
Proporción de supervivencia al año 2 (S2)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	14,00 b	0,00 aA	55,00 (<0,001)
	Montaña	20,92 b	5,91 aB	7,24 (0,014)
	F(p)	0,33 (0,573)	25,72 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 5.4.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.4 en el ciclo 2 (C2) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el potencial de instalación de plántulas, la instalación efectiva y la supervivencia de las plantas

		Especie		
Potencial de instalación de plántulas (PI)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,09 A	0,11 A	0,23 (0,638)
	Montaña	2,19 bB	1,44 aB	4,78 (0,035)
	F(p)	90,13 (<0,001)	24,77 (<0,001)	
		Especie		
Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (PI/AB)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,003 A	0,004 A	1,15 (0,290)
	Montaña	0,038 B	0,043 B	0,37 (0,544)
	F(p)	84,85 (<0,001)	24,58 (<0,001)	

Continuación tabla 5.4.2

		Especie		
	Instalación efectiva (I)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	3,20 A	0,00 A	3,26 (0,085)
	Montaña	70,58 bB	10,11 aB	69,66 (<0,001)
	F(p)	92,59 (<0,001)	40,11 (<0,001)	
		Especie		
	Proporción de supervivencia al año 1 (S1)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	3,20 A	0,00 A	3,26 (0,085)
	Montaña	56,37 bB	9,22 aB	40,48 (<0,001)
	F(p)	42,59 (<0,001)	37,37 (<0,001)	
		Especie		
	Proporción de supervivencia al año 2 (S2)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	3,20 A	0,00 A	3,26 (0,085)
	Montaña	29,10 bB	7,22 aB	58,08 (<0,001)
	F(p)	23,65 (<0,001)	34,99 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 5.4.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.4 en el ciclo 3 (C3) para el bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el potencial de instalación de plántulas, la instalación efectiva y la supervivencia de las plantas

		Especie		
	Potencial de instalación de plántulas (PI)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	1,65 bB	0,32 a	14,97 (<0,001)
	Montaña	0,24 bA	0,19 a	0,81 (0,375)
	F(p)	17,07 (<0,001)	3,41 (0,073)	
		Especie		
	Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (PI/AB)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	0,049 bB	0,014 aB	10,12 (0,003)
	Montaña	0,004 A	0,006 A	0,69 (0,410)
	F(p)	17,81 (<0,001)	8,36 (0,006)	
		Especie		
	Instalación efectiva (I)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	15,26 bA	0,58 aA	12,84 (0,001)
	Montaña	47,53 bB	11,6 aB	13,36 (0,001)
	F(p)	16,19 (<0,001)	90,14 (<0,001)	

Continuación tabla 5.4.3

		Especie		
Proporción de supervivencia al año 1 (S1)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	12,63 bA	0,11 aA	11,69 (0,002)
	Montaña	45,85 bB	11,20 aB	11,61 (0,002)
	F(p)	17,01 (<0,001)	99,33 (<0,001)	

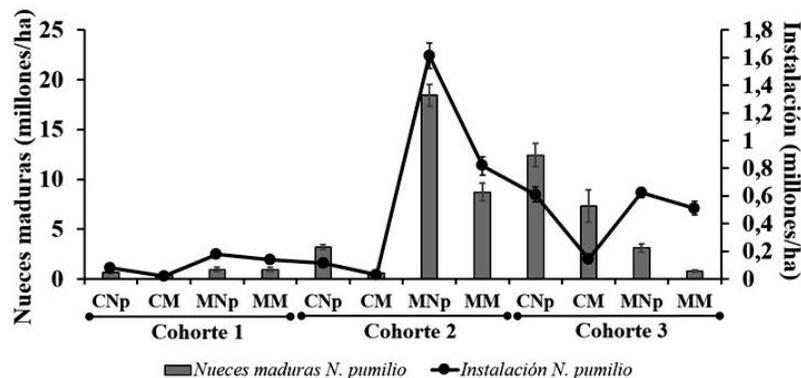
		Especie		
Proporción de supervivencia al año 2 (S2)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	11,68 bA	0,11 aA	11,07 (0,002)
	Montaña	31,78 bB	11,00 aB	9,67 (0,004)
	F(p)	12,12 (0,001)	99,29 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

## 5.5.2 Dinámica de la regeneración

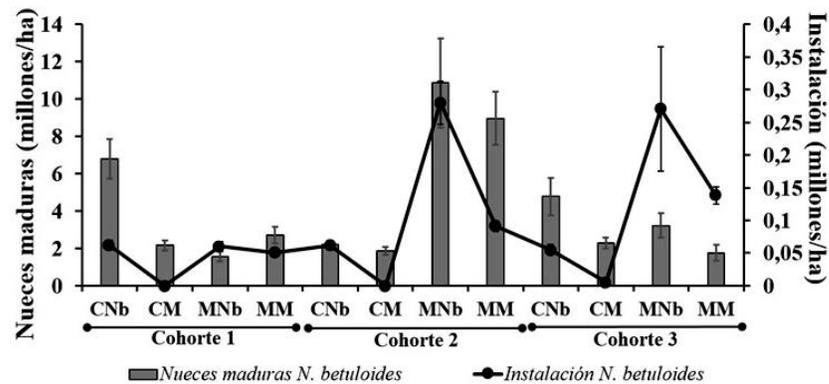
- **Instalación de plántulas y proporción de nueces**

La instalación de plántulas de *N. pumilio* varió entre 0,02 y 1,6 millones/ha, siendo esta proporcional a la producción anual de nueces maduras en las diferentes cohortes (Figura 5.2). En la cohorte 1 todo fue bajo, mientras que la cohorte 2 hubo mayor dispersión de nueces maduras y mayor instalación de plántulas y donde hubo menor dispersión, hubo menor instalación. En el ciclo 3 la dispersión de nueces y la instalación de plántulas fue proporcional en costa, pero no en la montaña.



**Figura 5.2.** Instalación total de plántulas de regeneración (líneas) y dispersión total de nueces maduras (barras) para *N. pumilio* en cada tipo de bosque × localización. CM= Costa-bosque mixto, CNp= Costa-bosque con dominancia de *N. pumilio*, MM= Montaña-bosque mixto, MNp= Montaña-bosque con dominancia de *N. pumilio* a lo largo de tres cohortes. Las barras corresponden al error estándar de cada variable.

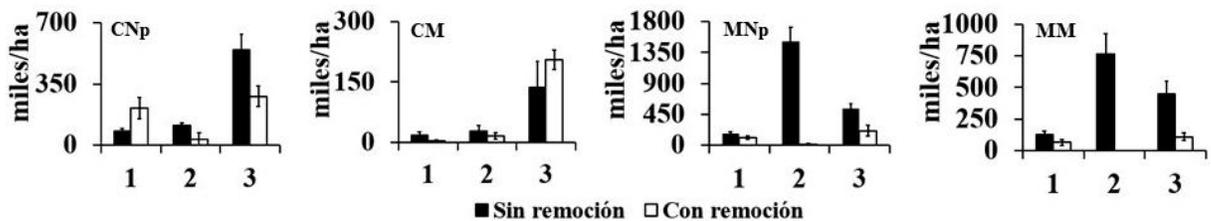
En cambio, la instalación de *N. betuloides* varió entre 0 y 0,28 millones/ha y fue proporcional a la producción de nueces maduras en cada rodal de costa y montaña (Figura 5.3). Independientemente de la variabilidad interanual detectada, dentro de cada cohorte, los rodales con mayor producción de nueces maduras también mostraron mayor instalación de plántulas. Además, tanto en la cohorte 2 como en la cohorte 3, la instalación de plántulas fue mayor en la montaña que en la costa.



**Figura 5.3.** Instalación total de plántulas de regeneración (líneas) y dispersión total de nueces maduras (barras) para *N. betuloides* en cada tipo de bosque × localización. CM= Costa-bosque mixto, CNb= Costa-bosque con dominancia de *N. betuloides*, MM= Montaña-bosque mixto, MNb= Montaña-bosque con dominancia de *N. betuloides* a lo largo de tres cohortes. Las barras corresponden al error estándar de cada variable.

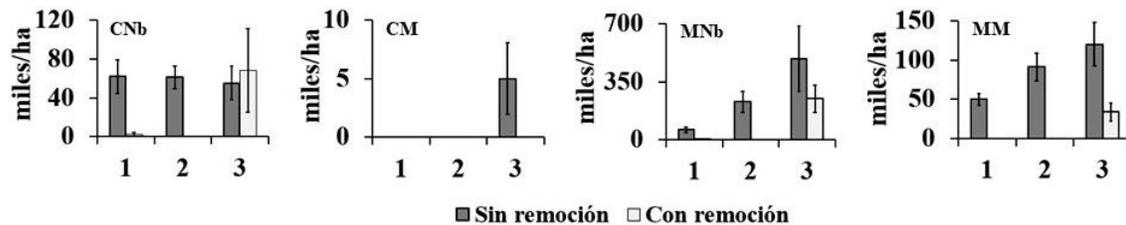
- **Densidad, edad y crecimiento de las plántulas**

Al comparar la instalación de plántulas de *N. pumilio* en las parcelas sin remoción respecto de las parcelas de remoción del sotobosque, se observó que las instalaciones fueron variables entre las parcelas y en las cohortes (Figura 5.4). Los valores entre ambas situaciones fueron similares o levemente menores en las parcelas de remoción, excepto en CNp en la cohorte 1 y CM en la cohorte 2, en los cuales las instalaciones fueron mayores en las parcelas de remoción ( $212 \pm 198$  y  $204 \pm 76$  miles/ha, respectivamente) que en las parcelas sin remoción ( $81 \pm 42$  y  $136 \pm 204$  miles/ha, respectivamente).



**Figura 5.4.** Instalación de plántulas de *N. pumilio* en las parcelas sin remoción y las parcelas con remoción de sotobosque de las diferentes cohortes analizadas (1, 2 y 3). CM= Costa-bosque mixto, CNp= Costa-bosque con dominancia de *N. pumilio*, MM= Montaña-bosque mixto, MNp= Montaña-bosque con dominancia de *N. pumilio*. Las barras corresponden al error estándar de cada variable.

Por otro lado, al comparar las parcelas sin remoción con las parcelas de remoción del sotobosque para *N. betuloides* (Figura 5.5), se observó que las instalaciones de plántulas fueron mayores en las parcelas sin remoción o incluso estuvieron ausentes en las parcelas de remoción. Excepto durante la cohorte 3, cuando se observaron valores similares en ambas situaciones en CNb ( $55 \pm 54$  miles/ha en las parcelas sin remoción y  $68 \pm 136$  miles/ha en las parcelas con remoción), MNb ( $489 \pm 624$  miles/ha en las parcelas sin remoción y  $248 \pm 264$  miles/ha en las parcelas con remoción) y MM, ( $120 \pm 87$  miles/ha en las parcelas sin remoción y  $34 \pm 37$  miles/ha en las parcelas con remoción).



**Figura 5.5.** Instalación de plántulas de *N. betuloides* en las parcelas sin remoción y las parcelas con remoción de sotobosque de las diferentes cohortes analizadas (1, 2 y 3). CM= Costa-bosque mixto, CNb= Costa-bosque con dominancia de *N. betuloides*, MM= Montaña-bosque mixto, MNb= Montaña-bosque con dominancia de *N. betuloides*. Las barras corresponden al error estándar de cada variable.

La densidad total de plantas en *N. pumilio* (que incluye a las plántulas recién germinadas ese año y >1 año), presentó diferencias significativas entre las localizaciones (mayor densidad en montaña que en costa), además, tuvo una importante variación interanual, ya que la misma fue incrementándose significativamente entre los años de seguimiento (A1 a A3) (de 604 miles/ha a poco más de 1 millón/ha para Np) (Tabla 5.5). Las interacciones (Anexo 5-IVA), mostraron que las principales diferencias se observaron entre ambas localizaciones geográficas, diferenciándose principalmente entre costa y montaña. Además, la densidad de plantas en ambos tipos de bosque fue diferente entre los años de seguimiento (mayor en M), incrementándose la densidad de plantas en A3 donde no hubo diferencias entre ambos tipos de bosque. A lo largo de los años de seguimiento, la montaña presentó mayor densidad de plantas que la costa. Para la densidad total de plantas, en todos los años se presentó diferencias significativas (A1: Tabla 5.5.1, A2: Tabla 5.5.2, A3: Tabla 5.5.3). En A1, se presentó diferencias significativas entre los tipos de bosque, con mayor densidad de plantas en la costa para Np y en la montaña para M. Entre las localizaciones, las diferencias fueron significativas entre costa y montaña para M, donde en esta última la densidad fue mayor comparado a la costa. En A2 y A3, las diferencias fueron significativas entre los tipos de bosque solo para la costa (Np > M). Entre las localizaciones, la densidad fue significativamente más alta en montaña.

**Tabla 5.5.** ANDEVAs para evaluar los efectos del tipo de bosque (Np y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la densidad total de plantas (miles/ha) de *N. pumilio*, a lo largo de tres años de seguimiento (A1, A2, A3)

	<b>Factor</b>	<b>Dt</b>
A: Tipo de bosque	Np	846,0
	M	751,3
	F ( <i>p</i> )	0,28 (0,597)
B: Localización	Costa	311,0 a
	Montaña	1286,3 b
	F ( <i>p</i> )	30,12 (<0,001)
C: Años	A1	604,5 a
	A2	706,8 b
	A3	1084,8 c
	F ( <i>p</i> )	83,73 (<0,001)
A × B	F ( <i>p</i> )	11,98 (0,001)
A × C	F ( <i>p</i> )	4,49 (0,014)
B × C	F ( <i>p</i> )	52,18 (<0,001)
A × B × C	F ( <i>p</i> )	0,77 (0,463)

Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 5.5.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.5 en el ciclo 1 (C1) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la densidad de plantas de *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
	Densidad total de plantas (Dt)	Np	M	F( <i>p</i> )
Localización	Costa	564 b	51 aA	19,07 (<0,001)
	Montaña	716 a	1499 bB	5,98 (0,025)
	F( <i>p</i> )	0,71 (0,410)	25,00 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 5.5.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.8 en el ciclo 2 (C2) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la densidad de plantas de *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
	Densidad total de plantas (Dt)	Np	M	F( <i>p</i> )
Localización	Costa	677 bA	78 aA	20,21 (<0,001)
	Montaña	2327 B	2317 B	0,00 (0,982)
	F( <i>p</i> )	27,31 (<0,001)	50,61 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 5.5.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 4.8 en el ciclo 3 (C3) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la la densidad de plantas de *N. pumilio*

		Tipo de bosque		
Densidad total de plantas (Dt)		Np	M	F(p)
Localización	Costa	1277 bA	215 aA	24,05 (<0,001)
	Montaña	2162 B	2573 B	0,68 (0,422)
	F(p)	7,33 (0,014)	29,26 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

La densidad total de plantas en *N. betuloides* presentó las mismas tendencias que en *N. pumilio* en cuanto a la mayor densidad en montaña y el progresivo aumento en los años de seguimiento (933 miles/ha a poco más de un millón/ha) (Tabla 5.7). Entre Nb y M las diferencias son significativas, siendo mayor la densidad de plantas en Nb. Dentro de las interacciones (Anexo 5-IVB), se observó que es considerable la mayor densidad en Nb de la montaña que en la costa, así como también fue mayor entre los años de seguimiento. Para la densidad total de plantas, en todos los años se presentó diferencias significativas. (A1: Tabla 5.6.1, A2: Tabla 5.6.2, A3: Tabla 5.6.3). Sin embargo, todos los años, tipos de bosque y localización, presentaron similar significancia. Hubo diferencias significativas entre los tipos de bosque, mayor en Nb en ambas localizaciones. Para los dos tipos de bosque, las diferencias fueron significativas entre localizaciones, donde fue mayor en montaña que en costa.

**Tabla 5.7.** ANDEVA para evaluar los efectos del tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la densidad total de plantas (miles/ha) de *N. betuloides*, a lo largo de tres años de seguimiento (A1, A2, A3)

Factor		Dt
A: Tipo de bosque	Nb	1841,7 b
	M	143,8 a
	F (p)	29,07 (<0,001)
B: Localización	Costa	180,8 a
	Montaña	1804,6 b
	F (p)	26,59 (<0,001)
C: Años	A1	933,5 a
	A2	976,5 b
	A3	1068,2 c
	F (p)	31,26 (<0,001)
A × B	F (p)	18,05 (<0,001)

Continuación tabla 5.6

A × C	F (p)	8,38 (<0,001)
B × C	F (p)	13,53 (<0,001)
A × B × C	F (p)	1,57 (0,214)

Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey p<0,05).

**Tabla 5.6.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.6 en el ciclo 1 (C1) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la la densidad de plantas de *N. betuloides*

		Tipo de bosque			
		Densidad total de plantas (Dt)	Nb	M	F(p)
Localización	Costa		368 bA	1,00 aA	7,69 (0,013)
	Montaña		3261 bB	276 aB	24,27 (<0,001)
	F(p)		22,18 (<0,001)	10,27 (0,004)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 5.6.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.6 en el ciclo 2 (C2) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la la densidad de plantas de *N. betuloides*

		Tipo de bosque			
		Densidad total de plantas (Dt)	Nb	M	F(p)
Localización	Costa		429 bA	1,00 aA	9,35 (0,007)
	Montaña		3509 bB	367 aB	23,42 (<0,001)
	F(p)		21,82 (<0,001)	20,91 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 5.6.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.6 en el ciclo 3 (C3) para el tipo de bosque (Nb y M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la la densidad de plantas de *N. betuloides*

		Tipo de bosque			
		Densidad total de plantas (Dt)	Nb	M	F(p)
Localización	Costa		463 bA	6,00 aA	9,24 (0,007)
	Montaña		4049 bB	496 aB	21,59 (<0,001)
	F(p)		21,36 (<0,001)	44,99 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

Comparando las densidades totales de ambas especies en el M, la densidad total de plantas fue significativamente más alta en *N. pumilio* que en *N. betuloides* (Tabla 5.7). Entre ambas localizaciones geográficas como se ha observado, fue más alta en montaña que en costa y entre los años de seguimiento aumentaron significativamente desde A1 a A3. En las interacciones (Anexo 5-IVC), se observó que tales

diferencias entre las especies y en cada año de seguimiento, fue nula la interacción al ser significativamente más alto en *N. pumilio* que *N. betuloides* y mayor en montaña que en costa. Para la densidad total de plantas, en todos los años se presentó diferencias significativas. (A1: Tabla 5.7.1, A2: Tabla 5.7.2, A3: Tabla 5.7.3). Sin embargo, todos los años, tipos de bosque y localización, tuvieron similar significancia. Se presentó diferencias significativas entre los tipos de bosque, donde la densidad fue más alta en *N. pumilio* que *N. betuloides*. Entre las localizaciones para ambas especies fue significativamente mayor en la montaña.

**Tabla 5.6.** ANDEVAS para evaluar las diferencias dentro del bosque mixto sobre la densidad total de plantas (miles/ha), de acuerdo a su composición de especies (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) a lo largo de tres años de seguimiento (A1, A2, A3)

Factor		Dt
A: Especie	<i>N. pumilio</i>	751,3 b
	<i>N. betuloides</i>	143,8 a
	F (p)	20,45 (<0,001)
B: Localización	Costa	25,8 a
	Montaña	964,0 b
	F (p)	36,51 (<0,001)
C: Años	A1	405,5 a
	A2	456,5 a
	A3	622,75 b
	F (p)	25,05 (<0,001)
A × B	F (p)	17,66 (<0,001)
A × C	F (p)	0,11 (0,888)
B × C	F (p)	21,18 (<0,001)
A × B × C	F (p)	10,05 (<0,001)

Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey p<0,05).

**Tabla 5.7.1.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.7 en el ciclo 1 (C1) para el tipo de bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la densidad de plantas

		Especie		
Densidad total de plantas (Dt)		<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa	51 bA	1,00 aA	7,22 (0,015)
	Montaña	1499 bB	276 aB	16,46 (0,001)
	F(p)	25,00 (<0,001)	10,27 (0,005)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 5.7.2.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.7 en el ciclo 2 (C2) para el tipo de bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la densidad de plantas

		Especie			
		Densidad total de plantas (Dt)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		78 bA	1,00 aA	5,75 (0,028)
	Montaña		2317 bB	367 aB	36,42 (<0,001)
	F(p)		50,61 (<0,001)	20,91 (<0,001)	

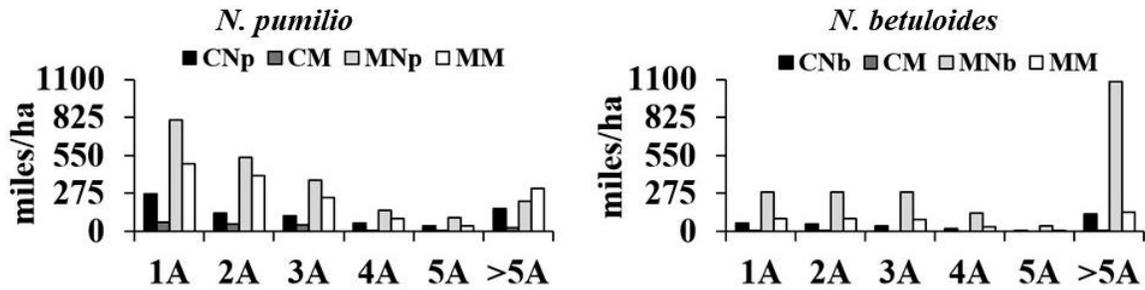
Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

**Tabla 5.7.3.** ANDEVA simples para evaluar las interacciones de la tabla 5.7 en el ciclo 3 (C3) para el tipo de bosque M (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre la densidad de plantas

		Especie			
		Densidad total de plantas (Dt)	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>	F(p)
Localización	Costa		215 bA	6,00 aA	4,08 (0,029)
	Montaña		2573 bB	496 aB	23,37 (<0,001)
	F(p)		29,26 (<0,001)	44,99 (<0,001)	

Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tipos de bosque y letra capital indican diferencias significativas entre localización

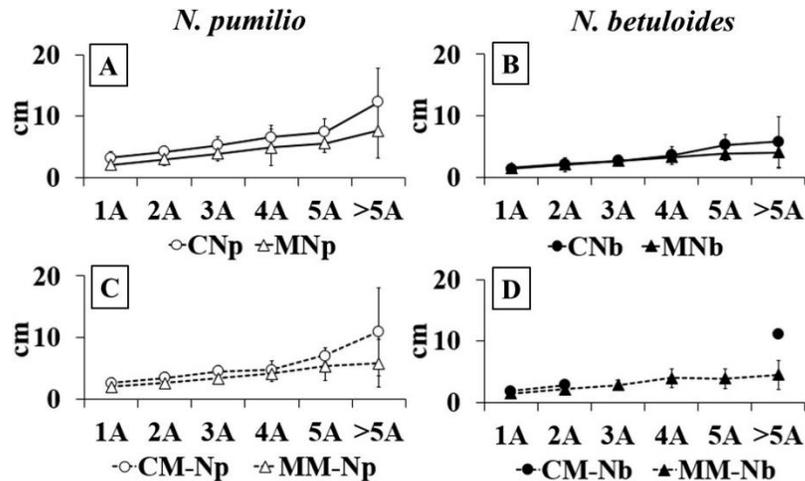
Para ambas especies se observó un patrón diferente de frecuencias de edades de las plantas de *N. betuloides* (Figura 5.6). *N. pumilio* mostró una reducción de frecuencias progresiva a medida que aumenta la edad de las plantas, siendo las edades 1 y 2 las más representativas (CNp = 268 miles/ha, CM= 68 miles/ha, MNp= 804 miles/ha y MM= 488 miles/ha en plantas de 1 año y CNp = 133 miles/ha, CM= 56 miles/ha, MNp= 534 miles/ha y MM= 403 miles/ha en plantas de 2 años). Esto fue más evidente en los rodales de montaña que en los rodales de costa. En cambio, para *N. betuloides* se observó un patrón diferente, una menor reducción de frecuencias entre las edades 1 y 2 años (CNb = 63 miles/ha, CM= 5 miles/ha, MNp= 284 miles/ha y MM= 93 miles/ha en plantas de 1 año y CNp = 51 miles/ha, CM= 1 miles/ha, MNp= 283 miles/ha y MM= 91 miles/ha en plantas de 2 años). Pese a la menor representatividad de las edades entre 3 y 5 años, la frecuencia de edades de plantas mayores a 5 años superan el millón de plantas/ha en rodales de MNb.



**Figura 5.6.** Densidad de regeneración de acuerdo a las edades de las plantas. CNp= Costa-bosque con dominancia de *N. pumilio*, CM= Costa-bosque mixto, MNp= Montaña-bosque con dominancia de *N. pumilio*, MM= Montaña-bosque mixto, CNb= Costa-bosque con dominancia de *N. betuloides*, MNb= Montaña-bosque con dominancia de *N. betuloides*.

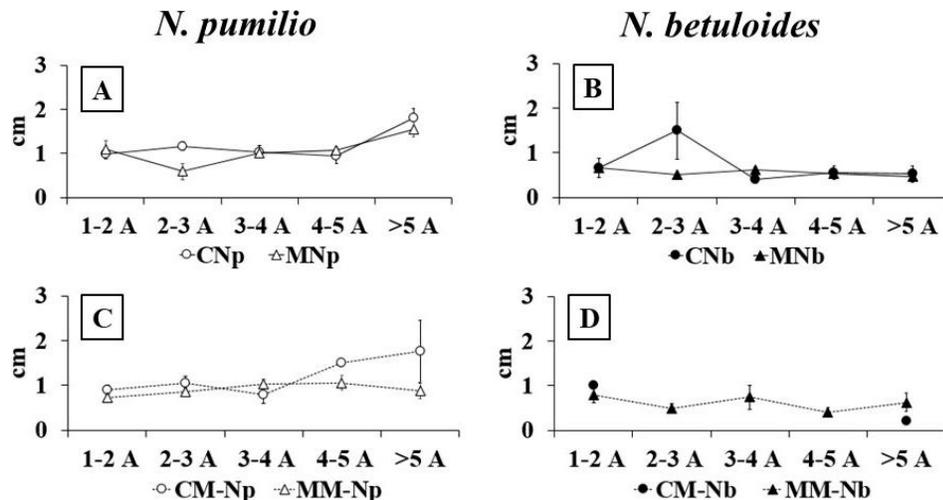
La altura promedio de las plantas se incrementó con la edad de las mismas en todos los tipos de bosque. Por otra parte, las plantas en cada edad fueron más altas en los rodales con predominancia de *N. pumilio* que en los de *N. betuloides*, e intermedia en los rodales igualmente mixtos. Asimismo, la localización geográfica mostró que las plantas de los rodales de la costa tuvieron mayor altura que los de montaña.

En la figura 5.7 A-D, se observó para cada rodal las diferencias de crecimiento en edades. La especie *N. pumilio* presentó diferencias entre la localización en el paisaje, mayor en CNp (1A=  $3,2 \pm 1,1$ ; 2A=  $4,2 \pm 1,0$ ; 3A=  $5,3 \pm 1,3$ ; 4A=  $6,6 \pm 1,9$ ; 5A=  $7,4 \pm 2,2$ ; >5A=  $12,3 \pm 5,6$ ) y de menor en MNp (1A=  $2,1 \pm 0,8$ ; 2A=  $3,0 \pm 1,0$ ; 3A=  $3,9 \pm 1,2$ ; 4A=  $4,9 \pm 3,0$ ; 5A=  $5,6 \pm 1,5$ ; >5A=  $7,7 \pm 4,5$ ) (Figura 5.7 A y C). Un patrón similar ocurrió entre los bosques M para esta especie. Para *N. betuloides* en los bosques CNb (1A=  $1,4 \pm 0,6$ ; 2A=  $2,0 \pm 1,1$ ; 3A=  $2,7 \pm 0,9$ ; 4A=  $3,5 \pm 1,4$ ; 5A=  $5,3 \pm 1,7$ ; >5A=  $5,7 \pm 4,1$ ) y MNb (1A=  $1,5 \pm 0,5$ ; 2A=  $2,1 \pm 0,6$ ; 3A=  $2,7 \pm 0,7$ ; 4A=  $3,3 \pm 0,8$ ; 5A=  $3,8 \pm 1,1$ ; >5A=  $4,0 \pm 2,5$ ), presentó similitudes en las alturas medias hasta el año 3, y se diferenciaron a partir del año 4 con alturas mayores en costa (Figura 5.7 B). En los bosques mixtos, no se encontraron presentes plantas de 3, 4 y 5 años para *N. betuloides* en costa, pero en las edades que se encontraron presentes (1, 2 y >5 años), las alturas fueron mayores en costa que en la montaña (Figura 5.7 D).



**Figura 5.7.** Altura media de las plantas de regeneración de *N. pumilio* (A), *N. betuloides* (B), y *N. pumilio* y *N. betuloides* en el bosque mixto (C y D), para cada rodal. CM= Costa-bosque mixto, CNp= Costa-bosque con dominancia de *N. pumilio*, CNb= Costa-bosque con dominancia de *N. betuloides*, MM= Montaña-bosque mixto, MNp= Montaña-bosque con dominancia de *N. pumilio*, MNb= Montaña-bosque con dominancia de *N. betuloides*.

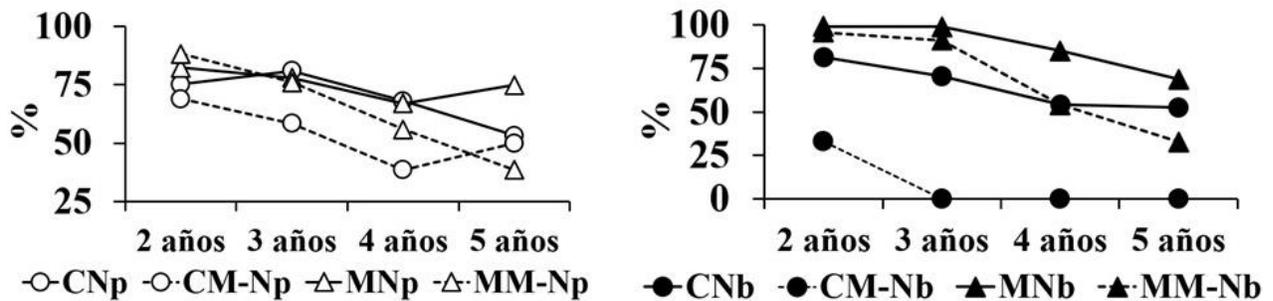
Por otro lado, se diferenci6 la tasa de crecimiento anual, que variaron entre los tres tipos de bosques. En la figura 5.8 A-D, se observ6 en detalle la variaci6n de las tasas de crecimiento, entre los rodales con dominancia de las especies y aquellos igualmente mixtos en ambas localizaciones geogr6ficas, cuya diferenciaci6n tuvo tendencia a ser constante a lo largo de los a6os, con excepciones entre la variaci6n de 2-3 a6os en Np y Nb en la costa, donde esta fue mayor (Figura 5.8 A y B). En los bosques igualmente mixtos, se mostr6 mayor diferenciaci6n en 4-5 A de la costa para la especie *N. pumilio*. Para *N. betuloides* en los mixtos de la costa (Figura 5.8 C y D), no hay representatividad de las edades.



**Figura 5.8.** Diferencia del crecimiento medio de las plantas de *N. pumilio* (A), *N. betuloides* (B), y *N. pumilio* y *N. betuloides* en el bosque mixto (C y D), para cada rodal. CM= Costa-bosque mixto, CNp= Costa-bosque con dominancia de *N. pumilio*, CNb= Costa-bosque con dominancia de *N. betuloides*, MM= Montaña-bosque mixto, MNp= Montaña-bosque con dominancia de *N. pumilio*, MNb= Montaña-bosque con dominancia de *N. betuloides*.

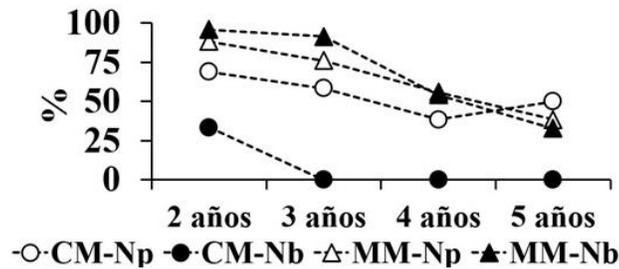
- **Supervivencia de las plantas de regeneración**

La supervivencia de plantas de *N. pumilio* (Figura 5.9) no varió con el tipo de bosque ( $F=0,09$ ;  $p=0,763$ ) ni con la localización geográfica ( $F=0,59$ ;  $p=0,446$ ), pero si con las edades de las plantas ( $F=17,9$ ;  $p<0,001$ ). La probabilidad de pasar a plantas de 2 y 3 años en promedio fue mayor (79-73%) que pasar de 4 y 5 años (57-54%). Por su parte, la supervivencia de plantas de *N. betuloides* (Figura 5.9) se vio afectada por el tipo de bosque ( $F=20,78$ ;  $p<0,001$ ). También la localización geográfica tuvo un efecto significativo ( $F=29,62$ ;  $p<0,001$ ), donde la supervivencia fue mayor en la montaña respecto a la costa. Incluso, dentro de CM sólo se observó supervivencia en plantas de 2 años y el resto de las edades estuvieron ausentes (Figura 5.9). Asimismo, la edad de las plantas influyó significativamente ( $F=16,26$ ;  $p<0,001$ ), dado que la probabilidad de pasar a plantas de 2 y 3 años fue mayor (77-65%) que de pasar a plantas de 4 y 5 años (48-39%).



**Figura 5.9.** Probabilidad de supervivencia (%) de acuerdo a las edades de las plantas y para ambas especies en cada uno de los rodales. CM= Costa-bosque mixto, CNp= Costa-bosque con predominancia de *N. pumilio*, CNb= Costa-bosque con predominancia de *N. betuloides*, MM= Montaña-bosque mixto, MNp= Montaña-bosque con predominancia de *N. pumilio*, MNb= Montaña-bosque con predominancia de *N. betuloides*.

Dentro del bosque mixto (Figura 5.10), la probabilidad de supervivencia de las plantas no se vio afectada por la especie ( $F=0,31$ ;  $p=0,576$ ) siendo de 59% para *N. pumilio* y 62% para *N. betuloides*. Se registró un efecto de la localización geográfica ( $F=15,07$ ;  $p<0,001$ ), ya que los sitios de montaña tuvieron un 67%, mientras que la costa un 50%. Asimismo, la edad de las plantas influyó significativamente ( $F=9,70$ ;  $p<0,001$ ), dado que la mayor supervivencia fue para plantas que pasaban a los 2 años (72%), similar entre las que pasaban a los 3 y 5 años (75-50%) y menor para las que pasaban a los 4 años (40%).



**Figura 5.10.** Probabilidad de supervivencia (%) de acuerdo a las edades de las plantas de *N. pumilio* y *N. betuloides* en los rodales mixtos. CM-Np= Costa-bosque mixto *N. pumilio*, CM-Nb= Costa-bosque mixto *N. betuloides*, MM= Montaña-bosque mixto *N. pumilio*, MM= Montaña-bosque mixto *N. betuloides*

- **Distribución espacial de las plantas y uso de microsítios**

Respecto a la distribución espacial de las plantas, el índice de Morisita para *N. pumilio* (Tabla 5.11) mostró que la especie en cada tipo de bosque, localización geográfica y ciclo, tanto en instalaciones y plantas totales, una distribución de forma agregada, debido a que el índice muestra valores mayores a 1 y sin diferencias significativas. En tanto *N. betuloides* (Tabla 5.12) mostró la especie en Nb se distribuye de forma agregada y en el M de forma regular. En la localización geográfica se presentaron diferencias significativas, cuya distribución en la costa fue regular y en la montaña agregada. Se observó alternancia de las distribuciones respecto a los años de seguimiento.

El índice de Morisita en el bosque mixto (Tabla 5.13), mostró que existen diferencias significativas entre los años de seguimiento, donde el año 1 para el total de plantas, presentó una distribución aleatoria. También se observaron diferencias significativas entre la localización geográfica para el total de plantas. Si bien ambas localizaciones presentaron distribución regular, en la montaña presentó un valor cercano a 1 (distribución aleatoria). La interacción entre localización y años fue significativa y por lo tanto este fenómeno diferencial se está dando por el año 1 de la montaña.

**Tabla 5.11.** ANDEVAs para evaluar los efectos del tipo de bosque (Np, M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el índice de agregación de las plantas de *N. pumilio* (Índice de Morisita), a lo largo de tres años de seguimiento (A1, A2, A3)

Factor		IM-I	IM-T
A: Tipo de bosque	Np	1,11	1,21
	M	1,17	1,30
	F (p)	0,03 (0,863)	1,71 (0,261)
B: Localización	Costa	1,08	1,27
	Montaña	1,20	1,24
	F (p)	0,13 (0,738)	4,55 (0,100)
C: Años	A1	1,18	1,33
	A2	1,01	1,21
	A3	1,23	1,23

Continuación tabla 5.11

	F ( <i>p</i> )	1,21 (0,348)	0,54 (0,603)
A × B	F ( <i>p</i> )	0,04 (0,853)	3,85 (0,121)
A × C	F ( <i>p</i> )	1,00 (0,411)	0,34 (0,718)
B × C	F ( <i>p</i> )	2,62 (0,133)	1,73 (0,237)
A × B × C	F ( <i>p</i> )	1,33 (0,318)	1,97 (0,202)

IM-I= Índice de Morisita para la instalación, IM-T= índice de Morisita para el total de plantas de regeneración. Valores >1 = distribución agregada, valores =1 = distribución aleatoria, valores < 1= distribución regular. Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 5.12.** ANDEVAs para evaluar los efectos del tipo de bosque (Nb, M) y la localización geográfica (costa y montaña) sobre el índice de agregación de las plantas de *N. betuloides* (Índice de Morisita), a lo largo de tres años de seguimiento (A1, A2, A3)

Factor		IM-I	IM-T
A: Tipo de bosque	Nb	1,36	1,28
	M	0,81	0,94
	F ( <i>p</i> )	4,65 (0,097)	1,71 (0,261)
B: Localización	Costa	0,69 a	0,84
	Montaña	1,49 b	1,38
	F ( <i>p</i> )	9,79 (0,035)	4,55 (0,100)
C: Años	A1	0,86	1,12
	A2	0,97	0,97
	A3	1,42	1,24
	F ( <i>p</i> )	2,39 (0,153)	0,54 (0,603)
A × B	F ( <i>p</i> )	0,00 (0,993)	3,85 (0,121)
A × C	F ( <i>p</i> )	0,36 (0,709)	0,34 (0,718)
B × C	F ( <i>p</i> )	0,28 (0,762)	1,73 (0,237)
A × B × C	F ( <i>p</i> )	1,55 (0,269)	1,97 (0,202)

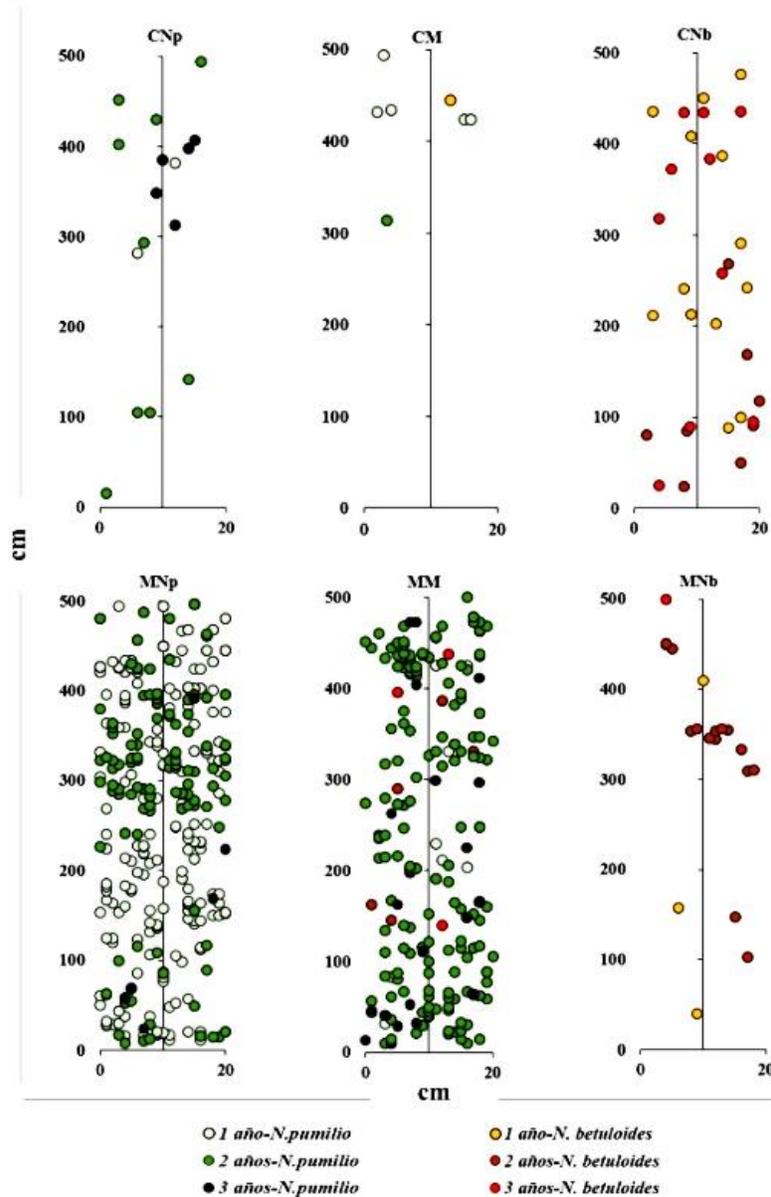
IM-I= Índice de Morisita para la instalación, IM-T= índice de Morisita para el total de plantas de regeneración. Valores >1 = distribución agregada, valores =1 = distribución aleatoria, valores < 1= distribución regular. Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

**Tabla 5.13.** ANDEVAs para evaluar las diferencias dentro del bosque mixto sobre el índice de agregación de las plantas de regeneración (Índice de Morisita), de acuerdo a su composición de especies (*N. pumilio* y *N. betuloides*) y la localización geográfica (costa y montaña) a lo largo de tres años de seguimiento (A1, A2, A3)

Factor		IM-I	IM-T
A: Especie	Np	1,17	1,3
	Nb	0,81	0,94
	F (p)	0,88 (0,402)	1,79 (0,252)
B: Localización	Costa	0,75	0,88
	Montaña	1,23	1,36
	F (p)	1,63 (0,270)	3,20 (0,148)
C: Años	A1	0,85	1,12
	A2	0,8	0,97
	A3	1,33	1,28
	F (p)	2,02 (0,194)	0,63 (0,556)
A × B	F (p)	0,65 (0,464)	4,40 (0,104)
A × C	F (p)	0,43 (0,663)	0,26 (0,774)
B × C	F (p)	2,00 (0,197)	2,51 (0,143)
A × B × C	F (p)	0,16 (0,853)	1,31 (0,323)

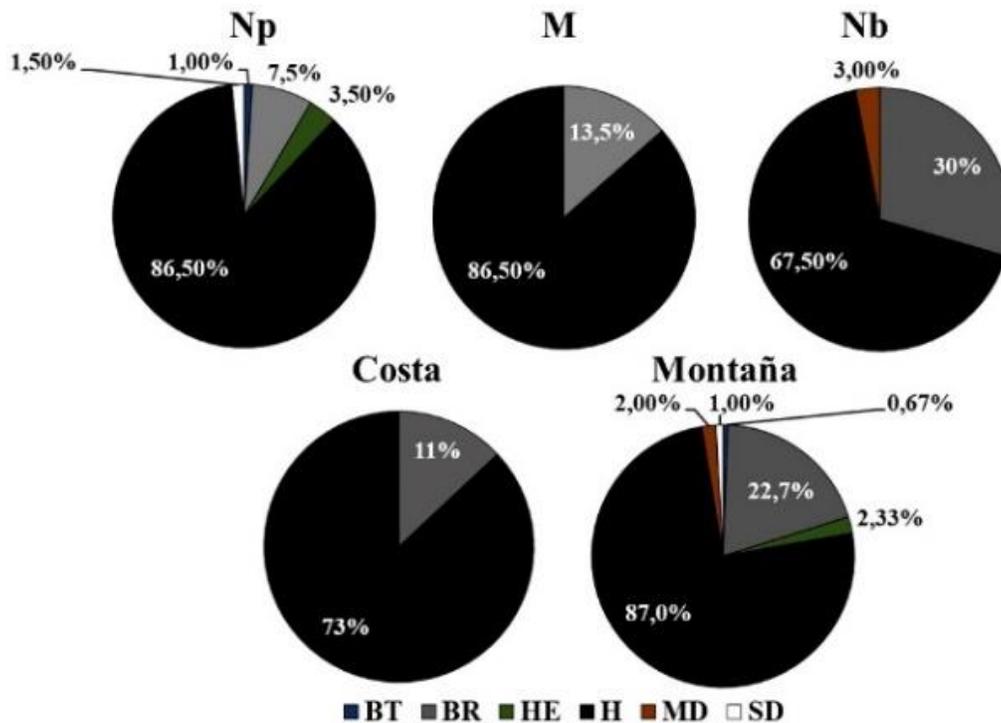
IM-I= Índice de Morisita para la instalación, IM-T= índice de Morisita para el total de plantas de regeneración. Valores >1 = distribución agregada, valores =1 = distribución aleatoria, valores < 1= distribución regular. Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey p<0,05).

La Figura 5.11 consideró un ejemplo de la distribución espacial (mediante coordenadas x, y) de las plantas en una parcela representativa de cada rodal, donde se observaron las plantas hasta los 3 años de edad. Como se explicó con el índice de Morisita, hubo tendencia a distribuirse de forma regular, pero siguió una distribución agrupada aquellas plantas del año 1 y aleatoria en el año 1 donde se analizaron los bosques mixtos de la montaña.



**Figura 5.11.** Ejemplo de la distribución de las plantas a los tres años de seguimiento (plantas de hasta 3 años, cuya instalación fue seguida desde el primer año de estudio), de aquellas parcelas más representativas de cada rodal.

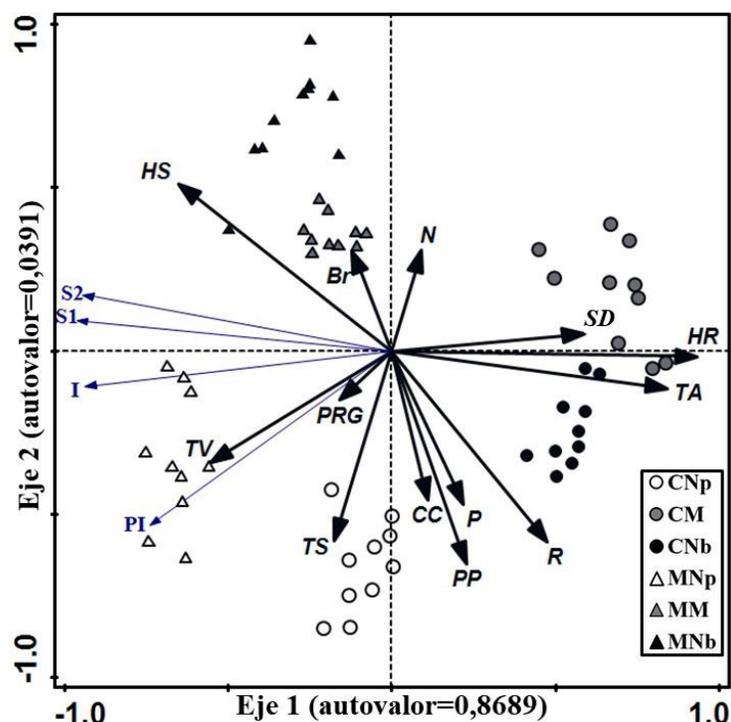
Respecto a los micrositios que fueron ocupados por las plantas (Figura 5.12) la variable significativamente más frecuente respecto al tipo de bosque fue hojarasca, principalmente en Np y M ( $F= 3,33$   $p=0,043$ ) seguido por las briófitas principalmente en Nb ( $F=4,06$   $p=0,023$ ), mientras que el resto de los micrositios estuvo muy poco ocupado ( $<8\%$ ). De acuerdo a la localización geográfica, la montaña presenta mayor diversidad de micrositios que la costa. Sin embargo, no se presentaron diferencias significativas entre las localizaciones de acuerdo a cada micrositio.



**Figura 5.12.** Micrositios presentes en cada tipo de bosque y localización geográfica. BT= Borde troncos, BR= Cobertura de Briófitas, HE= Cobertura de Herbáceas, H= Hojarasca, MD= Madera en descomposición, SD= Suelo desnudo. Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ).

### 5.5.3 Ciclo de regeneración y la interacción con variables ambientales

El análisis de correspondencia canónica RDA (Test de permutación de Montecarlo  $F = 38,7$ ,  $p = 0,002$ ) (Figura 5.13), las muestras se ordenaron y se agruparon de acuerdo al tipo de bosque y a la localización geográfica. Los ejes explicaron el 89,3% de la varianza ajustada. El eje 1 agrupó a los rodales de Np tanto en costa como montaña y separando además a los rodales de Nb y M de la costa. En este eje mostró fuertemente mayor relación entre el potencial de instalación y la instalación efectiva en torno a los rodales de Np, influenciados principalmente por las variables TV, PRG, y TS. Además, Nb de la costa fue influenciado principalmente por TA y HR, junto con el M de la costa. El eje 2 se mostró una fuerte influencia de HS y Br en los rodales de Nb y M de la montaña (mejorando la relación con la supervivencia de las plantas).



**Figura 5.13.** Ordenamiento RDA a partir del potencial de instalación, instalación efectiva y supervivencia. PI = Potencial de instalación de plántulas (millones/ha), I = Instalación efectiva (%), S1 = Proporción de supervivencia al año 1 (%), S2 = Proporción de supervivencia al año 2 (%). Las letras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ) y su relación con las variables ambientales (TA = T° aire, TS = T° suelo, TV = Cobertura plantas vasculares (%) (herbáceas principalmente), Br = Micrositio briófitas (%), HS = Humedad de suelo (%), HR = Humedad relativa del aire (%), P = Contenido de fósforo en el suelo (ppm), R = Resistencia a la penetración (N/m<sup>2</sup>), CC = Cobertura de dosel (%), PP = precipitación (mm), PRG = Radiación global (%), SD = Suelo Desnudo, N = Densidad de árboles por hectárea (ind/ha). Se observan los rodales estudiados CNp = Costa-bosque con dominancia de *N. pumilio*, CM = Costa-bosque mixto, CNb = Costa-bosque con dominancia de puro *N. betuloides*, MNp = Montaña-bosque con dominancia de *N. pumilio*, MM = Montaña-bosque mixto, MNb = Montaña-bosque con dominancia de *N. betuloides*. Cada eje indica el porcentaje de varianza explicado.

## 5.6 Discusión sobre el potencial de instalación, la instalación y la supervivencia

El potencial de instalación de las plantas de regeneración, ha mostrado una fuerte influencia de la composición de la especie en el tipo del bosque, de la localización geográfica y de la variabilidad interanual en las cohortes. Los bosques mixtos donde dominan una especie, ha superado en el valor del potencial de instalación a los bosques mixtos por cada especie. Sin embargo, el área basal ha influenciado especialmente en el potencial de instalación de *N. betuloides*. Esto demuestra que la influencia de *N. betuloides* en el bosque mixto es mayor por área basal que *N. pumilio*, (en valores netos, el potencial de instalación siempre es más alto en *N. pumilio* que *N. betuloides*). Los bosques primarios de *N. betuloides* presentan una alta variabilidad espacial en regeneración natural sin una tendencia clara o correlación con la estructura forestal o la heterogeneidad del dosel (Cruz *et al.* 2005, 2007). Sin embargo, en la composición mixta para esta especie, si

se relaciona con el área basal (incluso, esto se observó en la caída de nueces desde el Capítulo 4). La instalación de las plántulas en general se correlaciona con los ciclos de producción de semillas (para el caso de este estudio de nueces). La variabilidad en la producción de semillas ha sido descrita para muchas especies forestales (Kelly 1994, Kelly *et al.* 2000, Koenig y Knops 2000) en donde se destacan las especies del género *Nothofagus* debido al alto nivel de variación entre los años (Kelly 1994, Kelly y Sork 2002, Martínez Pastur *et al.* 2013a, Soler *et al.* 2017).

En el caso de este estudio, la instalación fue proporcional a la caída de las nueces que se produjo en cada cohorte. Esta característica no ocurre en todas las especies forestales, ya que para algunas especies como *Olea europaea* y *Schefflera abyssinica* debido a la baja actividad de dispersión, así como a su incapacidad para germinar y establecerse después de la dispersión (Abiyu *et al.* 2016). Existen muchas variables que influyen sobre la instalación y la conformación de un banco de plantas en el sotobosque. Rey y Alcántara (2000) indican que puede existir un desacople de diferentes fuerzas selectivas que actúan sobre semillas y plántulas, o por cambios ontogénicos (fases de desarrollo) en el requerimiento de recursos y estrés en varios micro-hábitats (Jordano y Herrera 1995, Schupp 1995). La estructura forestal y por lo tanto la cobertura de dosel y los microsítios determinan principalmente el contexto espacial en que se encuentra el rodal (exposición, pendiente, altitud, propiedades de suelo y radiación solar) (Caldentey *et al.* 2009, Promis *et al.* 2010, Martínez Pastur *et al.* 2011b, Toro Manríquez *et al. en prensa*). Los resultados de este estudio evidencian el papel determinante que juega dicho contexto espacial a partir de la localización geográfica sobre el potencial de instalación (*e.g.* que sea más alto para la especie *N. betuloides* en la montaña que en la costa), a su vez relacionado con la variación interanual de las nueces maduras producidas.

Los bosques mixtos donde domina una especie, presentaron mejor instalación efectiva y supervivencias al segundo y tercer año que en los bosques mixtos de similar proporción. Comparando ambas especies dentro del bosque M, fue más alta la instalación y supervivencias en *N. pumilio*. En cambio, *N. betuloides* fue casi nula la instalación efectiva y supervivencia en los bosques M de la costa. A su vez, la supervivencia fue mejor en la montaña que en la costa. La cohorte 3 fue mejor en supervivencia para ambas especies en todos los tipos de bosque. Esto puede significar que dicho período de tiempo fue el más apropiado y que los pulsos de instalación de plántulas son más marcados en los bosques donde domina una especie que en el bosque mixto con similar proporción de especies. Muchos aspectos son aún desconocidos para inferir las causas que podrían estar afectando las supervivencias durante una cohorte y otra (hojarasca, agentes externos como bacterias u hongos, períodos de crecimiento más tardíos o más cortos producto de la variabilidad interanual en el clima o la combinación de estos factores). La variabilidad interanual de la producción de nueces, viene acompañada de las pérdidas por condiciones bióticas y abióticas vistas en el Capítulo 4. Luego de la etapa post-dispersiva, pasarían a ser influenciadas por las condiciones microclimáticas y espaciales dentro de los rodales. Independiente de la tolerancia que tenga la especie, la heterogeneidad espacial y temporal en la instalación de

las plántulas, es una característica común entre las especies de *Nothofagus* (Rebertus y Veblen 1993, Pollmann 2004, Veblen *et al.* 2004, Caldentey *et al.* 2009, Cellini 2010, Bahamonde *et al.* 2011, Soler 2012), donde la instalación efectiva de las plántulas se ve influenciada por la producción cíclica e intermitente de las nueces (en algunas ocasiones es sincrónica a escala regional), acompañada de la variabilidad climática interanual (Allen y Platt 1990, Heinemann *et al.* 2000, Wardle *et al.* 2004, Allen *et al.* 2012, Martínez Pastur *et al.* 2012, Toro Manríquez *et al. en prensa*) y la disponibilidad de micrositios adecuados para la regeneración, aunque esto parece ser relevante en bosques bajo cosecha forestal u otros disturbios antrópicos (Martínez Pastur *et al.* 2011a, Bahamonde *et al.* 2013).

Como se ha mencionado en la introducción de este capítulo, las condiciones microambientales son las que determinan el reclutamiento, sobre todo aquellas condiciones de micrositio que retienen la humedad del suelo (Heinemann *et al.* 2000, Martínez Pastur *et al.* 2012), acompañado de suficientes nueces viables para la germinación y el desarrollo posterior de las plántulas (Martínez Pastur *et al.* 2007, 2011, 2012, Promis y Allen 2017). Las plantas de *N. pumilio* se presentan más vinculadas al micrositio hojarasca en el suelo del bosque (que es más abundante y frecuente en todos los rodales y localización geográfica), tal como ha sido observado en otros bosques primarios Toro Manríquez *et al.* (2018). Las plantas de *N. betuloides* en este estudio, están más vinculadas a la presencia de micrositios formados por briófitas en el suelo del bosque, así como a la mayor humedad del suelo, así como lo ha observado Martínez Pastur *et al.* (2012). En este estudio, la supervivencia, es mayormente afectada por factores abióticos, principalmente aquellos vinculados al suelo (*e.g.* humedad), lo que resultan más favorables en los bosques de la montaña. Promis y Allen (2017) mencionan que ambas especies varían en sus requerimientos nutricionales y que la tolerancia diferencial a la sombra influye en el crecimiento de las plantas en los bosques mixtos de *N. betuloides* y *N. pumilio*. Asimismo, estos autores indican que el banco de plantas puede ser determinado por otras características de las especies como la competencia de las raíces. Frangi *et al.* (2004) indicaron a la presencia de hongos micorrízicos y la presencia de micrositios como la hojarasca y briófitas (Martínez Pastur *et al.* 2012, Toro Manríquez *et al.* 2018) pueden afectar la supervivencia de las plantas. En general se ha afirmado que en sitios pobres en nutrientes o más secos, el crecimiento de las plantas en el sotobosque podría estar limitado por los recursos del suelo más que por la radiación solar, mientras en sectores más húmedos y más fértiles, la disponibilidad de radiación solar en el interior del bosque podría ser más limitante que la disponibilidad de recursos en el suelo (Coomes y Grubb 2000). Además, para *N. betuloides* la regeneración se relaciona con la humedad del suelo a macro y microescala (Martínez Pastur *et al.* 2012) y por ende es la razón de la desventaja de esta especie en el bosque mixto, principalmente en la costa. La localización geográfica influye fuertemente en toda esta etapa, siendo la instalación y supervivencia en la montaña más exitosas que en la costa. Por lo tanto, estos resultados sugieren que las diferencias en las variables microclimáticas dependerían de la localización geográfica (*e.g.* los rodales de costa ubicados a baja altitud tienen menos precipitaciones que los de montaña ubicados en mayor altitud y

los rodales más próximos a la costa, son influenciados por mayor humedad en el aire (Frangi *et al.* 2005). Otros estudios han mostrado que las especies coexistentes en bosques mixtos con diferentes hábitos foliares, basan su diferenciación de los nichos de regeneración a las condiciones de luz, más que por condiciones propias de la topografía y que esto puede depender fuertemente de la apertura de claros que generan un mosaico de parches y favorecen la variabilidad de luz en el bosque (Jin *et al.* 2017). Además, en la coexistencia de especies deciduas-siempreverdes, la supervivencia depende de los lugares donde la radiación es más favorable y donde la supervivencia en la medida que transcurre el tiempo, va disminuyendo, encontrándose un banco de plantas más estable (Liu *et al.* 2014). Si bien este estudio coincide con esta afirmación, es necesario agregar que la condiciones microclimáticas en el interior de los rodales ejercidas por la altitud y localización geográfica son determinantes del reclutamiento de las especies, así como también las condiciones del microambiente en el suelo forestal que generan efectos positivos y negativos sobre la regeneración (Martinez Pastur *et al.* 2012). Los resultados de esta Tesis suman evidencias de que los factores abióticos como la radiación y la humedad del suelo son los factores más críticos para el crecimiento y la supervivencia de las plantas en estos bosques australes. En suelos de baja fertilidad, en cambio, Promis y Allen (2017) indican que un aumento de los recursos del suelo explica mejor el mayor crecimiento de las plantas de *Nothofagus*, ya que tienen micorrizas bien desarrolladas y redes de raíces densas.

La proximidad espacial se ha considerado tradicionalmente como sinónimo de competencia entre plantas por los recursos limitantes, básicamente luz, agua y nutrientes. Sin embargo, en este estudio no se observó tal efecto de competencia. Por el contrario, *N. pumilio* y *N. betuloides* tuvieron mayor instalación de plántulas en ambas localizaciones en las parcelas donde no fue removido el sotobosque. Por lo tanto, esta es una variable que, en términos generales, no influiría sobre la germinación de las nueces. Tal como reportan Heinemann *et al.* (2000), los resultados positivos de la cobertura de sotobosque se deberían al mantenimiento o incremento de la humedad del suelo asociado al efecto sombra que proveen las plantas del sotobosque. Actualmente, son muchos los estudios que indican que las plantas del sotobosque pueden actuar como facilitadores o competidores, aumentando o reduciendo los impactos de ambientes estresantes (Heinemann y Kitzberger 2006, Maestre *et al.* 2009, Torres y Renison 2016), dependiendo de la intensidad de estrés ambiental o disturbio (Zamora *et al.* 2004). Esto podría estar interviniendo en la variabilidad interanual de la instalación y supervivencia de las plantas. Para tener una mayor precisión de este efecto, sería necesario el seguimiento de las plantas en el tiempo relativo a las edades y detectando a las especies del sotobosque que estaría generando beneficios o restricciones a la regeneración arbórea.

La densidad de plantas principalmente en *N. pumilio*, presentan una distribución espacial del tipo agregada a lo largo de los años de seguimiento. Esto podría indicar una mayor tolerancia entre los individuos en los primeros años de vida para luego sobrevivan aquellas plantas que mejor se adapten a las condiciones del medio (autorrroleo en fases de regeneración más avanzada) (Spies 1997, Frangi *et al.* 2005). Como se ha

mencionado, el sotobosque y la distribución agregada de las plantas podría ser más un agente facilitador que competidor en las fases iniciales la instalación y supervivencia de las plantas. En *N. betuloides* se presenta con una distribución del tipo regular, donde tal vez el comportamiento de las plantas se vea más influenciado por el micrositio en donde se establecen y germinan las nueces (para el caso de estudio, donde se relacionan las plantas a micrositios de briófitas principalmente en los bosques de la montaña).

Si se considera que ambas especies presentan estas particularidades, podrían estar también asociadas a la frecuencia de edades en el banco de plantas, que difieren entre las especies. Para *N. pumilio* existe una reducción progresiva de la representatividad de las edades en el banco de plantas tal como se ha reportado en otros bosques primarios de esta especie (Gea *et al.* 2004, Martínez Pastur *et al.* 2013b). En este sentido, Cellini (2010) demostró que la mortalidad de *N. pumilio* fue mayor en plántulas de 1 año de edad que en plantas de edades mayores. Sin embargo, las diferentes edades de las plantas de *N. betuloides* están representadas en forma similar, incluso con una alta frecuencia de edades mayores a los 5 años, a diferencia de *N. pumilio*. La estructura de edades de la regeneración confirma que *N. betuloides* es capaz de permanecer por más tiempo en el banco de plantas que *N. pumilio*, generando cohortes con densidades más similares que en *N. pumilio*. La mayor densidad de plantas en *N. betuloides* se da por este banco de plantas mayores y persistentes. Esto puede ser una condición natural de las especies arbóreas siempreverdes, que guardan un banco de plantas persistente en el sotobosque, debido a la tolerancia a la sombra (Jin *et al.* 2017). Otros estudios en bosques de *N. betuloides*, indican que la regeneración es abundante en el sotobosque y pueden ser persistentes alcanzando incluso los 100 años (Rebertus y Veblen 1993, Veblen *et al.* 1996). Esta persistencia se relaciona con la tolerancia a la sombra propia de la especie y sus rasgos foliares (Promis *et al.* 2010), que le permiten permanecer menos vigorosas con bajos crecimientos bajo el dosel (Frangi *et al.* 2004). En cambio, *N. pumilio* es considerada una especie semi-tolerante debido a su habilidad en la colonización y capacidad para vivir bajo dosel arbóreo (Martínez Pastur *et al.* 2007), pero que se ve favorecida con las variaciones ambientales generadas por reducciones intermedias del dosel como las generados por la cosecha forestal (Martínez Pastur *et al.* 2014). Barnes *et al.* (1998) y Kneeshaw *et al.* (2002) indican que las plantas de regeneración tolerantes y semi-tolerantes a la sombra facilitan su supervivencia en ambientes con baja intensidad de luz, debido a aclimataciones especiales comparadas con aquellas plantas que necesitan mayor intensidad de luz. Sin embargo, se ha estudiado que ambas especies responden rápidamente a la apertura de claros, con la oportunidad de alcanzar el dosel arbóreo (Veblen *et al.* 1996, Barnes *et al.* 1998, Promis 2009). Para *N. betuloides*, Promis (2013) indica que en la medida que el dosel arbóreo muere o se vea modificado ante algún agente, la regeneración avanzada ingresa gradualmente en el dosel, pudiendo alcanzarlo después de dos o más períodos de supresión. De acuerdo con lo mencionado en este estudio, la menor cobertura de dosel y mayor radiación global, se presenta en los rodales de montaña, particularmente en los bosques mixtos y predominantemente puros de *N. pumilio*, donde la supervivencia es mayor. Es por esta razón que los bosques predominantemente

puros de *N. betuloides* tanto de costa como montaña, presentan este banco de plantas con edades mayores persistentes en el sotobosque bajo el dosel, esperando la apertura de claros, llevando una supervivencia más estable entre los años. Además, la altura de las plantas es mayor en *N. pumilio* que *N. betuloides*, que probablemente estaría asociado a dicha condición de tolerancia y rasgo foliar. *N. pumilio* presenta alturas mayores de las plantas y mayor variabilidad en el crecimiento que las plantas de *N. betuloides*. En este sentido, Caldentey *et al.* (2009) y Martínez Pastur *et al.* (2011b) han indicado que el crecimiento en altura de plantas de regeneración de *N. pumilio* se vería favorecido con una disminución de la cobertura del dosel arbóreo (entre el 34 al 45% de cobertura arbórea), lo que permite un mayor ingreso de luminosidad hacia el interior del bosque. Al mismo tiempo la humedad del suelo también influye fuertemente en el proceso de establecimiento, y su disminución, reduce la supervivencia y el crecimiento de las plantas de regeneración (Heinemann *et al.* 2000, Martínez Pastur *et al.* 2007, 2011b). La regeneración pre-instalada puede responder rápidamente después de la creación de claros de dosel en bosques maduros o por la disminución de cobertura arbórea en bosques manejados (Caldentey *et al.* 2009, Martínez Pastur *et al.* 2011b). De acuerdo con Heinemann *et al.* (2000) y Martínez Pastur *et al.* (2011b), este resultado puede explicarse por el hecho de que factores que condicionan a las plantas, como sombreado y humedad, son muy favorables para la regeneración de *Nothofagus*.

## 5.7 Conclusión

En general, la instalación es directamente proporcional a la caída de nueces en todos los ciclos. Sin embargo, las supervivencias al primero y segundo año son mayores en la cohorte 3. Los bosques donde dominan *N. pumilio* o *N. betuloides* presentan mejores porcentajes de instalación y supervivencia al segundo y tercera cohorte que aquellos donde ambas especies coexisten en similares proporciones, y en éstos últimos, *N. pumilio* aventaja a *N. betuloides*. Sin embargo, la instalación de *N. betuloides* relativizada al área basal es mayor que la de *N. pumilio* durante la cohorte 1 y 2. Por otra parte, la montaña presenta mayores valores de instalación y supervivencia que la costa. Respecto a la competencia con el sotobosque, no hay mejoras en la instalación generadas por la remoción del mismo, en ninguna de las especies, tipos de bosque, localización geográfica ni año de seguimiento.

Las densidades totales de plantas a lo largo de los tres años de seguimiento son similares para *N. pumilio* en bosques con predominancia de esta especie y en aquellos donde ambas especies coexisten en similares proporciones. Para *N. betuloides*, es mayor en el bosque donde predomina, mientras que en aquellos donde ambas especies coexisten en similares proporciones, es mayor para *N. pumilio*. Asimismo, tal como ocurrió en la instalación, los rodales de montaña presentan mayores densidades totales de plantas que la costa, la cual se vincula a una mayor humedad en el suelo. La estructura de edades de la regeneración confirma que *N. betuloides* es capaz de permanecer por más tiempo en el banco de plantas que *N. pumilio*, generando cohortes con

densidades más similares que en *N. pumilio*. Por otra parte, la regeneración de *N. betuloides* está más vinculada a la presencia de micrositios con predominio de briofitas en el sotobosque, así como a la mayor humedad del suelo.

Respecto de la hipótesis propuesta, se acepta parcialmente, ya que la instalación de plántulas no es mayormente afectada por factores bióticos ni abióticos, estando relacionada a la cantidad de nueces que se generaron en la etapa anterior. La supervivencia, en cambio, es mayormente afectada por factores abióticos, principalmente aquellos vinculados al suelo (*e.g.* humedad). El banco de plantas resultante de esta etapa presenta características diferentes para cada especie, las cuales están vinculadas a la tolerancia de cada especie al sombreado, pero también pueden ser determinadas por otras características de las especies que no fueron estudiadas en esta Tesis (*e.g.* competencia de las raíces, ecofisiología, presencia de micorrizas) y ambientales de los micrositios (*e.g.* predominio de briófitas). La localización geográfica influye fuertemente en toda esta etapa, siendo la instalación y supervivencia en la montaña más exitosas que en la costa. Los bosques donde domina una especie, al igual que las otras etapas analizadas, tenderían a una influencia estable en los procesos de regeneración. En los bosques mixtos la tendencia es a ser dinámicos, ya que se presentó mejor potencial de instalación y supervivencia en una especie (*N. pumilio*), lo que podría estar ganando en la dominancia en este bosque.

## CAPÍTULO 6.

### ENFOQUE INTEGRADO DEL CICLO DE REGENERACIÓN NATURAL. BOSQUES MIXTOS DE *NOTHOFAGUS*, ¿SON ESTABLES?

---

#### 6.1 Introducción

#### 6.2 Hipótesis de trabajo

#### 6.3 Objetivo específico

#### 6.4 Metodología de análisis para arribar a un enfoque integrado

#### 6.5 Resultados del enfoque integrado

#### 6.6 Discusión del enfoque integrado

#### 6.7 Conclusión

---

#### 6.1 Introducción

La regeneración natural de los bosques de *Nothofagus* ha sido ampliamente estudiada en relación al banco de plantas (Rebertus y Veblen 1993, Veblen *et al.* 1996, Cuevas 2000, Promis *et al.* 2010, Martínez Pastur *et al.* 2011a, Martínez Pastur *et al.* 2012). Sin embargo, muchos aspectos acerca de la dinámica de la regeneración y sus factores limitantes han sido estudiados para *Nothofagus antarctica* y *Nothofagus pumilio* bajo condiciones naturales y de manejo (Soler *et al.* 2013, Martínez Pastur *et al.* 2013a), no existiendo estudios de esta índole para *N. betuloides* y menos en los bosques mixtos de *Nothofagus*. En otros lugares del mundo se han realizado estudios del ciclo de regeneración en los que se ha analizado factores limitantes, para bosques mixtos caducifolios-siempreverdes (Pérez-Ramos *et al.* 2014, Lacerda *et al.* 2017), en bosques de coníferas (Linhart *et al.* 2014), en especies deciduas de Norteamérica (Clark *et al.* 1998), y en fagáceas de Japón (Yasaka *et al.* 2003).

Los recursos que provienen de las especies arbóreas, van destinados a la producción de flores, nueces inmaduras y nueces maduras que están sujetas a factores limitantes, como agentes bióticos (*e.g.* ataque de insectos), cuya acción hace que muchas de las estructuras se pierdan (nueces inmaduras y nueces maduras) y no queden disponibles para la instalación de plántulas (Alley *et al.* 1998, Espelta *et al.* 2009, Soler *et al.* 2017). A su vez, los factores abióticos (*e.g.* humedad y temperatura) podrían estar influenciando en la producción y calidad de estas estructuras (proporción de flores femeninas abortadas y/o flores femeninas derivadas en nueces vacías). Es por esto que uno de los enfoques de esta Tesis fue el estudio de las transiciones entre flores femeninas-nueces inmaduras-nueces maduras-instalación de plántulas, en donde se incluye la importancia relativa de cómo los factores bióticos y abióticos afectan el potencial reproductivo que conlleva al número final

de individuos que logran ser instalados (Jordano y Herrera 1995, Soler 2012, Soler *et al.* 2013, Martínez Pastur *et al.* 2013a).

Para analizar el ciclo de regeneración de los bosques mixtos de *N. pumilio* y *N. betuloides* en localizaciones de costa y montaña en Tierra del Fuego mediante un enfoque integrado, se propusieron siete sub-etapas de análisis, que surgen de los capítulos anteriores de esta tesis: nueces potenciales (equivalente a flores femeninas), flores que producen nueces, nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión, nueces viables al final del ciclo, instalación efectiva, supervivencia al año 1 y supervivencia al año 2. Dichas sub-etapas se calcularon a partir de probabilidades de transición (Rey y Alcántara 2000, Pulido *et al.* 2010, Soler *et al.* 2013, Martínez Pastur *et al.* 2013a). Por medio de las probabilidades de transición, se evalúa la probabilidad de que una flor femenina (propágulo) logre finalmente alcanzar la etapa para formar una plántula instalada y su supervivencia a tres años luego de la instalación, para los rodales asociados a su localización geográfica y a su ciclo de regeneración (ciclo 1 al ciclo 3).

## **6.2 Hipótesis de trabajo**

La estabilidad de los bosques mixtos respecto del ciclo de regeneración dependerá de la influencia diferencial de los factores bióticos y abióticos sobre cada especie, tendiendo a la predominancia de la especie que sufra menos pérdidas en el tiempo, las cuales pueden variar según la predominancia de una u otra especie en el rodal y la localización geográfica.

## **6.3 Objetivo específico**

Analizar las probabilidades de transición entre flores, nueces inmaduras, nueces maduras y plántulas en el ciclo de regeneración en cada tipo de bosque mixto en cada localización geográfica y para cada ciclo, evaluando las tendencias hacia la estabilidad o no de los mismos.

## **6.4 Metodología de análisis para arribar a un enfoque integrado**

A partir de toda la información reunida para cada sub-etapa del ciclo de regeneración de los bosques mixtos de *Nothofagus*, se calcularon las probabilidades de transición (PT) específicas para cada una de ellas. Este análisis sigue el modelo propuesto por Rey y Alcántara (2000) y Pulido *et al.* (2010), y empleado por Soler (2012) y Soler *et al.* (2013) para el ciclo de regeneración en bosques de *N. antarctica*. La probabilidad de transición para cada rodal se calcula a partir de la relación entre el número de estructuras que sobreviven a una sub-etapa / número de estructuras que la iniciaron (las estructuras se muestran en las tablas ANDEVAs para

cada etapa del ciclo en Capítulos 4 y 5) y varía de 1 (transición exitosa a la siguiente sub-etapa) a 0 (no transición). Una vez calculadas las PT en cada rodal, se calculó la probabilidad de regeneración total (PRT), que es la probabilidad de que una flor femenina (nueces potenciales) se convierta en una plántula de regeneración. La PRT fue calculada multiplicando de forma secuencial las PT específicas de cada etapa y para cada tipo de bosque (Rey y Alcántara 2000).

## 6.5 Resultados del enfoque integrado

En la Tabla 6.1 se presenta las probabilidades de transición de cada cohorte para los distintos rodales. La cohorte 1 tuvo menores probabilidades de éxito en general entre una estructura y otra comparado con las otras cohortes. En todas las cohortes, *N. pumilio* presentó las mayores PRT, con los valores más altos para los rodales de montaña en las cohortes 1 y 2 (MNp = 0,037 en 1 y 0,228 en 2, y MM-Np = 0,031 en 1 y 0,163 en 2), y para estos mismos rodales y uno de la costa en 3 (MNp = 0,166; MM-Np = 0,129 y CNp = 0,135). *N. betuloides* también presentó mayores PRT en la montaña que en la costa, observándose una mejor performance en rodales cuyo dosel predomina (MNb = 0,028 tanto para la cohorte 2 y 0,026 en la cohorte 3). Dentro de los rodales mixtos, *N. pumilio* siempre presentó mayores PRT que *N. betuloides*, tanto en la costa como en la montaña, siendo PRT de *N. betuloides* en la costa igual a 0,000 para dos años consecutivos (cohortes 1 y 2).

Para la cohorte 1, la etapa más crítica (con menor probabilidad de transición de una etapa a otra) fue la instalación para todos los rodales, siendo muy bajas las probabilidades de que una nuez madura pase a ser plántula. Para la cohorte 2, la instalación siguió siendo la etapa más crítica en los rodales de la costa, mientras que en la montaña, la etapa más crítica fue la formación de nueces inmaduras, excepto para MM-Nb, el cual también presentó menor probabilidad de transición en la instalación. Asimismo, en la montaña, *N. pumilio* presentó alta instalación y supervivencia en rodales donde esta especie fue predominante. Para la cohorte 3, la instalación también fue la etapa más crítica para la mayoría de los rodales tanto en costa como en montaña, con excepción de los rodales con dominancia de *N. pumilio*, para los cuales fueron más críticas la supervivencia al año 1 de medición en la costa y la producción de nueces maduras llenas en la montaña.

**Tabla 6.1.** Probabilidades de transición (0 -1) entre etapas consecutivas para las tres cohortes analizadas (1, 2, 3). Por cada rodal (tipo de bosque × localización en el paisaje) se muestran los promedios ± desvío estándar. La probabilidad de regeneración total (PRT) fue calculada multiplicando de forma secuencial las probabilidades de cada fase.

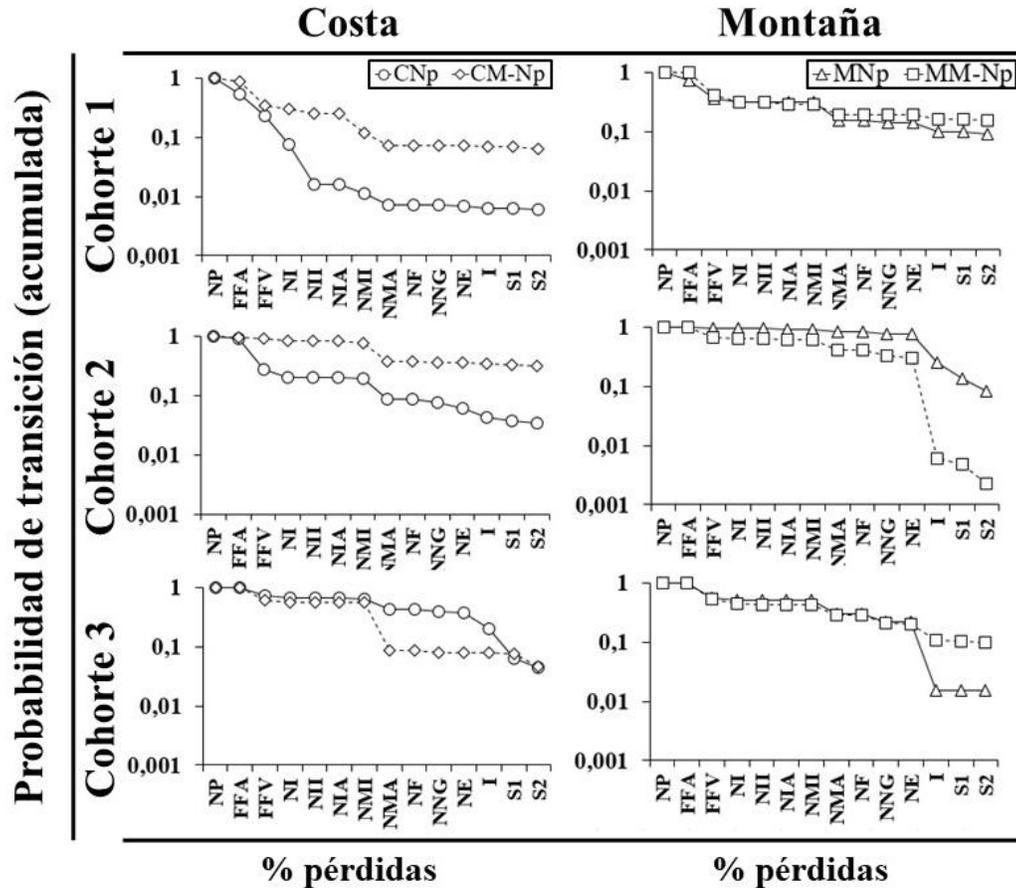
Cohorte	Etapas	CNp	CNb	CM-Np	CM-Nb	MNp	MNb	MM-Np	MM-Nb
1	NP	1	1	1	1	1	1	1	1
	FPN	0,270±0,186	0,144±0,066	0,344±0,204	0,125±0,002	0,363±0,041	0,097±0,049	0,411±0,003	0,102±0,060
	NPOS	0,019±0,027	0,820±0,122	0,500±0,707	0,304±0,301	0,629±0,183	0,152±0,215	0,633±0,110	0,524±0,338
	NV	0,487±0,689	0,471±0,666	0,426±0,603	0,499±0,706	0,842±0,059	0,469±0,664	0,890±0,009	0,941±0,005
	I	0,003±0,004	0,062±0,065	0,015±0,021	0,000±0,000	0,176±0,096	0,038±0,054	0,136±0,037	0,027±0,030
	S1	0,500±0,707	0,500±0,707	0,500±0,707	0,000±0,000	0,992±0,012	0,500±0,707	1,000±0,000	1,000±0,000
	S2	0,500±0,707	0,375±0,530	0,467±0,660	0,000±0,000	0,927±0,050	0,500±0,707	1,000±0,000	1,000±0,000
	PRT	<0,001	0,001	0,003	0,000	0,037	0,001	0,031	0,003
2	NP	1	1	1	1	1	1	1	1
	FPN	0,272±0,057	0,157±0,094	0,341±0,106	0,106±0,040	0,367±0,101	0,169±0,055	0,469±0,043	0,168±0,067
	NPOS	0,575±0,158	0,824±0,144	0,460±0,004	0,586±0,020	0,884±0,012	0,725±0,083	0,854±0,014	0,853±0,035
	NV	0,858±0,046	0,889±0,025	0,639±0,158	0,845±0,021	0,713±0,056	0,843±0,039	0,585±0,020	0,826±0,005
	I	0,113±0,049	0,061±0,038	0,028±0,034	0,000±0,000	0,997±0,004	0,248±0,054	0,706±0,353	0,091±0,016
	S1	0,858±0,162	0,737±0,211	0,462±0,653	0,000±0,000	0,824±0,106	0,990±0,015	0,762±0,147	0,916±0,048
	S2	0,927±0,054	0,621±0,029	0,479±0,678	0,000±0,000	0,589±0,406	0,995±0,007	0,590±0,222	0,786±0,043
	PRT	0,015	0,009	0,002	0,000	0,228	0,028	0,163	0,011
3	NP	1	1	1	1	1	1	1	1
	FPN	0,468±0,188	0,200±0,097	0,473±0,113	0,208±0,076	0,506±0,061	0,068±0,097	0,527±0,009	0,084±0,119
	NPOS	0,748±0,056	0,818±0,149	0,902±0,030	0,766±0,041	0,892±0,040	0,500±0,707	0,809±0,084	0,448±0,634
	NV	0,645±0,110	0,888±0,037	0,593±0,020	0,862±0,042	0,491±0,102	0,461±0,652	0,667±0,085	0,429±0,607
	I	0,606±0,227	0,055±0,055	0,145±0,174	0,005±0,177	0,530±0,118	0,204±0,288	0,452±0,282	0,058±0,082
	S1	0,333±0,116	0,746±0,182	0,615±0,355	0,125±0,177	0,922±0,035	0,500±0,707	0,937±0,090	0,483±0,683
	S2	0,732±0,050	0,754±0,056	0,720±0,311	0,500±0,707	0,892±0,031	0,500±0,707	0,768±0,213	0,491±0,694
	PRT	0,135	0,007	0,042	0,001	0,116	0,026	0,129	0,008

NP = Nueces potenciales o flores femeninas, FPN = Flores que producen nueces, NPOS = Nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión, NV = Nueces viables al final del ciclo. I = Proporción de Instalación efectiva, S1 = Proporción de supervivencia al año 1 (transición al siguiente año de su instalación), S2 = Proporción de supervivencia al año 2 (transición al siguiente año de S1). CNp = Costa-bosque con dominancia de *N. pumilio*, CM-Np = Costa-bosque mixto (considerando solo *N. pumilio*), CM-Nb = Costa-bosque mixto (considerando solo *N. betuloides*), CNb = Costa-bosque con dominancia de *N. betuloides*, MNp = Montaña-bosque con dominancia de *N. pumilio*, MM-Np = Montaña-bosque mixto (considerando solo *N. pumilio*), MM-Nb = Montaña-bosque mixto (considerando solo *N. betuloides*), MNb = Montaña-bosque con dominancia de *N. betuloides*.

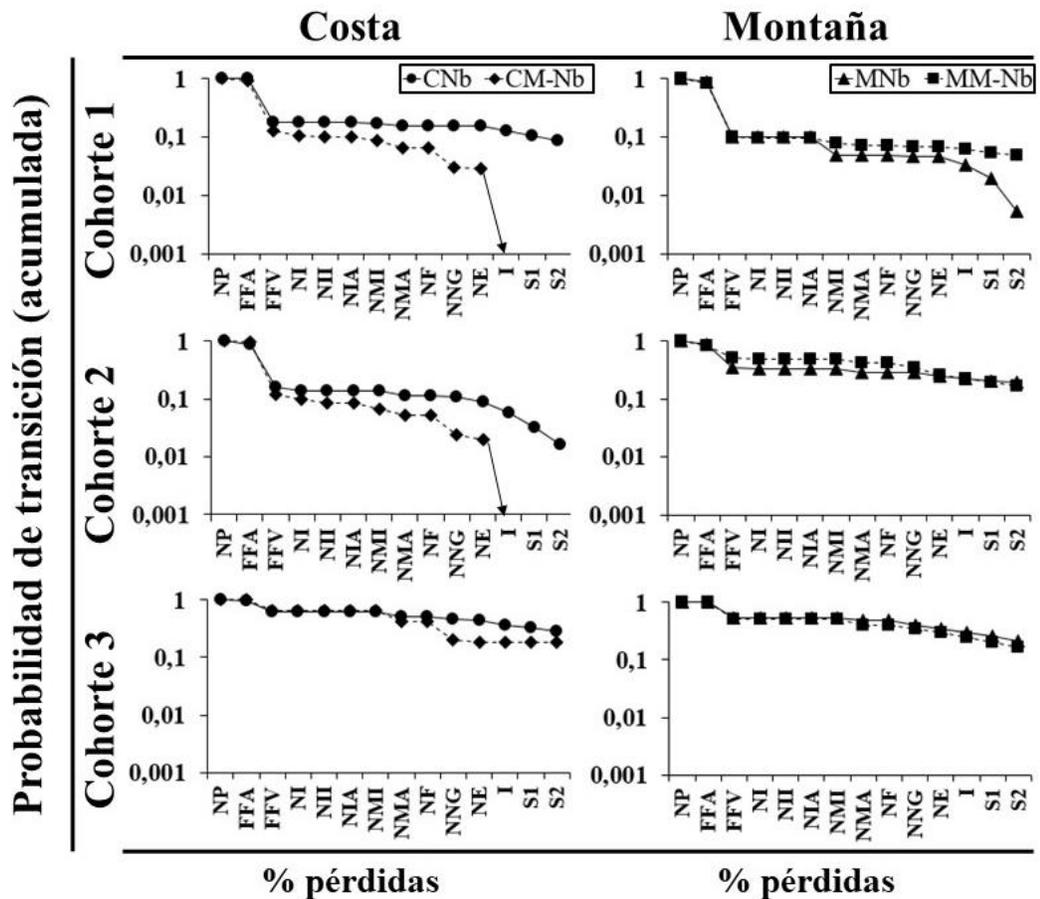
En la Figura 6.1 se observaron las probabilidades de transición acumuladas respecto a las pérdidas para la especie *N. pumilio*, tanto en rodales donde domina como en bosques mixtos de similar proporción, y en las dos localizaciones geográficas. En estos rodales, los propágulos de *N. pumilio* alcanzaron a llegar a la etapa de supervivencia al año 2 en todas las cohortes analizadas. Para la cohorte 1, los rodales de la costa con dominancia

de *N. pumilio* (CNp) presentaron mayores pérdidas ocasionadas por forrajeo de insectos sobre nueces inmaduras, obteniendo los mixtos donde ambas especies coexisten en similares proporciones una mejor performance. Mientras que la cohorte 1 de *N. pumilio* en la montaña tuvo pérdidas similares tanto en rodales donde fue dominante (MNp) como en los mixtos donde ambas especies coexisten en similares proporciones. Para la cohorte 2, las pérdidas fueron similares para los rodales mixtos con dominancia de una especie y con similar proporción entre ambas, salvo por una mayor incidencia de nueces vacías en los rodales donde domina *N. pumilio* en la costa (lo cual se manifestó con menos pérdidas al final del ciclo en los mixtos), y una fuerte caída durante la instalación en la montaña, que fue mayor en el rodal mixto donde ambas especies coexisten en similares proporciones que en el rodal mixto donde domina *N. pumilio*. Para la cohorte 3, la mayor pérdida en los rodales mixtos donde ambas especies coexisten en similares proporciones, fue por ataque de insectos a las nueces maduras, pero la supervivencia en Np igualó a esta última por pérdidas durante la estratificación y la instalación. En la montaña, y al igual que para la cohorte 2, fue muy fuerte la pérdida en la estratificación, pero mayor en los rodales donde domina *N. pumilio* que en los rodales mixtos donde ambas especies coexisten en similares proporciones.

En la Figura 6.2, las pérdidas observadas en la probabilidad de transición en las cohortes 1 y 2 de *N. betuloides* en los bosques mixtos donde ambas especies coexisten en similares proporciones de la costa, indicaron que las nueces no alcanzan a llegar a la etapa de instalación y supervivencia, perdiéndose las maduras durante la etapa de estratificación. En la montaña, *N. betuloides* en todos sus rodales y ciclos alcanzó la supervivencia al año 2 y las mayores pérdidas en la cohorte 1 se observaron desde la estratificación a la instalación para los rodales con predominancia de una especie. La respuesta de *N. betuloides* en la montaña fue similar tanto en formaciones mixtas de similar proporción entre ambas especies como en los rodales con dominancia de esta especie, sobre todo en las cohortes 2 y 3.

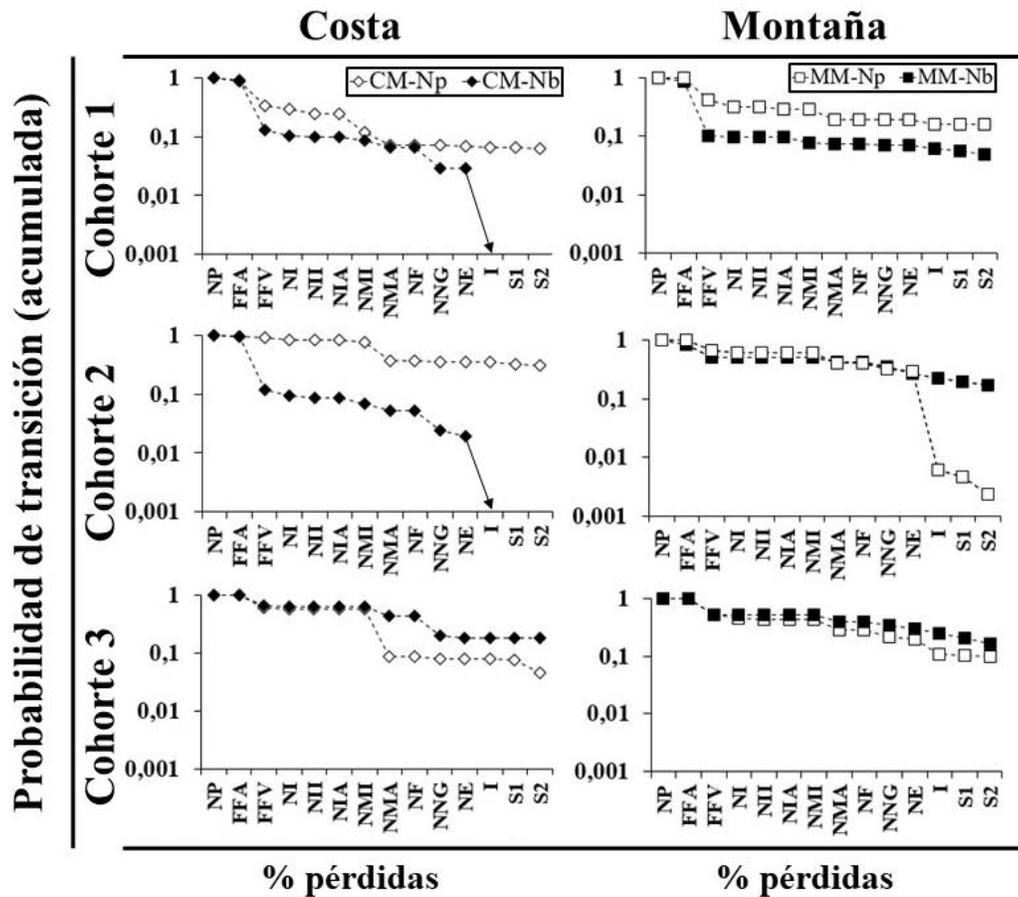


**Figura 6.1.** Probabilidades de transiciones acumuladas (paso de propágulo a plántula después de superar distintos factores de pérdida) entre etapas del ciclo de regeneración natural para *N. pumilio*, tanto en bosques donde esta especie predomina (Np) como mixtos (M), en costa y en montaña, para cada cohorte (1-3). NP = Nueces potenciales, FFA = Flores femeninas abscionadas, FFV = Flores femeninas derivadas en nueces vacías (fallas en la fertilización), NI = Nueces inmaduras abscionadas, NII = Nueces inmaduras afectadas por insectos, NIA = Nueces inmaduras forrajeadas por aves, NMI = Nueces maduras afectadas por insectos en el dosel, NMA = Nueces maduras forrajeadas por aves en el dosel, NF = Nueces llenas forrajeadas en el suelo del bosque por roedores y aves, NNG = Nueces llenas que no germinarán antes de la estratificación invernal (muertas, abortadas y/o no viables), NE = Nueces llenas que no germinarán después de la estratificación invernal, I = Proporción de Instalación efectiva, S1 = Proporción de supervivencia al año 1, S2 = Proporción de supervivencia al año 2. CNp = Costa-bosque con dominancia de *N. pumilio*, CM-Np = Costa-bosque mixto (considerando solo *N. pumilio*), MNp = Montaña-bosque con dominancia de *N. pumilio*, MM-Np = Montaña-bosque mixto (considerando solo *N. pumilio*).



**Figura 6.2.** Probabilidades de transiciones acumuladas (paso de propágulo a plántula después de superar distintos factores de pérdida) entre etapas del ciclo de regeneración natural para *N. betuloides*, tanto en bosques donde esta especie predomina (Nb) como mixtos (M), en costa y en montaña, para cada cohorte (1-3). NP = Nueces potenciales, FFA = Flores femeninas abscionadas, FFV = Flores femeninas derivadas en nueces vacías (fallas en la fertilización), NI = Nueces inmaduras abscionadas, NII = Nueces inmaduras afectadas por insectos, NIA = Nueces inmaduras forrajeadas por aves, NMI = Nueces maduras afectadas por insectos en el dosel, NMA = Nueces maduras forrajeadas por aves en el dosel, NF = Nueces llenas forrajeadas en el suelo del bosque por roedores y aves, NNG = Nueces llenas que no germinarán antes de la estratificación invernal (muertas, abortadas y/o no viables), NE = Nueces llenas que no germinarán después de la estratificación invernal, I = Proporción de Instalación efectiva, S1 = Proporción de supervivencia al año 1, S2 = Proporción de supervivencia al año 2. CNb = Costa-bosque con dominancia de *N. betuloides*, CM-Nb= Costa-bosque mixto (considerando solo *N. betuloides*), MNb = Montaña-bosque con dominancia de *N. betuloides*, MM-Nb = Montaña-bosque mixto (considerando solo *N. betuloides*).

En la Figura 6.3, comparando a ambas especies en el bosque mixto donde ambas especies coexisten en similares proporciones, tanto en costa como en montaña para las tres cohortes, *N. pumilio* tuvo una mayor probabilidad de transición hasta la etapa de supervivencia al año 2 en la cohorte 1 para ambas localizaciones geográficas, y en la cohorte 2 para la costa. Mientras que *N. betuloides* resultó con una mayor probabilidad de transición hasta la supervivencia al año 2 en la cohorte 2 en la montaña y en la cohorte 3 en ambas localizaciones geográficas, aunque en esta última, las diferencias fueron menores entre ambas especies.



**Figura 6.3.** Probabilidades de transiciones acumuladas (paso de propágulo a plántula después de superar distintos factores de pérdida) entre etapas del ciclo de regeneración natural para *N. pumilio*, tanto en bosques donde esta especie predomina (Np) como mixtos (M), en costa y en montaña, para cada cohorte (1-3). NP = Nueces potenciales, FFA = Flores femeninas abscionadas, FFV = Flores femeninas derivadas en nueces vacías (fallas en la fertilización), NI = Nueces inmaduras abscionadas, NII = Nueces inmaduras afectadas por insectos, NIA = Nueces inmaduras forrajeadas por aves, NMI = Nueces maduras afectadas por insectos en el dosel, NMA = Nueces maduras forrajeadas por aves en el dosel, NF = Nueces llenas forrajeadas en el suelo del bosque por roedores y aves, NNG = Nueces llenas que no germinarán antes de la estratificación invernal (muertas, abortadas y/o no viables), NE = Nueces llenas que no germinarán después de la estratificación invernal, I = Proporción de Instalación efectiva, S1 = Proporción de supervivencia al año1, S2 = Proporción de supervivencia al año 2. CM-Np = Costa-bosque mixto (considerando solo *N. pumilio*), MM-Np = Montaña-bosque mixto (considerando solo *N. pumilio*). CM-Nb= Costa-bosque mixto (considerando solo *N. betuloides*), MM-Nb = Montaña-bosque mixto (considerando solo *N. betuloides*).

### 6.6 Discusión del enfoque integrado

Tal como se planteó en los capítulos anteriores, la dinámica de la regeneración de los bosques mixtos se ve afectada por la respuesta diferencial de las especies que lo conforman, cuyos patrones de crecimiento pueden ser muy variables y dependen de las condiciones ambientales y los rasgos fisiológicos y genéticos de las especies (Oliver y Larson, 1996), incluyendo entonces no solo cambios en su estructura de edades, sino también de tamaños (altura, diámetros, etc.) y composición específica. Además, dos especies pueden tener

similares patrones de crecimiento interactuando como una sola especie, donde la dominancia se da a partir de diferencias de edades, micrositos, distribución y separación entre ellas, dándoles a una o a la otra una ventaja competitiva (Oliver y Larson, 1996).

Las probabilidades de transición fueron en general mayores en la montaña que en la costa para ambas especies, pero con grandes variaciones entre cohortes. Esto demuestra un claro efecto de la localización geográfica y de la variabilidad interanual en cómo intervienen los factores limitantes en la formación de nueces maduras y disponibilidad de ellas para la instalación. Como se ha observado en los capítulos 4 y 5 de esta Tesis, en la cual la localización geográfica influye fuertemente sobre estas variables

De acuerdo a las probabilidades de transición de los rodales, en todos los ciclos, los rodales de *N. pumilio* presentaron valores mayores, principalmente en los rodales de montaña. Esto evidenciaría una mejor habilidad reproductiva de *N. pumilio* que *N. betuloides*, tanto en los bosques donde domina esta especie, como en los bosques mixtos con similar proporción entre ambas. Esto podría explicarse a partir de los rasgos reproductivos de cada especie, como el tamaño de las nueces, que son más grandes y pesadas en *N. pumilio* que en *N. betuloides*.

*N. betuloides* por su parte presentó mayores valores de PRT en la montaña, principalmente en el bosque mixto donde domina esta especie. Esto implica que *N. betuloides* presenta mejores capacidades en rodales donde domina que en aquellos rodales mixtos con similar proporción entre ambas. De acuerdo a los resultados en el Capítulo 5, esta especie en ambos rodales, presentó una buena relación entre la instalación de plántulas y la cobertura de briófitas o plantas no vasculares y las capacidades se asocian más a una disponibilidad de los propágulos, ya que, si el microsito se presenta, la posibilidad de que una semilla germine allí es alta. A su vez, se ha observado que los mejores rodales se encuentran en montaña, que implicaría que las condiciones ecológicas generales en esta localización son las más adecuadas para ambas especies que en la costa.

En los rodales mixtos con similar proporción entre las especies, la mayor probabilidad de transición fue para *N. pumilio* respecto a *N. betuloides*, tanto en costa como en montaña. Incluso para las dos primeras cohortes de *N. betuloides* de la costa, la probabilidad de transición fue de 0. Esto indicaría que el banco de plantas no es estable ni permanentemente mixto, sino que el mayor éxito reproductivo de la especie decidua le permitiría establecer mejor su regeneración en el sotobosque, al menos durante ciertos años (aquellos con caída masiva de semillas). Sin embargo, esta aparente falta de estabilidad podría deberse a que justamente en los años de estudio, no hubo una buena producción y dispersión de nueces para *N. betuloides*. El lapso temporal abarcado en esta tesis, que consideró las etapas de floración, pre- y post-dispersión en tres ciclos de crecimiento (2013, 2014 y 2015) y la instalación y supervivencia de la regeneración de esas tres cohortes de plantas, no llegó a incluir un pulso importante de producción de propágulos e instalación de plántulas de *N. betuloides*. Sin embargo, existen evidencias de que dichos pulsos sí se producen, tal como la observación de una significativamente importante instalación de plántulas de *N. betuloides* durante el verano de 2017

(aproximadamente 50 miles/ha en costa y 940 miles/ha en montaña), lo cual se correspondió con una alta producción de nueces de esta especie en ambas localizaciones geográficas en 2016 (en costa 15,32 millones/ha y en montaña 11,32 millones/ha). Lamentablemente, las mediciones específicas sobre cada una de las etapas y factores limitantes de los ciclos 2016 y 2017 no se incluyeron en esta tesis por una cuestión de costo de los muestreos, tiempos necesarios para realizar la separación del material y los análisis, y de plazos de duración de la beca doctoral, aún cuando se continuaron los monitoreos para estimar la producción de nueces y la dinámica de la regeneración.

Para la cohorte 1, la proporción de instalación efectiva de las plántulas fue en general muy baja a pesar de presentar una importante disponibilidad de nueces viables. Esto implica que son importantes las fallas que pueden ocurrir al momento de la germinación y del establecimiento, y que no fueron incluidas en estudio (fue discutido en el Capítulo 5). En base a este resultado, es posible afirmar que son necesarios más estudios sobre la germinación de las nueces de estas especies y su establecimiento, para conocer cuáles son los factores que los estarían limitando en particular (desecamiento de la radícula, temperaturas extremas que detengan el alargamiento de los órganos, insectos que se comen las plántulas recién germinadas, hongos que generan *damping off*, etc.) (Bauerle 1997, Tabin *et al.* 2009).

Sin embargo, para los rodales donde predomina *N. pumilio*, la supervivencia al año 1 en la costa fue una etapa crítica, probablemente por la baja humedad del suelo (como se ha observado en el Capítulo 3, donde los rodales de costa presentan en general valores más bajo de humedad de suelo que en la montaña) o por otros factores que pueden estar presentes (como ataques de insectos u hongos a las plántulas). Además, en la cohorte del ciclo 3 para *N. pumilio*, la proporción de nueces viables fue más baja debido a que durante ese ciclo fue mayor la proporción de nueces forrajeadas por aves e insectos. Para *N. antarctica*, las probabilidades de transición también fueron más bajas durante la etapa de post-dispersión, producto de la estratificación de invierno, al igual que *N. betuloides* (también presenta nueces de menor tamaño) (Soler *et al.* 2013).

Como se observó en las probabilidades de transición acumulada, en el ciclo 1 los rodales donde domina *N. pumilio* en la costa, presentaron mayores pérdidas por afectación de insectos a las nueces inmaduras que en los rodales mixtos de similar proporción de especies. Esto implicaría que al menos ese año, *N. pumilio* fue más susceptibles al ataque de insectos en rodales donde domina esta especie. Esto responde a lo dicho en la hipótesis del Capítulo 4, donde se propone que la localización geográfica influye sobre la influencia y diversidad de los depredadores (los distintos tipos de depredadores no actúan como limitantes de las distintas etapas del ciclo de regeneración de igual manera en la costa que en la montaña). Asimismo, implicaría una diferenciación en la susceptibilidad a los ataques por depredadores según el tipo de bosque (mayor susceptibilidad en bosques mixtos con predominancia de una especie que en aquellos con iguales proporciones de ambas). En este sentido, la especie *N. pumilio* presentaría ventajas en los rodales mixtos con similar proporción de ambas especies de la costa, respecto de los bosques de la costa donde *N. pumilio* predomina. En la montaña en cambio, *N. pumilio*

tuvo pérdidas similares en los rodales donde domina esta especie y en los rodales mixtos de similar proporción de especies.

Durante el ciclo 2, los rodales donde predomina *N. pumilio* tuvieron una mayor pérdida por flores femeninas que derivan en nueces vacías que en los bosques mixtos con proporción similar entre ambas especies. Como se discutió en el Capítulo 4, esto podría ocurrir por un mecanismo de auto-incompatibilidad durante la fecundación del óvulo, que ya se ha observado en otros estudios de *N. pumilio* (Cuevas y Arroyo 1999, Martínez Pastur *et al.* 2008) y probablemente la presencia de coberturas similares de *N. betuloides*, evite que menos polen emparentado pueda fecundar a las flores de *N. pumilio*.

En la montaña, los rodales mixtos con similar proporción de especies, tuvieron una mayor pérdida por instalación efectiva de plántulas de *N. pumilio* respecto al bosque mixto con dominancia de esta especie. Una posible explicación podría ser que en ese año, los suelos de los bosques mixtos con similar proporción de especies recibieran menos agua de precipitación (por intercepción de copas) que en los bosques donde domina *N. pumilio* y por lo tanto, esos suelos estaban mucho más secos y las radículas se desecaron antes de establecerse bien las plántulas. Además, los bosques donde domina *N. pumilio* en la montaña, presentan mayor cobertura de plantas en el sotobosque lo cual beneficia a la retención de humedad del suelo (facilitando a las plántulas) como ha sido discutido en el Capítulo 5, donde se menciona que la cobertura de plantas de sotobosque trae más beneficios a las plántulas por mayor retención de humedad y sombreado para varios autores (Heinemann y Kitzberger 2006, Martínez Pastur *et al.* 2011a). Otra razón es que tal vez las plántulas sean más sensibles durante la instalación en la montaña que en la costa, porque en la costa la humedad ambiental está más atemperada que en la montaña (como se observa en los datos climáticos de la Tabla 2.2).

En el ciclo 3, las mayores pérdidas ocurrieron en los rodales mixtos con similar proporción de especie, debido a la afectación de las nueces maduras en la costa y en la instalación de plántulas en los bosques donde domina *N. pumilio* en la montaña. Probablemente en este año, otros agentes podrían estar incidiendo en la baja instalación, como se discutió anteriormente.

Analizando la probabilidad de transición para las cohortes 1 y 3 de *N. betuloides*, en los bosques mixtos con similar proporción de ambas especies, las nueces no alcanzan a llegar a la etapa de instalación y supervivencia, perdiéndose las nueces maduras en la etapa de estratificación. Probablemente por la anticipada dispersión de nueces de *N. betuloides*, estas queden por mucho tiempo en el piso del bosque y expuestas ante las eventualidades climáticas, como fuertes heladas y precipitaciones (Ratajczak y Pukacka 2005) y un menor cubrimiento de las nueces por la hojarasca en el piso del bosque (60% menos hojarasca de *N. betuloides* que de *N. pumilio*, en promedio), tal como fue sugerido por Martínez Pastur *et al.* (2013) y Soler *et al.* (2013), generando mayores pérdidas en esta etapa. Además, la producción de nueces fue baja para esta especie en todos los años estudiados, reduciendo la probabilidad de regeneración total.

En la montaña, en los dos tipos de rodales y en todos los ciclos estudiados, la probabilidad de transición alcanzó la supervivencia al año 2, donde las mayores pérdidas se observaron en la cohorte 1 por la estratificación invernal en los bosques donde domina esta especie. En cambio, la respuesta de *N. betuloides* fue similar para rodales dominados por esta especie y mixtos de similar proporción en la montaña para las cohortes 2 y 3. Esto indicaría que *N. betuloides* de la montaña no le afectaría mucho (en términos reproductivos), encontrarse en rodales dominados por esta especie o en rodales mixtos con similar proporción con *N. pumilio*. Probablemente esto sea porque las condiciones del suelo y cobertura de briófitas (como se observó en el Capítulo 5) son similares entre ambos tipos de rodal y beneficie a la instalación de las plántulas, a diferencia de lo que sucede en montaña.

Analizando el comportamiento de las especies en los bosques mixtos, en la costa, *N. pumilio* tuvo mejor probabilidad de transición hasta la supervivencia al año 2 en las cohortes 1 y 2, respecto a *N. betuloides*, la que no alcanzó esta etapa en ambas cohortes. Sin embargo, en la cohorte 3, *N. betuloides* alcanzó la supervivencia al año 2 superando a *N. pumilio*. En montaña, en las cohortes 2 y 3, presentaron mejor probabilidad de transición para *N. betuloides* que para *N. pumilio*.

Como se ha planteado, las condiciones climáticas necesarias para la regeneración (y las variaciones en la producción de semillas o nueces maduras) varían según el tipo de bosque y la localización geográfica, siendo las variables que más influyen la radiación, la precipitación, la humedad y la temperatura. Además, en especies arbóreas longevas, estas variaciones también están influenciadas por el tiempo. Por ejemplo, las características de la producción de semillas o nueces maduras son un reflejo de la adaptación a las presiones selectivas que adquirieron a lo largo de la evolución. Cuando poblaciones de especies longevas producen semillas o nueces maduras en forma sincronizada e intermitente a lo largo de los años debido a la selección natural, lo que se denomina reproducción del tipo semillazón o masting (Kelly *et al.* 2013). El significado evolutivo y ecológico que se le da a la semillazón, están relacionadas con la polinización, la supervivencia de las nueces maduras y la dispersión de las mismas, ya que es altamente sincronizada y variable entre años (Gowda y Kitzberger 2013). En nuestro caso, se ha observado que la producción de nueces trae consecuencias para la estabilidad de los bosques mixtos, debido a la dinámica del banco de plantas variable que se conforma y todos los factores limitantes que se generan. Por ejemplo, en los bosques mixtos con similar proporción de especies, en los años con mayor proporción de nueces llenas de *N. pumilio* se genera mayor forrajeo de nueces en la post-dispersión (atrae más la depredación) ocasionando menor disponibilidad de nueces viables para la instalación. Por el contrario, en otras especies de fagáceas se observó que la producción de nueces está inversamente relacionada con el forrajeo: mientras menor es la producción mayor es el forrajeo (Pulido *et al.* 2010). En algunos estudios (que involucran semillas de mayor tamaño), el forrajeo y la depredación son claves en la instalación de plántulas (Jordano 2000, García Castaño *et al.* 2006).

Un concepto muy importante a considerar es la alternancia de dominancia de las especies, vinculada a condiciones climáticas con alta variabilidad que favorecen o no el éxito reproductivo. Por ejemplo, alternancia de años húmedos y secos en forma frecuente, que determinan años con alta supervivencia de plántulas y buena producción de nueces maduras, y otros que no. Para algunos bosques mixtos, esta alternancia de años secos y húmedos, hace que a largo plazo el proceso de regeneración de las especies ocurra en forma de pulsos, aunque en la naturaleza estos pulsos de establecimiento no suceden con una frecuencia regular (Gowda y Kitzberger 2013). También es necesario considerar la heterogeneidad y la escala de heterogeneidad para comprender la adaptación de las especies al cambio climático en el futuro.

La alternancia en la dominancia de las especies podría explicar la mayor dominancia de *N. pumilio* respecto a *N. betuloides* en las tres cohortes estudiadas. Sin embargo, *N. betuloides* presenta un banco de plantas de mayor edad persistente y permanente, con altas probabilidades de supervivencia en el tiempo, lo que podría indicar una subsecuente dominancia cuando las condiciones microclimáticas lo permitan (e.g. apertura de un claro por caída de un gran árbol), acompañada de estos pulsos de semillazón o masting, que ofrece nuevamente un banco de plantas jóvenes que perduren hasta que las condiciones nuevamente favorezcan su crecimiento. Torres *et al.* (2015) demostraron la relevancia de la precipitación en la producción de nueces maduras de *Nothofagus* en Tierra del Fuego y Richardson *et al.* (2005) demostraron que los veranos fríos y húmedos producen un mayor número de nueces inmaduras en los bosques de *Nothofagus solandri* en Nueva Zelanda. Por otra parte, Kon *et al.* (2005) demostraron la correlación entre la producción de nueces maduras y las temperaturas mínimas de la primavera anterior para *Fagus crenata*, demostrando que dicha producción es sensible a las condiciones climáticas cambiantes en función de sus rasgos ecofisiológicos específicos. Estas correlaciones no han podido corroborarse a lo largo de este trabajo de tesis, por no disponerse de datos microclimáticos puntuales correspondientes a cada uno de los rodales donde se realizó este estudio. Es por ello que la evaluación de la estabilidad de los bosques mixtos frente al cambio climático solo sería posible mediante estudios a largo plazo de las etapas de semillazón, instalación y supervivencia, acompañadas de datos climáticos a varias escalas. Según modelos de cambio climático en Patagonia Sur, se predice que la temperatura y la precipitación irían en aumento, lo que favorecería a la productividad regional (Kreps *et al.* 2012), pero no a la predominancia de especies sensibles a las altas temperaturas y baja humedad.

## 6.7 Conclusión

En general, la cohorte 1 tuvo menores probabilidades de éxito entre cada estructura comparado con las demás cohortes. Sin embargo, *N. pumilio* ha presentado mejor probabilidad de transición en todas las cohortes de la montaña y en la cohorte 3 de la costa, mientras que *N. betuloides* también presentó una mejor performance en los rodales de montaña, principalmente en el rodal donde domina la especie. Dentro de los rodales mixtos

de similar proporción, *N. pumilio* destacó por sobre *N. betuloides*. La etapa más crítica fue la instalación para todos los rodales, siendo muy baja la probabilidad de que una nuez madura pase a ser una plántula.

De acuerdo a la probabilidad de transición acumulada, *N. pumilio* en todos sus rodales y cohortes estudiadas, los propágulos alcanzaron a llegar a la etapa de supervivencia al año 2, donde las principales pérdidas han variado de acuerdo a la localización y cohorte analizada (*e.g.* pérdidas por forrajeo de insectos a las nueces inmaduras en costa y pérdidas por estratificación en la montaña). En *N. betuloides*, las cohortes 1 y 2 de la costa en los rodales mixtos de similar proporción, las nueces no alcanzan a llegar a la etapa de instalación y supervivencia, perdiéndose las nueces maduras durante la etapa de estratificación. En la montaña en todos sus rodales y ciclos alcanzó la supervivencia al año 2 y las mayores pérdidas en la cohorte 1, se observaron desde la estratificación a la instalación para los rodales con predominancia de una especie.

En los rodales mixtos con similares proporciones, *N. pumilio* tuvo mejor probabilidad de transición hasta la supervivencia del año 2 en la cohorte 1 para ambas localizaciones geográficas, y en la cohorte 2 para la costa. *N. betuloides* resultó con mayor probabilidad de transición en la cohorte 2 y 3 de la montaña y corte 3 de la costa.

Respecto de la hipótesis propuesta, al existir una influencia diferencial de los factores abióticos y bióticos sobre las especies que componen el bosque mixto, la mejor probabilidad de transición fue para *N. pumilio* que *N. betuloides* en todos los rodales y en ambas localizaciones geográficas. Sin embargo, los bancos de plantas, no siempre se presentan en proporciones similares al dosel que lo conforma, considerándose que esta condición no sería estable en el tiempo sino dinámica, dependiendo de los pulsos de instalación, que no siempre coinciden para ambas especies.

# CAPÍTULO 7.

## CONSIDERACIONES FINALES

---

### 7.1 Conclusiones generales

### 7.2 Recomendaciones para investigaciones futuras

### 7.3 Limitantes de este estudio

---

### 7.1 Conclusiones generales

Los distintos tipos de bosque mixto presentan diferencias en la estructura forestal y en las condiciones microclimáticas que caracterizan al sitio, las cuales son también influenciadas por la localización geográfica. Las características edáficas físicas difieren con la localización geográfica, mientras que el contenido de fósforo y el pH son las características químicas que más diferencian a los tipos de bosque. A su vez, el tipo de bosque influye en la disponibilidad de recursos, tanto para las plantas vasculares como no vasculares, generando condiciones intermedias para el sotobosque en rodales con similar predominancia de *N. pumilio* y *N. betuloides*. Los ensambles de plantas vasculares también se diferenciaron de acuerdo a la localización geográfica.

La caída de estructuras reproductivas presenta un desfase temporal entre las especies, iniciándose primero en *N. pumilio* respecto de *N. betuloides*, siendo el patrón de caída más regular y extendido entre meses para la segunda especie. Asimismo, los sitios de montaña presentan un retraso en el inicio de las actividades fenológicas respecto de la costa, pero sin que se modifique la duración total de ciclo de actividad anual. El aporte de biomasa de estructuras no reproductivas y reproductivas es en general mayor en el bosque con predominancia de *N. pumilio* respecto de *N. betuloides*, con valores intermedios en bosques con igual predominancia de ambas especies. Durante la floración, la principal limitante es la auto-incompatibilidad, que en *N. pumilio* produce pérdidas similares entre tipos de bosque y localización geográfica, mientras que en *N. betuloides* son más importantes en bosques donde predomina, y en costa que en montaña. En el bosque con igual predominancia de ambas especies, *N. pumilio* presenta mayor producción de flores, menores pérdidas y mayor éxito para finalizar esta etapa con mayor cantidad de nueces inmaduras que *N. betuloides*. En términos generales, la proporción de flores femeninas que forman una nuez inmadura es mayor en la montaña para las dos especies y los tres tipos de bosque.

En la pre-dispersión, las mayores pérdidas en *N. pumilio* se producen por factores abióticos, siendo mayores en la costa que en la montaña independientemente del tipo de bosque. En *N. betuloides*, estas pérdidas están asociadas no solo a eventos climáticos sino también a factores bióticos (con similares proporciones en cada factor) en los dos tipos de bosque donde esta especie está presente, aunque los factores climáticos afectaron

más a los bosques de la costa, y los bióticos a la montaña. La montaña presenta mayor proporción de nueces maduras al final de la etapa de pre-dispersión para las dos especies y los tres tipos de bosque. En la post-dispersión, *N. pumilio* presenta en general mayores pérdidas que *N. betuloides* (por factores bióticos), siendo a su vez mayores las pérdidas en la montaña que la costa. Mientras que para *N. betuloides*, las pérdidas son similares por distintos factores, aunque ligeramente mayores por abióticos. En el bosque mixto, *N. pumilio* finaliza esta etapa con un menor porcentaje de nueces viables debido a las mayores pérdidas que en *N. betuloides*, a pesar de iniciar con mayor cantidad de nueces llenas. Algo similar se observa en bosques de montaña respecto de la costa.

Respecto de la instalación, no es mayormente afectada por factores bióticos ni abióticos, sino que depende de la cantidad de nueces que se generaron en la etapa anterior. La supervivencia, en cambio, está mayormente afectada por factores abióticos, principalmente aquellos vinculados al suelo (*e.g.* humedad). La dominancia de una especie en el dosel genera mejores porcentajes de instalación y supervivencia que la coexistencia de ambas en similares proporciones. En este último tipo de bosque, *N. pumilio* aventaja a *N. betuloides*, aunque la instalación relativizada al área basal es mayor en *N. betuloides* que en *N. pumilio*. Respecto a la competencia con el sotobosque, no hay mejoras en la instalación generadas por la remoción del mismo. La densidad total de plantas de *N. pumilio* es similar en bosques donde esta especie predomina y donde coexiste con *N. betuloides* en proporciones equivalentes; mientras que *N. betuloides* presenta mayor densidad de plantas sólo en los bosques donde predomina. El banco de plantas resultante presenta diferencias para cada especie, las cuales están vinculadas a la tolerancia al sombreado (*N. betuloides* presenta una estructura de edades más distribuida y homogénea en el tiempo) pero también pueden ser determinadas por otras características de las especies (*e.g.* arquitectura de las raíces, ecofisiología, presencia de micorrizas) y ambientales de los micrositios (*e.g.* predominio de briófitas, alta humedad en el suelo). Por otra parte, la montaña presenta mayores valores de instalación y supervivencia que la costa, así como mayor densidad total de plantas.

Finalmente, en el análisis mediante el enfoque integrado, se destaca que los rodales de montaña tienen una mayor probabilidad de producir una plántula que la costa, independientemente de la especie y el tipo de bosque, y que *N. pumilio* tuvo una mayor probabilidad de transición que *N. betuloides* en todos los tipos de bosque a pesar de la mayor producción de nueces potenciales que inician algunos ciclos reproductivos. En los rodales mixtos con similar proporción entre las especies, la mayor probabilidad de transición fue para *N. pumilio* respecto a *N. betuloides*, tanto en costa como en montaña. Esto evidencia que en estos bancos de plantas la regeneración no se presenta siempre en proporciones similares al dosel que lo conforma. Sin embargo, esta condición no sería estable en el tiempo sino variable, dependiendo de los pulsos de instalación, que no siempre coinciden para ambas especies. En este estudio, el mayor éxito reproductivo fue para la especie decidua, lo que le permitiría establecer mejor su regeneración en el sotobosque, al menos durante ciertos años. En base a estos

resultados, de mantenerse un mayor éxito reproductivo de la especie decidua, los bosques mixtos tenderían a ser dominados por *N. pumilio*, por lo tanto estos bosque mixtos tenderían a ser dinámicos. En los bosques donde predomina una especie, esta dominancia parecería tender a mantenerse en el tiempo (tendencia a la estabilidad).

## 7.2 Recomendaciones para investigaciones futuras

- Si bien los estudios a pequeña escala permiten obtener un conocimiento detallado del ciclo de regeneración de cada especie, es necesario abordar escalas más amplias (regional o de paisaje) para comprender mejor, la influencia climática o topográfica sobre la dinámica de la regeneración. En este caso, sería recomendable incluir el seguimiento de variables climáticas con sensores *in situ*, así como realizar más estudios para comparar entre distintas situaciones topográficas (*e.g.* sitios en laderas y en el fondo del valle, con distintos grados de pendiente o exposiciones).
- Sería interesante poder continuar los estudios sobre el ciclo de regeneración de los bosques mixtos de *N. pumilio* y *N. betuloides*, de manera tal de incluir varios eventos de semillazón e instalación masiva de plántulas de ambas especies, para evaluar mejor los pulsos de instalación y la influencia de las localizaciones geográficas.
- Para futuros estudios, sería interesante poder discriminar la identidad de los distintos grupos depredadores (*e.g.* aves, roedores, especies de insectos) y la magnitud de daño que cada uno ocasiona, que afectan la cantidad de nueces viables al final del ciclo.
- Se sabe que algunas etapas en el ciclo de regeneración no estudiadas en esta tesis (*e.g.* la germinación y el establecimiento, que conforman la instalación) tienen una gran influencia en las pérdidas, pero son necesarios más estudios para conocer cuáles son los agentes que las determinan (*e.g.* hongos, bacterias).
- Durante el seguimiento de las plantas, se observó la afectación por distintas plagas o enfermedades (*e.g.* manchas de hongos en hojas, canchales o agallas en los tallos, hojas comidas), tanto en *N. pumilio* como en *N. betuloides*. El análisis de la influencia de estos factores abióticos durante la instalación y supervivencia permitiría cuantificar la magnitud del daño que estos agentes provocan, y posibles estrategias de control sobre los mismos.
- Durante el desarrollo de este plan de trabajo, se realizó un ensayo de competencia entre *N. pumilio* y *N. betuloides* bajo condiciones controladas de luz (en un túnel de sombra), para evaluar la respuesta a distintas densidades de plantas (20 tratamientos, 10 réplicas). Los resultados de este ensayo no pudieron ser incluidos en esta tesis ya que la mortalidad fue mayor que la esperada, lo que generó desbalances entre los tratamientos que no permitieron continuar con las mediciones inicialmente realizadas al cabo de dos años de seguimiento. Sería recomendable establecer ensayos con un diseño más robusto (mayor

cantidad de réplicas, menor cantidad de tratamientos) para evaluar efectivamente la competencia/facilitación entre estas especies.

- Con la base del estudio desarrollado en esta Tesis resultaría muy interesante poder evaluar la dinámica de la regeneración avanzada de estas especies en bosques puros y mixtos de manera tal que se puedan analizar las interacciones inter e intraespecíficas de individuos ya instalados.

### **7.3 Limitantes de este estudio**

- La ubicación puntual de los rodales estudiados, tanto en costa como en montaña, estuvieron condicionadas por la accesibilidad a los sitios, lo cual restringió la distribución espacial de las muestras. Esto podría representar un sesgo en los resultados obtenidos (*e.g.* cercanía a ambientes disturbados por castores, que podrían modificar la dinámica poblacional de potenciales depredadores de semillas).
- En este estudio, las variables climáticas y edáficas, de estructura forestal y del sotobosque fueron evaluadas una sola vez a lo largo de los tres ciclos analizados. El uso de estas variables como explicatorias de las etapas analizadas del ciclo de regeneración, permitió evaluar su influencia en términos generales, pero no respecto a la variabilidad entre años.
- El período de tiempo analizado en esta Tesis no incluyó ciclos de gran semillazón en *N. betuloides*, por lo que no se contó con información sobre instalación masiva de plántulas durante el período analizado. Por lo tanto, los resultados informados sobre la regeneración de esta especie están sesgados a aquellos rodales en los que sí hubo instalación y se pudo hacer el seguimiento.
- A pesar de que actualmente se continúa monitoreando producción de nueces y la dinámica de plantas, en esta Tesis no fue posible incluir más ciclos y seguimiento de cohortes por una cuestión de costo de los muestreos, tiempo necesario para realizar la separación del material y análisis en los plazos de duración de la beca doctoral.

## Bibliografía citada

- Abiyu A, Teketay D, Glatzel G, Gratzer G. 2016. Seed production, seed dispersal and seedling establishment of two afro-montane tree species in and around a church forest: implications for forest restoration. *Forest Ecosystems* 3:16.
- Allen RB, Mason NWH, Richardson SJ, Platt KH. 2012. Synchronicity, periodicity, and bimodality in inter-annual tree seed production along an elevation gradient. *Oikos* 121:367-376.
- Alley JC, Fitzgerald BM, Berben PH, Haslett SJ. 1998. Annual and seasonal patterns of litter-fall of hard beech (*Nothofagus truncata*) and silver beech (*Nothofagus menziesii*) in relation to reproduction. *New Zealand Journal of Botany* 36: 453-464.
- Allué C, Arranz J.A, Bava J, Beneitez JM, Collado L, García-López JM. 2010. Caracterización y cartografía fitoclimáticas del bosque nativo subantártico en la Isla Grande de Tierra del Fuego (Patagonia, Argentina). *Forest Systems*. 19, 189-207.
- Anderson CB, Martínez Pastur G, Lencinas MV, Wallem PA, Moorman MC, Rosemond AD. 2009. Do introduced North American beavers *Castor canadensis* engineer differently in southern South America? An overview with implications for restoration. *Mammal Review* 39:33-52.
- APN 2007. Plan de Manejo Parque Nacional Tierra del Fuego. Administración de Parques Nacionales. 170 p.
- Ardiles V, Cuvertino J, Osorio YF. 2008. Briófitas de los bosques templados de Chile. Una introducción al mundo de los Musgos, Hepáticas y Antocerotes. Guía campo CORMA. 169 pp.
- Ardiles V, Peñaloza A. 2013. Briófitas del área urbana de Santiago de Chile: Especies, hábitats y consideraciones para su conservación. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*. Vol 62
- Armesto JJ; Casassa I, Dollenz O. 1992. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres delPaine NationalPark, Chile. *Vegetatio*, 98:13-22.
- Arroyo M.T.K, Donoso C, Murúa RE, Pisano E, Schlatter RP, Serey IA. 1996. Toward an Ecologically Sustainable Forestry Project. Concepts, Analysis and Recommendations. Departamento de Investigación y Desarrollo, Universidad de Chile, Santiago de Chile.
- Augusto L, Ranger J, Binkley D, Rothe A. 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals Forests Science*. 59:233-253
- Augusto L, Dupouey JL, Ranger J. 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals Forests Science* 60:823-831
- Báez P, Riveros M, Lehnebach C. 2002. Viability and longevity of pollen of *Nothofagus* species in South Chile. *New Zealand Journal of Botany* 40: 671-678.

- Bahamonde H, Peri P, Martínez Pastur G, Lencinas MV. 2009. Variaciones microclimáticas en bosques primarios y bajo uso silvopastoril de *Nothofagus antarctica* en dos Clases de Sitio en Patagonia Sur. 1° Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles. Posadas (Misiones), 14-16 de Mayo.
- Bahamonde H, Peri P, Monelos L, Martínez Pastur G. 2011. Aspectos ecológicos de la regeneración por semillas en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* en Patagonia Sur, Argentina. *Bosque* 32: 20-29
- Bahamonde H, Peri PL, Monelos LH, Martínez Pastur, G. 2013. Regeneración por semillas en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* bajo uso silvopastoril en Patagonia Sur, Argentina. *Bosque* 34(1): 89-101.
- Bahamonde HA, Peri PL, Martínez Pastur G, Monelos LH. 2015. Litterfall and nutrients return in *Nothofagus antarctica* forests growing in a site quality gradient with different management uses in Southern Patagonia. *European Journal Forest Research* 134(1):113-124
- Bakker JD. 2008. Increasing the utility of indicator species analysis. *Journal Applied Ecology*. 45, 1829-1835.
- Bales RC, Hopmans JW, O'Geen A, Meadows M, Hartsough P, Kirchner P, Hunsaker C, Beaudette D. 2011. Soil moisture response to snowmelt and rainfall in a Sierra Nevada mixed-conifer forest. *Vadose Zone J* 10:786-799
- Barbier S, Gosselin F, Balandier P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved. A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*. 254:1-15
- Barnes BV, DR Zak, SR Denton, SH Spurr. 1998. *Forest ecology*. 4 ed. New York, USA. John Wiley. 774 p
- Bauerle P, Rutherford P, Lanfranco D. 1997. Defoliadores de roble (*Nothofagus obliqua*), raulí (*N. alpina*), coigüe (*N. dombeyi*) y lenga (*N. pumilio*). *Bosque* 18: 97-107.
- Bazzaz FA, Ackerly DD, Reekie EG. 2000. Reproductive allocation in plants. En: Fenner M (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities*. 2nd Edition. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK. P 125-166.
- Bergeron Y, Chen HYH, Kenkel NC, Leduc AL, Macdonald SE. 2014. Boreal mixedwood stands dynamics: ecological processes underlying multiple pathways. *Forest Chronology* 90(2):202-213
- Bitterlich W, 1984. The Relascope Idea. *Relative Measurements in Forestry*. Commonwealth Agricultural Bureaux, London, UK. Oxford, England, pp 73-79.
- Bogdziewicz M, Fernández-Martínez M, Bonal R, Belmonte J, Espelta JM. 2017 The Moran effect and environmental vetoes: phenological synchrony and drought drive seed production in a Mediterranean oak. *Proceedings of the Royal Societ B* 284: 20171784.
- Bouyoucos G.J. 1936. Directions for making mechanical analysis of soils by the hydrometer method. *Soil Science*, 42, 225-230.
- Boyle JR 2005. Forest soils. En: Hillel D (ed) *Encyclopedia of Soils in the Environment*. Elsevier, 369

- Bray RH, Kurtz LT. 1945. Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59:39-45
- Brunel C, Gros R, Ziarelli F, Farnet Da Silva AM. 2017. Additive or non-additive effect of mixing oak in pine stands on soil properties depends on the tree species in Mediterranean forests. *Sci Total Environment* 590-591: 676-685
- Burgos A, Grez A, Bustamante R. 2008. Seed production, pre-dispersal seed predation and germination of *Nothofagus glauca* (Nothofagaceae) in a temperate fragmented forest in Chile. *Forest Ecology and Management* 255: 1226-1233.
- Caldentey J, Ibarra M, Hernández J. 2001. Litter fluxes and decomposition in *Nothofagus pumilio* stands in the region of Magallanes, Chile. *Forest Ecology and Management* 148: 145-157.
- Caldentey J, Mayer H, Ibarra M, Promis A. 2009. The effects of a regeneration felling on photosynthetic photon flux density and regeneration growth in a *Nothofagus pumilio* forest. *European Journal of Forest Research* 128: 75-84.
- Canham CD, Marks PL. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. En: Pickett STA, White PS. (Eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, London, UK, pp.197-216.
- Cano MJ, y Gallego MT. 2008 The genus *Tortula* (Pottiaceae, Bryophyta) in South America. *Botanical Journal of the Linnean Society* 156: 173-220
- Cattellino PJ, Noble IR, Slatyer RO. 1979. Predicting the multiple pathways of plant succession. *Environmental Management* 3: 41
- Cellini JM. 2010. Estructura y regeneración bajo distintas propuestas de manejo de bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser en Tierra del Fuego, Argentina. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad de La Plata, Buenos Aires. 157 p.
- Chávez V, Macdonald CE. 2010. Understory species interactions in mature boreal mixedwood forests. *Botany* 88: 912-922.
- Clark JS, Macklin E, Wood L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235.
- Clark JS, Beckage B, Camill P, Cleveland B, Hilleris Lambers J, Lichter J, McLachlan J, Mohan J, Wyckoff P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1-16.
- Clark JS, Bell DM, Hersh MH, Nichols L. 2011. Climate change vulnerability of forest biodiversity: climate and competition tracking of demographic rates. *Global Change Biology* 17:1834–1849
- Cleland EE, Chuine I, Menzel A, Mooney HA, Schwartz MD. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution* 22(7):357-365

- Clements FE. 1916. Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation. Carnegie Institution of Washington Publication No.242.
- Collado L. 2001. Los bosques de Tierra del Fuego. Análisis de su estratificación mediante imágenes satelitales para el inventario forestal de la provincia. *Multequina* 10: 1-16
- Coomes DA, PJ Grubb. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* 70: 171-207
- Cruz G, Schmidt H, Cabello G, Hidalgo F. 2005. Caracterización estructural y dasométrica de los bosques de producción de coihue de Magallanes. Informe proyecto FONDEF “Incorporación de los bosques de coihue de Magallanes al manejo forestal para la diversificación e incremento de la producción en la XII Región” Universidad de Chile. Informe Técnico. Santiago de Chile. 30 p.
- Cruz G, Caldentey J. 2007. Caracterización, silvicultura y uso de los bosques de coihue de Magallanes (*Nothofagus betuloides* (Mirb.) Blume) en la XII Región de Chile. CONICYT FONDEF, Santiago de Chile. 126 p.
- Cuevas JG, Arroyo M. 1999. Ausencia de banco de semillas persistente en *Nothofagus pumilio* (Fagaceae) en Tierra del Fuego, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 73-82.
- Cuevas J. 2000. Tree recruitment at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. *Ecology* 88: 840-855.
- Daniel TW, Helms JA, Backer FS. 1982. Principios de silvicultura. Ed. McGraw-Hill, S. A. de C. V. México.
- Deferrari, G., Camilión, C., Martínez Pastur, G., Peri, P., 2001. Changes in *Nothofagus pumilio* forest biodiversity during the forest management cycle. *Birds. Biodiversity Conservation*. 10: 2093-2108.
- Díaz M, Møller AP, Pulido F. 2003. Fruit abortion, developmental selection and developmental stability in *Quercus ilex*. *Oecologia* 135: 378-385
- Díaz M, Torre I, Peris A, Tena L. 2005. Foraging behavior of wood mice as related to presence and activity of genets. *Journal of Mammalogy*. 86, 1178-1185.
- Díaz S, Kitzberger T. 2006. High *Nothofagus* flower consumption and pollen emptying in the southern South American austral parakeet (*Enicognathus ferrugineus*). *Austral Ecology* 31, 759-766
- Donoso C. 1981. Tipos forestales de los Bosques Nativos de Chile. Proyecto CONAF/PNUD-FAO/76/003. Documento de trabajo N°38. 128 p.
- Donoso C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. *Ecología Forestal*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, Chile. 484 p.
- Donoso C. 1997. *Ecología Forestal. El Bosque y su Medio Ambiente*. Edit. Universitaria, Santiago de Chile, Chile.
- Donoso C, Donoso P. 2006. *Nothofagus betuloides* (Mirb) Oerst. Coigüe de Magallanes, ouchpaya (onas), guindo (zona Austral), coigüe colorado (Tierra del Fuego). En: Donoso C (ed) *Las especies arbóreas*

- de los bosques templados de Chile y Argentina. *Autoecología*. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia, Chile. P 411-422.
- Dufrêne M, Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. 67:345-366.
- Espelta JM, Cortes P, Molowny-Horas R, Sánchez-Humanes B, Retana J. 2008. Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forests. *Ecology* 87:805-817
- Espelta JM, Cortés P, Molowny-Horas R, Retana J. 2009. Acorn crop size and predispersal predation determine inter-specific differences in the recruitment of co-occurring oaks. *Oecologia* 161:559-568
- Estevan H, Lloret F, Vayreda J, Terradas J. 2007. Determinants of woody species richness in Scot pine and beech forests: climate, forest patch size and forest structure. *Acta Oecologica* 31: 325-331
- Ferretti M, Calderisi M, Amoriello T, Bussotti F, Canullo R, Campetella G, Costantini A, Fabbio G, Mosello R. 2006. Factors influencing vascular species diversity in the CONECOFOR permanent monitoring plots. *Ann Inst Sper Selv* 30:97-106
- Finzi AC, Canham CD, van Breemen N. 1998. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecological Applications* 8(2):447-454
- Frangi JL, Barrera MD, Puig de Fábregas J, Yapura PF, Arambarri AM, Richter L. 2004. Ecología de los bosques de Tierra del Fuego. En: Arturi MF, Frangi JL, Goya JF (eds) *Ecología y manejo de bosques nativos de Argentina*. Presentación multimedia en CD, Editorial Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Frangi JL, Barrera MD, Richter L, Lugo A. 2005. Nutrient cycling in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *Forest Ecology and Management* 217: 80-94.
- Fransén S. 2004. A taxonomic revision of extra-Neotropical Bartramiasection *Vaginella* C. Müll. *Lindbergia* 29: 73-107.
- Frazer GW, Fournier RA, Trofymow JA, Hall RJ. 2001. A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and Forest Meteorology* 109: 249-263.
- Frederiksen P. 1988. Soils of Tierra del Fuego. A Satellite-based Land Survey Approach. *Folia Geographica Danica*, 18:159 p. C.A. Reitzels Forlag. Copenhagen.
- Gallego MT y Cano MJ. 2007. A new species of *Syntrichia* Brid. (Pottiaceae, Bryophyta) from Chile. *Journal of Bryology* 29: 183-187.
- Gallo EA, Lencinas MV, Martínez Pastur G. 2013. Site quality influence over understory plant diversity in old-growth and harvested *Nothofagus pumilio* forest. *Forests Systems*. 22:25-38
- García Castaño JL, Kollmann J, Jordano P. 2006. Spatial variation of post-dispersal seed removal by rodents in highland microhabitats of Spain and Switzerland. *Seed Science Research* 16: 213-222

- Gause GF. 1934. *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkin, Baltimore, Maryland, USA.
- Gazol A, Ibáñez R. 2010. Scale-specific determinants of a mixed beech and oak seedling–sapling bank under different environmental and biotic conditions. *Plant Ecology*. 211(1):37-48
- Gea-Izquierdo G, Martínez Pastur G, Cellini JM, Lencinas MV. 2004. Forty years of silvicultural management in southern *Nothofagus pumilio* primary forests. *Forest Ecology and Management* 201: 335-347.
- Gerding V and O Thiers. 2002. Caracterización de suelos bajo bosques de *Nothofagus betuloides* (Mirb) Blume, en Tierra del Fuego, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 819-833.
- Gilliam FS. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *Bioscience* 57:845-858
- González ME, Donoso C, Ovalle P, Martínez Pastur G. 2006. *Nothofagus pumilio* (Poep. et End) Krasser. Lenga, roble blanco, leñar, roble de Tierra del Fuego. En: *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Autoecología-Donoso Z. C. (ed.) Santiago, Chile. 486-500
- Gradstein SR, Churchill SP y Salazar Allen N. 2001 *Guide to the Bryophytes of Tropical America*. New York, N.Y. Botanical Garden. 577 p.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*. 52:107-145.
- Gowda JH y Kitzberger T. 2013. Procesos y/o disturbios naturales del Parque Nacional Nahuel Huapi. Informe APN.
- Gutiérrez E, Vallejo VR, Romanya J, Fons J. 1991. The subantarctic *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego: distribution, structure and production. *Oecologia Aquatica* 10, 351-366
- Gutiérrez E. 1994. Els boscos de *Nothofagus* de la Terra del Foc com a paradigma de dinàmica successional del no-equilibri. *Treballs de la SCB*. 45, 93-121.
- Härdtle W, Oheimb G, von Westphal C. 2003. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management*. 182:327-338
- Hardya J, Melloha R, Koeniga G, Marks D, Winstralb A, Pomeroy J, Linkd T. 2004. Solar radiation transmission through conifer canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*. 126, 257-270
- Harper J, Williams J, Sagar G. 1965. The behaviour of seeds in soil. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology* 53: 273-286.
- Harper J. 1977. *Population biology of plants*. London Academic Press, London. 892 p.
- Hassel De Menéndez 1963. Estudio de la Anthocerotales y Marchantiales de la Argentina. *Opera Lilloana* 7: 1-297.

- Hassel De Menéndez, G. Y C. Villagrán 2007 Hepáticas y antocerotas del área de la flora de Zapallar. En: “Flora de las plantas vasculares de Zapallar”, Villagrán C., C. Marticorena y J. Armesto (Eds), Capítulo II; 557-580, Editorial Puntágeles.
- Hassel De Menéndez, G. Y M. Rubies. 2009 Catalogue of the Marchantiophyta and Anthocerotophyta from Chile, Argentina and Uruguay. *Nova Hedwigia* 134: 1-672.
- Hedenäs L. 2003. Amblystegiaceae (Musci). *Flora Neotropica Monograph* 89. The New York Botanical Garden. 108 pp
- Heinemann K, Kitzberger T, Veblen T. 2000. Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 25-31.
- Heinemann, K., Kitzberger, T. 2006. Effects of position, understorey vegetation and coarse woody debris on tree regeneration in two environmentally contrasting forests of north-western Patagonia: A manipulative approach. *Journal of Biogeography* 33: 1357-1367
- Huertas Herrera A, Cellini JM, Barrera M, Lencinas MV, Martínez Pastur G. 2018. Environment and anthropogenic impacts as main drivers of plant assemblages in forest mountain landscapes of Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 430:380-393.
- Huston MA. 1994. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge. 708 p.
- Ibarra M, Caldentey J, Hidalgo F. 2007. Antecedentes generales de la especie. Caracterización, silvicultura y uso de los bosques de coihue de Magallanes (*Nothofagus betuloides* (Mirb.) Blume) en la XII Región de Chile. CONICYT FONDEF, Santiago de Chile. 126 p.
- Jiang T, Yang X, Zhong Y, Tang Q, Liu, Su Z. 2018. Species composition and diversity of ground bryophytes across a forest edge-to-interior gradient. *Scientific Reports* 8: 11868
- Jiménez JA, Cano NJ. 2006. Two new combinations in *Didymodon* (Pottiaceae) from South America. *The Bryologist* 109: 391-397.
- Jin Y, Russo SE, Yu M. 2017. Effects of light and topography on regeneration and coexistence of evergreen and deciduous tree species in a Chinese subtropical forest. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12911>
- Jordano P, Herrera CM. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* 2: 230-237.
- Jordano P. 2000. Fruits and frugivory. En: Fenner M (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities*. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, pp 125-166
- Jordano P, Pulido F, Arroyo J, García-Castaño JL, García-Fayos P. 2008. Procesos de limitación demográfica. En: Valladares F (ed) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante (Segunda edición)*. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, Madrid. P 231-250.

- Kelly D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends Ecology Evol.* 9: 465-470.
- Kelly D, Harrison AL, Lee WG, Payton IJ, Wilson PR, Schaubert E.M. 2000. Predator satiation and extreme mast seeding in 11 species of *Chionochloa* (Poaceae). *Oikos* 90:477-488.
- Kelly D, Sork VL. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427-47.
- Kelly D, Geldenhuys A, James A, Holland EP, Plank MJ, Brockie RE, Cowan PE, Harper GA, Lee WG, Maitland MJ, Mark MF, Mills JA, Wilson PR, Byrom AE. 2013. Of mast and mean: differential-temperature cue makes mast seeding insensitive to climate change. *Ecology Letters*, 16: 90–98
- Kitajima K, Fenner M. 2000. Ecology of seedling regeneration. En: Fenner, M. (ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing, pp.331-359.
- Kneeshaw DD, Williams H, Nikinmaa E, Messier C. 2002: Patterns of above- and below-ground response of understory conifer release 6 years after partial cutting. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 255-265.
- Koenig WD, Knops JMH. 2000. Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: a global perspective. *American Naturalist*. 155: 59 -69.
- Kon H, Noda T, Terazawa K, Koyama H, Yasaka M. 2005. Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata*. *Journal of Ecology* 93: 1148-1155.
- Kreps G, Ivancich H, Martínez Pastur G, Marcora P, Torres R. 2010. Cambios en la estructura, regeneración y diversidad de sotobosque en un ecotono de bosques de *Nothofagus betuloides* y *N. pumilio*. *Jornadas Forestales de Patagonia Sur Ushuaia*, 10-12 noviembre de 2010.
- Kreps G, Martínez Pastur G, Peri PL. 2012. Cambio climático en Patagonia sur. Escenarios futuros en el manejo de los recursos naturales. INTA (ed). Santa Cruz, Argentina, p 100.
- Lacerda DMA, Barros JBA, Almeida Jr. EB, Rossatto DR. 2017. Do conspecific populations exhibit divergent phenological patterns? A study case of widespread savanna species. *Flora* 236-237: 100-106
- Lacerda DMA, Rosatto DR, Delgado EKM, Almeida Jr EB. 2018. Reproductive phenology differs between evergreen and deciduous species in a Northeast Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica*. doi: 10.1590/0102-33062017abb0343
- Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner M (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities*. CABI Publishing, Wallingford, pp 125-166
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Gallo E, Cellini JM. 2011. Alternative silvicultural practices with variable retention to improve understory plant diversity conservation in southern Patagonian forests. *Forest Ecology and Management*. 262:1236-1250

- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Gallo G, Cellini JM. 2014. Decreasing negative impacts of harvesting over insect communities using variable retention in southern Patagonian forests. *Insect Conservation*. 18:479-495.
- Lencinas MV. 2005. Biodiversidad en el bosque productivo de *Nothofagus pumilio* y sus ambientes asociados en Tierra del Fuego. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Sur, Bahía Blanca.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Anderson CB, Busso C. 2007. The value of timber quality forests for insect conservation on Tierra del Fuego Island compared to associated non-timber quality stands. *Journal of Insect Conservation* 12: 461-475.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Rivero P, Busso C. 2008a. Conservation value of timber quality vs. associated non-timber quality stands for understory diversity in *Nothofagus* forests. *Biodiversity and Conservation* 17: 2579-2597.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Solán R, Gallo E, Cellini JM. 2008b. Forest management with variable retention impact over bryophyte communities of *Nothofagus pumilio* understory. *Forstarchiv* 79: 77-82.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Gallo E, Cellini JM. 2009. Alternative silvicultural practices with variable retention improve bird conservation in managed South Patagonian forests. *Forest Ecology and Management*. 258, 472–480.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Gallo E, Cellini JM. 2011. Alternative silvicultural practices with variable retention to improve understory plant diversity conservation in southern Patagonian forests. *Forest Ecology and Management*. 262:1236-1250
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Gallo, E., Cellini, J.M., 2014. Decreasing negative impacts of harvesting over insect diversity using variable retention silviculture in southern Patagonian forests. *Journal of Insect Conservation*. 18: 479-495.
- Levy EG, Madden EA. 1933. The point method of pasture analyses. *New Zealand Journal of Agriculture* 46:267-379.
- Li Y, Yang F, Ou Y, Zhang D, Liu J, Chu G, et al. 2013. Changes in Forest Soil Properties in Different Successional Stages in Lower Tropical China. *PLoS ONE* 8(11): e81359.
- Little RL, Peterson DL, Conquest LL. 1994. Regeneration of subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) following fire: effects of climate and others factors. *Canadian Journal of Forest Research* 24:934-944
- Liu X, Meng W, Liang G, Li K, Xu W, Huang L, et al. 2014. Available Phosphorus in Forest Soil Increases with Soil Nitrogen but Not Total Phosphorus: Evidence from Subtropical Forests and a Pot Experiment. *PLoS ONE* 9(2): e88070.
- Lizarralde M, Deferrari G, Alvarez S.y Escobar, J. 1996. Effects of beaver (*Castor canadensis*) on the nutrient dynamics of the Southern Beech forest of Tierra del Fuego. *Ecología Austral*. 6: 101-105

- Lizarralde M, Escobar J. 2000. Mamíferos exóticos en la Tierra del Fuego. *Ciencia Hoy* 10: 52-63.
- Lucas-Borja ME, Candel Pérez D, López Serrano FR, Andrés M, Bastida F. 2012. Altitude-related factors but not *Pinus* community exert a dominant role over chemical and microbiological properties of a Mediterranean humid soil. *European Journal of Soil Science*. 63:541-549
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199-205.
- Márialigeti S, Tinya F, Bidló A, Ódor P. 2016. Environmental drivers of the composition and diversity of the herb layer in mixed temperate forests in Hungary. *Plant Ecology* 217:549-563
- Marchelli P, Smouse PE, Gallo LA. 2012. Short-distance pollen dispersal for an outcrossed, wind-pollinated southern beech (*Nothofagus nervosa*(Phil.) Dim. et Mil.). *Tree Genetics & Genomes* 8:1123–1134
- Martínez Pastur G, Peri PL, Vukasovic R, Vaccaro S, Piriz Carrillo V. 1997. Site index equation for *Nothofagus pumilio* Patagonian forest. *Phyton* 6:55-60
- Martínez Pastur G, Cellini J, Peri P, Vukasovic R, Fernandez C. 2000. Timber production of *Nothofagus pumilio* forests by a shelterwood system in Tierra del Fuego (Argentina). *Forest Ecology and Management* 134: 153-162.
- Martínez Pastur G, Peri PL, Fernández MC, Staffierig, Lencinas MV. 2002. Changes in understory species diversity during the *Nothofagus pumilio* forest management cycle. *Journal of Forest Research* 7: 165-174.
- Martínez Pastur G, Lencinas MV, Peri PL, Arena M. 2007. Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture. *Forest Ecology and Management* 243: 274-282.
- Martínez Pastur G, Lencinas MV, Peri PL, Cellini JM. 2008. Flowering and seedin patterns in unmanaged and managed *Nothofagus pumilio* forests with a silvicultural variable retention system. *Forstarchiv* 79: 60-65
- Martínez Pastur G, Lencinas MV, Peri PL, Cellini J.M, Moretto A. 2010. Long-term forest management research in South Patagonia-Argentina: Lessons from the past, challenges from the present. *Revista Chilena de Historia Natural* 83, 159-169.
- Martínez Pastur G, Cellini JM, Lencinas Mv, Barrera M, Peri Pl. 2011a. Environmental variables influencing regeneration of *Nothofagus pumilio* in a system with combined aggregated and dispersed retention. *Forest Ecology and Management* 261: 178-186.
- Martínez Pastur G, Peri PL, Cellini JM, Lencinas MV, Barrera M, Ivancich H, 2011b. Canopy structure analysis for estimating forest regeneration dynamics and growth in *Nothofagus pumilio* forests. *Annals of Forest Science*. 68, 587-594.

- Martínez Pastur G, Jordán C, Soler Esteban R, Lencinas MV, Ivancich H, Kreps G. 2012. Landscape and microenvironmental conditions influence over regeneration dynamics in old-growth *Nothofagus betuloides* Southern Patagonian forests. *Plant Biosystems*, 146:201-213
- Martínez Pastur G, Soler Esteban R, Pulido F, Lencinas MV. 2013a. Variable retention harvesting influences biotic and abiotic drivers of regeneration in *Nothofagus pumilio* southern Patagonian forests. *Forest Ecology and Management*. 289:106-114
- Martínez Pastur G, Peri PL, Lencinas MV, Cellini JM, Barrera M, Soler R, Ivancich H, Mestre L, Moretto AS, Anderson CB, Pulido F. 2013b. La producción forestal y la conservación de la biodiversidad en los bosques de *Nothofagus* en Tierra del Fuego y Patagonia Sur. En: Donoso, P. Promis, A. (Eds.), *Silvicultura en bosques nativos: Avances en la investigación en Chile, Argentina y Nueva Zelanda. Silvicultura para los bosques de Chile, Valdivia, Chile*, pp. 155-179.
- Martínez Pastur G, Soler Esteban R, Cellini JM, Lencinas MV, Peri P, Neyland MG. 2014. Survival and growth of *Nothofagus pumilio* seedlings under several microenvironments after variable retention harvesting in southern Patagonian forests. *Annals of Forest Science* 71(3):349-362.
- Martínez Pastur G, Lencinas MV, Gallo E, de Cruz M, Borla M, Esteban R, Anderson C. 2015. Habitat-specific vegetation and seasonal drivers of bird community structure and function in southern Patagonian forests. *Community Ecology*. 16: 55-65.
- Massaccesi G, Roig F, Martínez Pastur G, Barrera M. 2008. Growth patterns of *Nothofagus pumilio* trees along altitudinal gradients in Tierra del Fuego, Argentina. *Trees*. 22(2):245-255
- Matteri C.M. 1985. Bryophyta, Musci: Bartramiaceae. - In: Guarrera, S.A., Gamundi de Amos, I. & Rabinovich de Halperin, D. (eds.), *Flora Criptogámica de Tierra del Fuego* 14 (7), 62 pp. 18 pl
- McIntire EJB, Piper FI, Fajardo A. 2016. Wind exposure and light exposure, more than elevation-related temperature, limit tree line seedling abundance on three continents. *Journal of Ecology* 104: 1379-1390.
- Messaoud Y, Houle G. 2006. Spatial patterns of tree seedling establishment and their relationship to environmental variables in a cold temperate deciduous forest of eastern North America. *Plant Ecology*. 185:319-331
- Moore DM. 1983. *Flora de Tierra del Fuego*. Anthony Nelson, England. 338 p
- Moretto AS, Martínez Pastur G. 2014. Litterfall and leaf decomposition in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego. *Journal of Forest Science* 60: 500-510.
- Moreno Marcos G, Obrador JJ, García E, Cubera E, Montero MJ, Pulido F, Dupraz C. 2007. Driving competitive and facilitative interactions in oak dehesas through management practices. *Agroforestry System* 70: 25-40.

- Morisita M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Faculty of Science, Kyushu University. Series E: Biology 2, 215-235
- Muñoz J. 1999. A revision of Grimmiaceae (Musci, Grimmiaceae) in the Americas. 1: Latin America. Annals of the Missouri Botanical Garden. 86: 118-191
- Muñoz J, Pando F. 2000 A world synopsis of the genus Grimmia. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 83, 133 p.
- Müller F. 2009. An updated checklist of the mosses of Chile. Archive for Bryology 58: 1-124.
- McCune B, Mefford MJ. 1999. Multivariate analysis of ecological data, Version 4.0, MjM software. Gleneden Beach, Oregon.
- Neiryneck J, Mirtcheva S, Sioen G, Lust N (2000) Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy soil. Forest Ecology and Management. 133:275-286
- Nelson AS y Wagner RG. 2014. Spatial coexistence of American beech and sugar maple regeneration in post-harvest northern hardwood forests. Annals of Forest Science 71:781-789
- Nordén U. 1994. Influence of broad-leaved tree species on pH and organic matter content of forest topsoils in Scania, South Sweden. Scandinavian Journal of Forest Research. 9:1-8
- Nord EA, Lynch JP. 2009. Plant phenology: a critical controller of soil resource acquisition. Journal of Experimental Botany 60: 1927-1937.
- Nordén U. 1994. Influence of broad-leaved tree species on pH and organic matter content of forest topsoils in Scania, South Sweden. Scandinavian Journal of Forest Research .9:1-8
- Ochi H. 1970. A revision of the subfamily Bryoideae in Australia, Tasmania, New Zealand and the adjacent islands. Journal of the Faculty of Education, Tottori University, Natural Science 21: 7-67.
- Ochi H. 1982 A revision of the Bryoideae (Musci) in southern South America. Journal of the Faculty of Education, Tottori University, Natural Science 31: 11-47
- Oliver CD, Larson BC. 1996. Forest stand dynamics. Update Edition. John Wiley and Sons, New York, USA. 521 p.
- Patil VN, Dadlani M. 2009. Tetrazolium Test for Seed Viability and Vigour. Weed Science Society of America, Champaign, IL., USA., pp: 209-241
- Pearse I, LaMontagne JM, Koenig WD. 2017. Inter-annual variation in seed production has increased over time (1900 – 2014). Proc. R. Soc. B284: 20171666.
- Pau S, Wolkovich EM, Cook BI, Davies TJ, Kraft NJ, Bolmgren K, Cleland, EE. 2011. Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. Global Change Biology, 17: 3633-3643.
- Pederson BS. 1998. The role of stress in the mortality of Midwestern Oaks as indicated by growth prior to death. Ecology 79:79-93.

- Pérez Ramos IM. 2006. Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del sur de la Península Ibérica. *Ecosistemas* 16 (2): 131-136.
- Pérez-Ramos IM, Gómez-Aparicio L, Villar R, García LV, Marañón T. 2010. Seedling growth and morphology of three oak species along field resource gradients and seed mass variation: a seedling age-dependent response. *Journal Vegetation Science*. 21:419-437.
- Pérez-Ramos IM, Aponte C, García LV, Padilla-Díaz CM, Marañón T. 2014. Why is seed production so variable among individuals? A ten-year study with oaks reveals the importance of soil environment. *PLoS One* 9:e115371.
- Peterson CJ. 2000. Catastrophic wind damage to North American forests and the potential impact of climate change. *Science of The Total Environment*. 262:287-311
- Pías B, Salvande M, Guitián P. 2007. Variation in pre-dispersal losses in reproductive potential in rowan (*Sorbus aucuparia* L. Rosaceae) in the NW Iberian Peninsula. *Plant Ecology* 188: 191-203.
- Pickett STA. 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torrey Bot. Club*107:238-248.
- Pickett STA, Collins SL, Armesto JJ.1987. Models, mechanism and pathways of succession. *The Botanical Review*. 53:335-371.
- Pickett STA, Thompson JN. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation* 13:27-37
- Pickett STA, White PS. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando.
- Pisano E. 1971. Comunidades vegetales del área del Fiordo Parry, Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia*. 2:93-133.
- Pisano E. 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia chilena. I.- Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. *Anales del Instituto de la Patagonia*. 8: 121-250
- Pollmann W. 2004. Regeneration dynamics and life history differences in southern Chilean *Nothofagus* forests: a synthesis. *Plant Ecology* 174: 353-369.
- Pretzsch H. 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*. 327: 251-264.
- Promis A, Ibarra M, Schmidt, Hidalgo F. 2007. Antecedentes dasométricos. Caracterización, silvicultura y uso de los bosques de coihue de Magallanes (*Nothofagus betuloides* (Mirb.) Blume) en la XII Región de Chile. CONICYT FONDEF, Santiago de Chile. 126 p.
- Promis A, Cruz G, Reif A, Gärtner S. 2008. *Nothofagus betuloides* (MIRB.) OERST 1871 (Fagales: Nothofagaceae) forests in southern Patagonia and Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia*. 36: 53-68

- Promis A. 2009. Natural small-scale disturbances and below-canopy solar radiation effects on the regeneration patterns in a *Nothofagus betuloides* forest: A case study from Tierra del Fuego, Chile. PhD thesis, Faculty of Forest and Environmental Sciences. Freiburg, Germany. 186 p.
- Promis A, Caldentey J, Ibarra M. 2010. Microclima en el interior de un bosque de *Nothofagus pumilio* y el efecto de una corta de regeneración. *Bosque* 31: 129-139.
- Promis A, Allen RB. 2017. Tree seedlings respond to both light and soil nutrients in a Patagonian evergreen-deciduous forest. *PLoS ONE* 12(11): e0188686.
- Pulido F, Díaz B, Martínez Pastur G. 2000. Incidencia del ramoneo del guanaco (*Lama guanicoe*) sobre la regeneración de lenga (*Nothofagus pumilio*) en bosques de Tierra del Fuego, Argentina. *Investigaciones Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 9: 381-394.
- Pulido F. 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural*. 75: 5-15.
- Pulido F, Díaz M. 2005. Regeneration of Mediterranean oak: A whole-cycle approach. *Écoscience* 12: 92-102.
- Pulido F, García E, Obrador JL, Moreno G. 2010. Multiple pathways for tree regeneration in anthropogenic savannas: incorporating biotic and abiotic drivers into management schemes. *Journal of Applied Ecology* 47: 1272-1281.
- Quesada CA, Lloyd J, Schwarz M, Baker TR, Phillips OL, Patiño S, Czimczik C, Hodnett MG, Herrera R et al. 2009. Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosciences Discussion*, 6 (2): 3993-4057.
- Quinteros C, Garibaldi LA, Grez A, Polidori C, Nieves-Aldrey JL. 2014. Galls of the temperate forest of southern South America: Argentina and Chile. In: Fernández, G.W., Santos, J.C. (Eds.), *Neotropical Insect Galls*. Springer, London, pp. 429-463.
- Ramírez C. 1987. El Género *Nothofagus* y su Importancia en Chile. *Bosque* 8(2): 71-76
- Ratajczak E, Pukacka S. 2005. Decrease in beech (*Fagus sylvatica*) seed viability caused by temperature and humidity conditions as related to membrane damage and lipid composition. *Acta Physiologiae Plantarum* 27: 3-12.
- Rebertus A, Veblen T. 1993. Structure and tree-fallgap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 4: 641-654. 135
- Rebertus A, Kitzberger T, Veblen T, Roovers L. 1997. Blowdown history and landscape patterns in the Andes of Tierra del Fuego, Argentina. *Ecology* 78: 678-692.
- Rey PJ, Alcántara JM. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Richardson SJ, Allen RB, Whitehead D, Carswell FE, Ruscoe WA, Platt KH. 2005. Climate and net carbon availability both determine seed production in a temperate tree species. *Ecology* 86: 972-981

- Riveros M, Parades MA, Rosas MT, Cardenas E, Armesto J, Arroyo MTK, Palma B. 1995. Reproductive biology in species of the genus *Nothofagus*. *Environmental and Experimental Botany* 35: 519-524.
- Robertson GP, Huston MA, Evans FC, Tiedje JM. 1988. Spatial variability in a successional plant community: patterns of nitrogen mineralization, nitrification, and denitrification. *Ecology* 69: 1517-1524.
- Rodríguez G. 1990. Propagación de *Nothofagus* chilenos por medio de semillas. *Agrociencia (Chile)* 6: 123-129
- Rodríguez R y Calvo F. 1981. Clave ilustrada para identificar las especies de *Nothofagus* chilenas. Edit. Univ. Concepción, 32 pp.
- Roig F. 1998. La vegetación de la Patagonia. En: Correa M (ed) *Flora Patagónica*. Buenos Aires, Argentina, INTA Colección Científica, p 1-174.
- Roig F, Martínez Pastur G, Moyano V, Pinedo L, Lencinas MV. 2002. Cambial activity, phenology and climate in *Nothofagus pumilio* forests of Tierra del Fuego, Argentina. Sixth international conference on dendrochronology. Quebec, Canada.
- Romanya J, Fons J, Sauras-Yera T, Gutiérrez E, Vallejo VR. 2005. Soil-plant relationships and tree distribution in old growth *Nothofagus betuloides* and *Nothofagus pumilio* forests of Tierra del Fuego. *Geoderma* 124: 169-180.
- Rother DC, Jordano P, Rodrigues R, Pizo MA. 2013. Demographic bottlenecks in tropical plant regeneration: a comparative analysis of causal influences. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 15: 86-96.
- Rosenfeld JM, Navarro RM, Guzman JR. 2006. Regeneration of *Nothofagus pumilio* (Poep. et Endl) Krasser forest after five years of seed tree cutting. *Journal of Environmental Management* 78: 44-51
- Roxburgh JR, Kelly D. 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zealand Journal of Ecology* 19: 213-217.
- Rusch 1992. Principales limitantes para la regeneración de lenga en la zona NE de su área de distribución: variables ambientales en claros del bosque. CIEFAP. Publicación técnica 8: 61-73.
- Santana A, Porter C, Butorovic N, Olave C. 2006. Primeros antecedentes climatológicos de estaciones automáticas en el Canal Beagle, Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia* 34: 5-20.
- Segrestin J, Bernard-Verdier M, Violle C, Richarte J, Navas ML, Garnier E. 2018. When is the best time to flower and disperse? A comparative analysis of plant reproductive phenology in the Mediterranean. doi: 10.1111/1365-2435.13098
- Schmidt H, Urzúa A. 1982. Transformación y manejo de los bosques de Lenga en Magallanes. Universidad de Chile, Ciencias Agrícolas, Chile. 62 p.

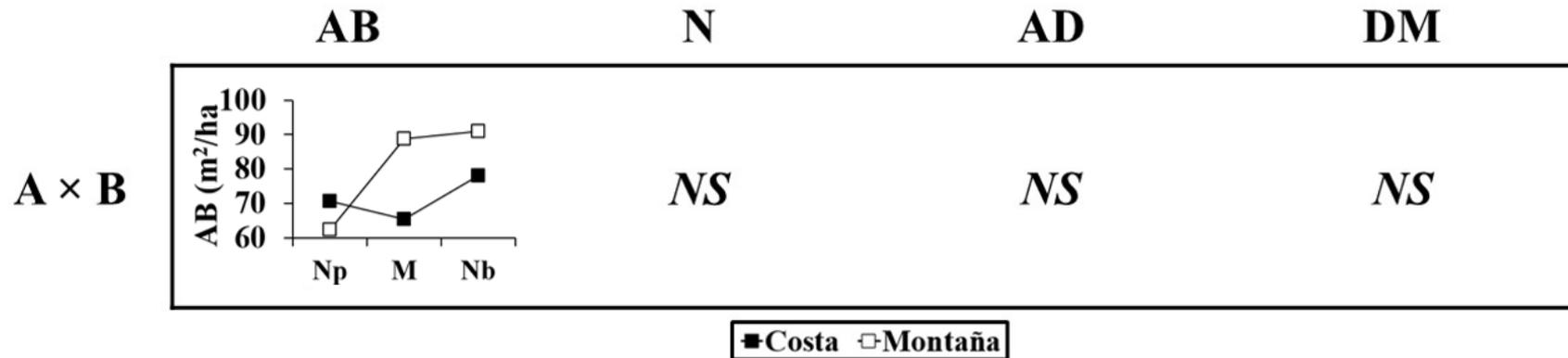
- Schmidt, H. 1985. Tratamientos silviculturales para el manejo de los bosques nativos en las provincias patagónicas de la República Argentina. Proyecto de Cooperación Técnica para el Desarrollo de la Región Sur de Argentina. Organización de los Estados Americanos. 59 pp.
- Schmidt H. 1989. Evaluación de los ensayos de manejo forestal de la lenga – XII Región. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile. Región de Magallanes y de la Antártica Chilena, Chile. 20 p.
- Schmidt H, Caldentey J, Garting T. 1992. Informe Lenga 1992. Análisis silvicultural de los ensayos, XII Región. Universidad de Chile-CONAF. Informe técnico. Santiago, Chile. 37 p.
- Schmidt H y Cruz G. 2007. Sistemas Silviculturales aplicables en los bosques de coihue de Magallanes. Caracterización, silvicultura y uso de los bosques de coihue de Magallanes (*Nothofagus betuloides* (Mirb.) Blume) en la XII Región de Chile. CONICYT FONDEF, Santiago de Chile. 126 p
- Schmithüsen J. 1960. Die Nadelhölzer in den Waldgesellschaften der südlichen Anden. *Vegetatio* 9:313-327
- Schupp EW. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Schwarzkopf M, Burnard M, Martínez Pastur G, Monelos L, Kutnar A. 2017: Performance of three-layer composites with densified surface layers of *Nothofagus pumilio* and *N. antarctica* from Southern Patagonian forests, *Wood Material Science & Engineering*. DOI: 10.1080/17480272.2017.1366945
- Silvertown JW, Charlesworth D. 2001. Introduction to plant population biology. Blackwell Publishing Limited, Oxford, UK
- Simonson WD, Allen HD, Coomes DA. 2014. Overstorey and topographic effects on understories: evidence for linkage from cork oak (*Quercus suber*) forests in southern Spain. *Forest Ecology and Management* 328:35-44
- Soler R, Martínez Pastur G, Lencinas MV, Peri PL. 2010. Flowering and seeding patterns in primary, secondary and silvopastoral managed *Nothofagus antarctica* forests in South Patagonia. *New Zealand Journal of Botany* 48: 63-73.
- Soler R. 2012. Regeneración natural de *Nothofagus antarctica* en bosques primarios, secundarios y bajo manejo silvopastoral. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Física y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 144 pp.
- Soler R, Martínez Pastur G, Peri PL, Lencinas MV, Pulido F. 2013. Are silvopastoral systems compatible with forest regeneration? An integrative approach in southern Patagonia. *Agroforestry Systems*. 87, 1213-1227
- Soler R, Schindler S, Lencinas MV, Peri PL, Martínez Pastur. 2015. Retention forestry in southern Patagonia: Multiple environmental impacts and their temporal trends. *International forestry review* 17, 231-243.

- Soler R, Espelta JM, Lencinas MV, Peri PL, Martínez Pastur G. 2017. Masting has different effects on seed predation by insects and birds in antarctic beech forests with no influence of forest management. *Forest Ecology and Management* 400:173-180.
- Sork VL, Bramble J, Sexton O. 1993. Ecology of mast fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology* 74: 528-541.
- Sousa WP. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 15: 353-391.
- Spagarino C, Martínez Pastur G, Peri P. 2001. Changes in *Nothofagus pumilio* forest biodiversity during the forest management cycle: Insects. *Biodiversity and Conservation*. 10: 2077-2092.
- Spies T. 1997. Forest stand structure, composition and function. En: Khom KA, Franklin JF (eds.) *Creating a Forestry for the 21st century. The science of Ecosystem Management*. Island Press, Washington (USA). P 11-30.
- Stenburg P, Linder S, Smolander H, Flower-Ellis J. 1994. Performance of the LAI-2000 plant canopy analyzer in estimating leaf area index of some Scots pine stands. *Tree Physiology* 14: 981-995.
- Stephenson AG. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- Sullivan J, Burrows C, Dugdale J. 1995. Insect predation of seeds of native New Zealand woodyplants in some central South Island localities. *New Zealand Journal of Botany* 33: 355-364.
- Swenson U, Backlund A, Mcloughlin S, Hill Rs. 2001. *Nothofagus* biogeography revisited with special emphasis on the enigmatic distribution of subgenus *Brassospora* in New Caledonia. *Cladistics* 17: 28-47
- Tabin T, Arunachalam A, Shrivastava K, Arunachalam K. 2009. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on damping-off disease in *Aquilaria agallocha* Roxb. Seedlings. *Tropical Ecology* 50(2): 243-248.
- Tansley AG. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16:284-307.
- Tejeda-Cruz C, Mehlreter K, Sosa VJ, 2008. Indicadores ecológicos multi-taxonómicos. En: Manson RH, Fernández-Ortiz V, Gallina S, Mehlreter K. (Eds.), *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz. Biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto Nacional de Ecología. México, pp. 271-278.
- Thiers O, Gerding V. 2007. Variabilidad topográfica y edáfica en bosques de *Nothofagus betuloides* (Mirb) Blume, en el suroeste de Tierra del Fuego. Chile. *Revista Chilena Historia Natural* 80: 201-211.
- Tinya F, Ódor P. 2016. Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in an old - growth, temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management*. 381: 84-92
- Toro Manríquez M, Promis A, Huertas Herrera A, Martínez Pastur G. 2018. Influencia del micrositio y la exposición en la regeneración de bosques de *Nothofagus pumilio* afectados por *Castor canadensis* en Tierra del Fuego: un análisis exploratorio. *Bosque*: 39(3): 431-440.

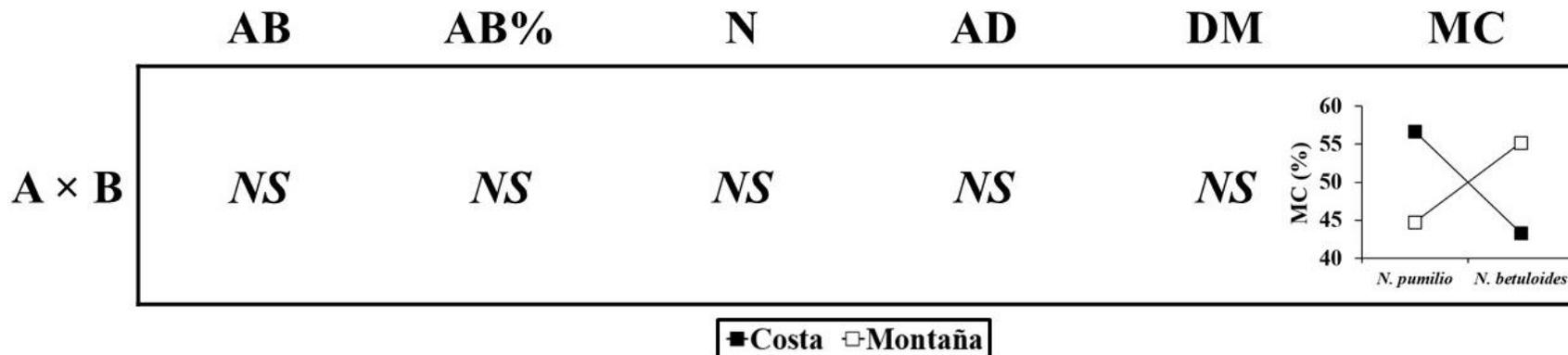
- Torres AD, Cellini JM, Lencinas MV, Barrera MD, Soler R, Díaz-Delgado R, Martínez Pastur G. 2015. Seed production and recruitment in primary and harvested *Nothofagus pumilio* forests: influence of regional climate and years after cuttings. *Forests Systems*. 24:1-11.
- Torres RC, Renison D. 2016. Indirect facilitation becomes stronger with seedling age in a degraded seasonally dry forest. *Acta Oecologica* 70: 138-143.
- Tuhkanen S, 1992. The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. *Acta Botanica Fennica*. 145:1-65.
- Van Oijen M, Rougier J, Smith R. 2005. Bayesian calibration of process- based forest models: bridging the gap between models and data. *Tree Physiol* 25:915-927.
- Veblen TT, Donoso C, Schlegel FM, Escobar B. 1981. Forest dynamics in southcentral Chile. *Journal of Biogeography* 8: 211-247.
- Veblen TT, Schlegel FM, Oltremari JV. 1983. Temperate broad-leaved evergreen forests of South America. In: Ovington, J.D. (Ed.), *Temperate broad-leaved evergreen forests*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp. 5-31.
- Veblen TT, Donoso C, Kitzberger T, Rebertu AJ. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. En: Veblen TT, Hill RS, Read J (eds) *Ecology and biogeography of Nothofagus forests*. Yale University Press, New Haven (CT), USA. pp 293-353.
- Veblen TT, Kitzberger T, Villalba R. 2004. Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. Presentación multimedia en CD, Editorial Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Vico G, Thompson SE, Manzoni S, et al. 2015. Climatic, ecophysiological, and phenological controls on plant ecohydrological strategies in seasonally dry ecosystems. *Ecohydrology* 8: 660-681.
- Vidal R, Premoli A.C. 2004. Variación en *Nothofagus antarctica*. En: Donoso C, Premoli A, Gallo L, Ipinza R (eds) *Variación Intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Editorial Universitaria, Chile. Pp.173-188.
- Villalba R, Lara A, Boninsegna JA, Masiokas M, Delgado S, Aravena JC, Roig FA, Schmelter A, Wolodarsky A, Ripalta A. 2003. Large-scale temperatura changes across the southern Andes: 20th-century variations in the context of the past 400 years. *Climatic Change* 59:177-232.
- Wang BC, Smith TB. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17:379-385.
- Wardle DA, Walker LR, Bardgett RD. 2004. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science* 305: 509-513
- Wenk HR y Bulakh A. 2004. *Minerals. Their constitution and origin*. University Press Cambridge. U.K. pp 666
- Williams DR, Potts B.M, Neilsen WA, Joyce KR. 2006. The effect of tree spacing on the production of flowers in *Eucalyptus nitens*. *Austral Forest*. 69:299-304.

- Yasaka M, Terazawa K, Koyama H, Kon H. 2003. Masting behavior of *Fagus crenata* in northern Japan: spatial synchrony and predispersal seed predation. *Forest Ecol Manage* 184:277-284.
- Yu M, Sun OJ. 2013. Effects of forest patch type and site on herb-layer vegetation in a temperate forest ecosystem. *Fore Ecol Manage* 300:14-20.
- Zamora R, García-Fayos P, Gómez-Aparicio L. 2004. Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas 371-393. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8.
- Zhao M, Running SW, 2010. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science* 329, 940-943

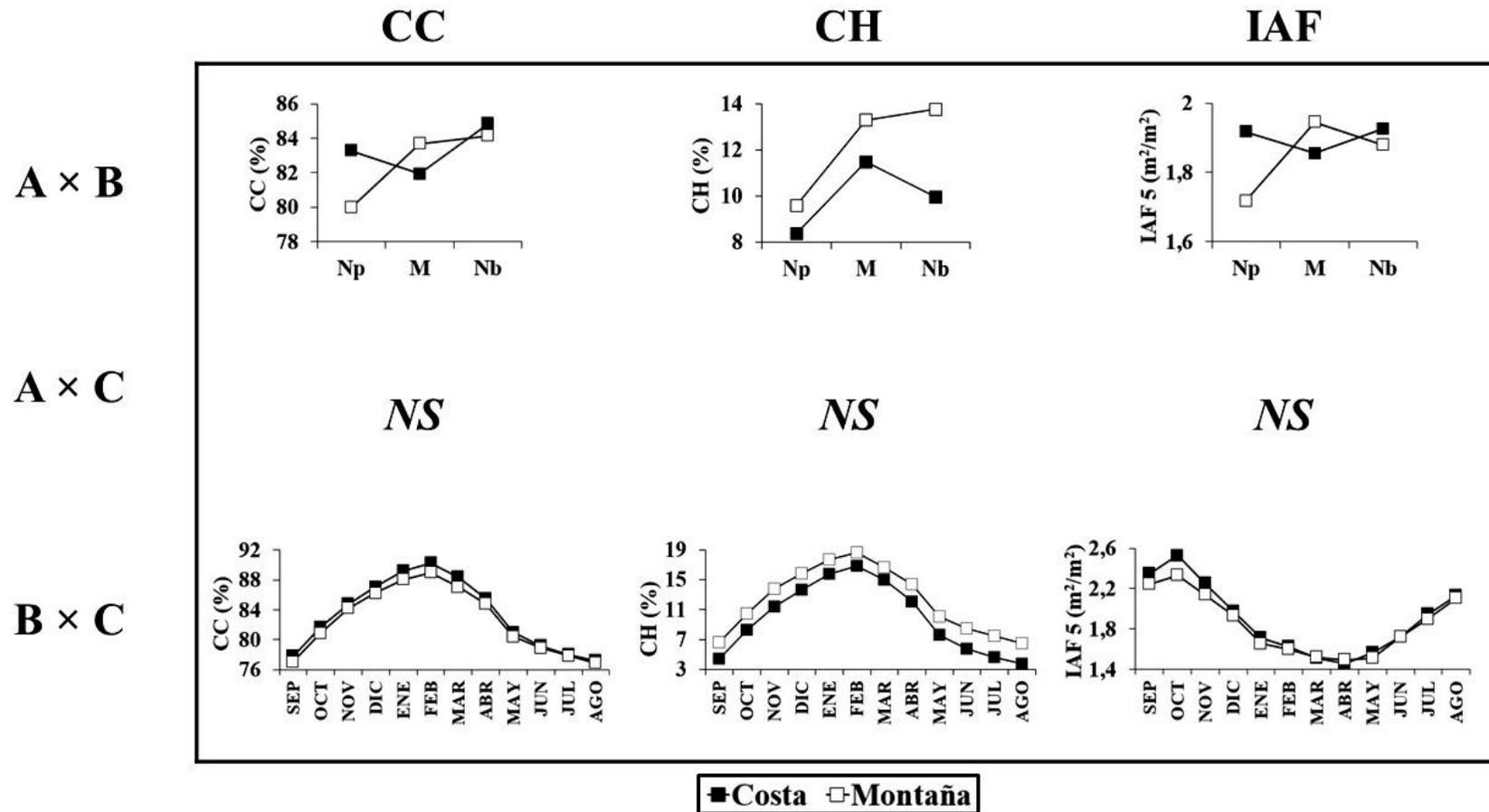
Anexos



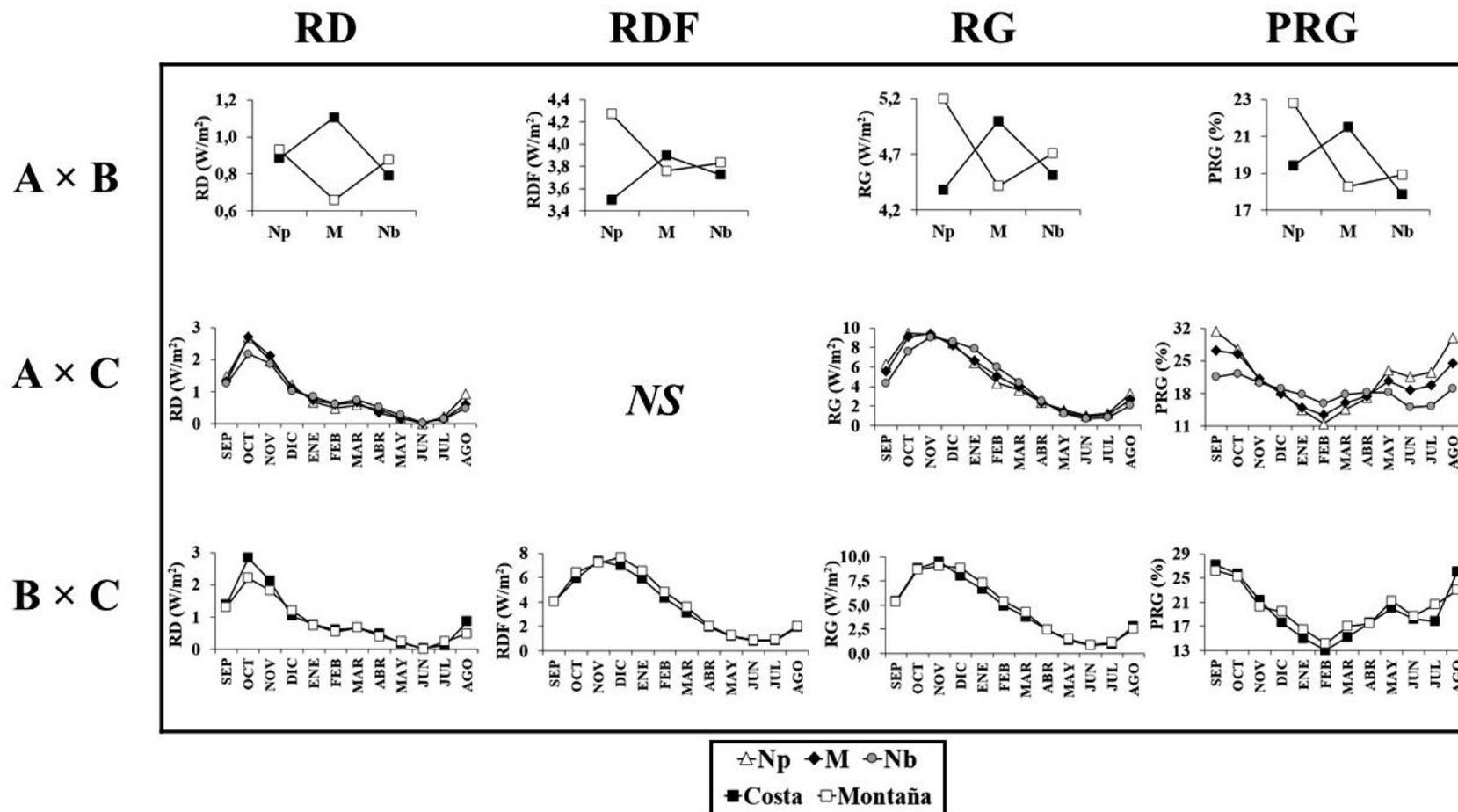
ANEXO 3-I. Interacción de ANDEVA doble (tipo de bosque × localización geográfica como factores principales), para las variables de estructura forestal (Tabla 3.1). AB= Área basal (m<sup>2</sup>/ha), N= Densidad arbórea (ind/ha), AD= Altura dominante (m), DM= Diámetro cuadrático medio (cm). *NS*= No significativo



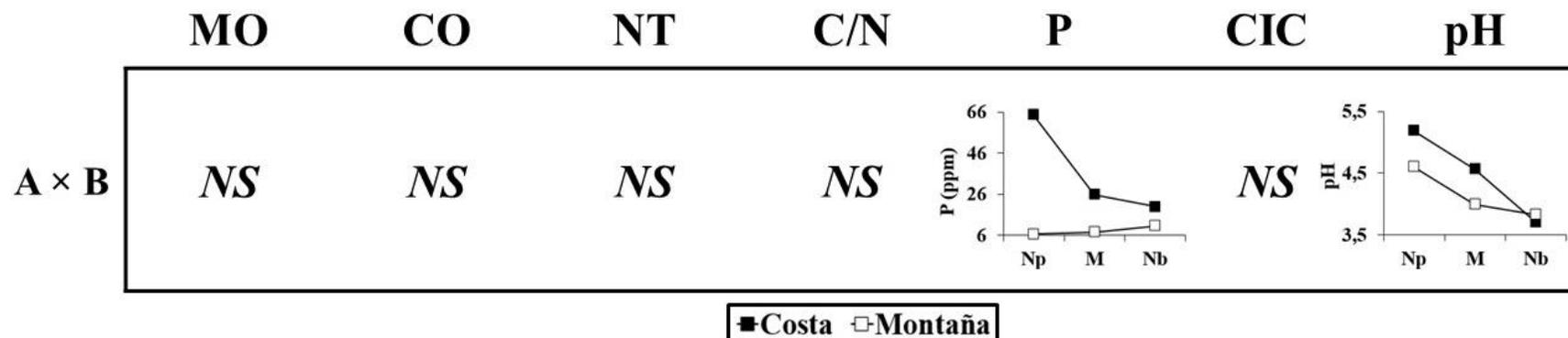
ANEXO 3-II. Interacción de ANDEVA doble en el bosque M (especie × localización geográfica como factores principales), para las variables de estructura forestal (Tabla 3.2). AB= Área basal (m<sup>2</sup>/ha), AB%= Porcentaje de área basal, N= Densidad arbórea (N/ha), AD= Altura dominante (m), DM= Diámetro cuadrático medio (cm), MC= Mixtura de copa (%), *NS*= No significativo



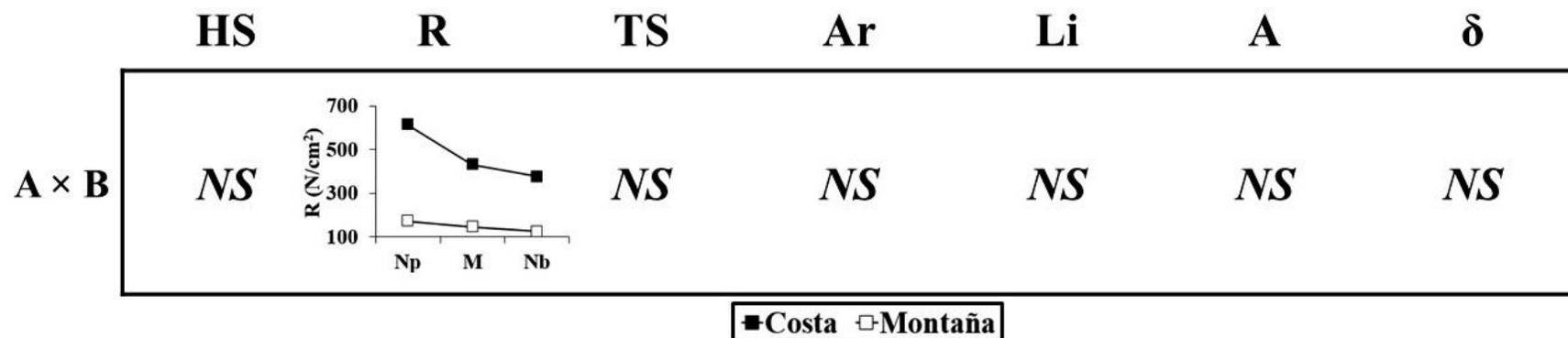
ANEXO 3-III. Interacciones de ANDEVA triple en el bosque M (tipo de bosque × localización geográfica × mes como factores principales), para las variables de estructura de dosel (Tabla 3.3). CC= Cobertura de dosel (%), CH= Cobertura de Hojas (%), IAF5= Índice de área foliar (m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>), NS= No significativo



ANEXO 3-IV. Interacciones de ANDEVA triple en el bosque M (tipo de bosque × localización geográfica × mes como factores principales), para las variables de Radiación solar (Tabla 3.4). RD= Radiación directa (W/m<sup>2</sup>), RDF= Radiación difusa (W/m<sup>2</sup>), RG= Radiación global (W/m<sup>2</sup>), NS= No significativo



**ANEXO 3-V.** Interacción de ANDEVA doble (tipo de bosque × localización geográfica como factores principales), sobre las propiedades químicas de los suelos (Tabla 3.5). MO= Materia Orgánica Total (%), CO= Carbono Orgánico Total (%), NT= Nitrógeno Total (%), C/N= Relación Carbono/Nitrógeno, P= Fósforo (ppm), CIC= Capacidad de Intercambio Catiónico (meq/100gr) y pH, *NS*= No significativo



**ANEXO 3-VI.** Interacción de ANDEVA doble (tipo de bosque × localización geográfica como factores principales), sobre las propiedades físicas de los suelos (Tabla 3.6). HS= Humedad de suelo (%), R= Resistencia a la compactación (N.cm<sup>-2</sup>), TS= Temperatura de suelo (°C), PP= Precipitación (mm), Ar= Arcilla (%), L= Limo (%) A= Arena (%), δ= Densidad de Suelo (gr/cm<sup>3</sup>), *NS*= No significativo

**ANEXO 3-VII.** Lista de plantas vasculares observadas en el sotobosque de los bosques de *N. pumilio*, mixtos y *N. betuloides* en costa y montaña, con su porcentaje de ocurrencia en cada tipo de bosque

Especie	Código	Familia	Grupo	Origen	Forma Vida	Np	M	Nb	Costa	Montaña
<i>Acaena magellanica</i>	ACMA	Rosacea	D	N	HP	10%	15%		3%	13%
<i>Acaena ovalifolia</i>	ACOV	Rosacea	D	N	HP	10%	5%		3%	7%
<i>Adenocaulon chilense</i>	ADCH	Asteracea	D	N	HE	80%	15%	5%	30%	37%
<i>Asplenium dareoides</i>	ASDA	Aspleniacea	H	N	HE	20%	5%		3%	13%
<i>Berberis buxifolia</i>	BEBU	Berberidacea	D	N	Ar	5%	5%	15%	13%	3%
<i>Berberis ilicifolia</i>	BEIL	Berberidacea	D	N	Ar			20%	13%	
<i>Blechnum penna-marina</i>	BLPE	Blechnacea	H	N	HE	45%	15%	15%	33%	17%
<i>Carex</i> sp.	CASP	Cyperacea	M	N	PR	80%			30%	23%
<i>Cardamine glacialis</i>	CAGL	Brassicacea	D	N	HE	5%				3%
<i>Cerastium fontanum</i>	CEFO	Caryophyllacea	D	E	HP	10%	20%		10%	10%
<i>Chilotrimum diffusum</i>	CHDI	Asteracea	D	N	Ar		5%	5%	7%	
<i>Codonorchis lesonii</i>	COLE	Orchidacea	M	N	HE	95%	65%	65%	80%	70%
<i>Cystopteris fragilis</i>	CYFR	Athyriacea	H	N	HE	15%			10%	
<i>Deschampsia flexuosa</i>	DEFL	Poacea	M	N	PR			5%		3%
<i>Dysopsis glechomoides</i>	DYGL	Euphorbiacea	D	N	HP	95%	35%		40%	47%
<i>Galium aparine</i>	GAAP	Rubiacea	D	N	HP	25%			17%	

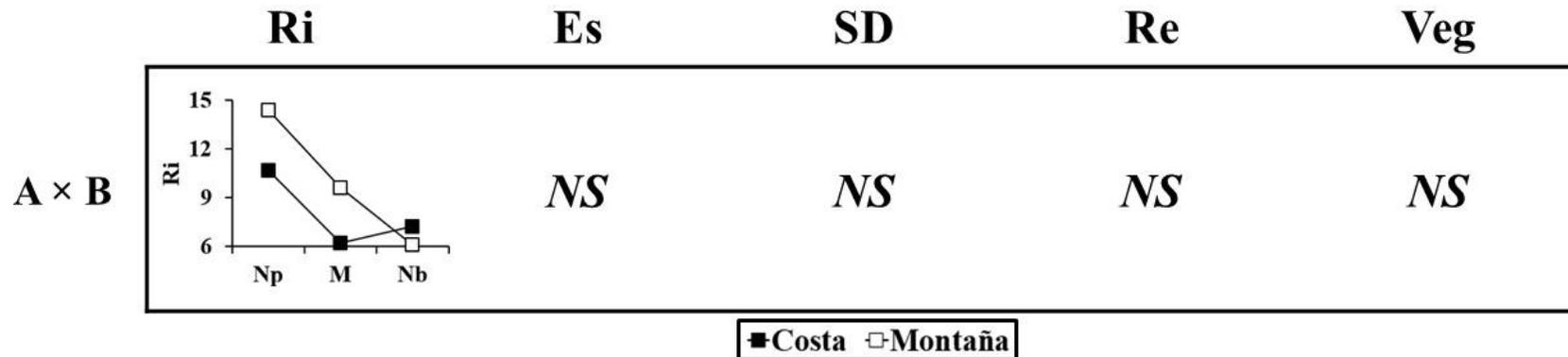
## ANEXO 3-VII (continuación)

Especie	Código	Familia	Grupo	Origen	Forma Vida	Np	M	Nb	Costa	Montaña
<i>Gavilea lutea</i>	GALU	Orchidacea	M	N	HE	20%	25%		30%	
<i>Geum magellanicum</i>	GEMA	Rosacea	D	N	HE	5%				3%
<i>Gunnera magellanica</i>	GUMA	Gunneracea	D	N	HP	30%	15%	15%		40%
<i>Hierochloë redolens</i>	HIRE	Poacea	M	N	PR	35%	15%	5%	3%	33%
<i>Hymenophyllum</i> sp.	HYSP	Hymenophyllacea	H	N	HE			5%	3%	
<i>Lagenifera hariatii</i>	LAHA	Asteracea	D	N	HE	25%	5%			20%
<i>Luzuriaga marginata</i>	LUMA	Alstroemeriacea	M	N	PC		20%	20%		27%
<i>Macrachaenium gracile</i>	MAGR	Asteracea	D	N	HE	45%	30%	35%	73%	
<i>Maytenus disticha</i>	MADI	Celastracea	D	N	Ar	50%	35%	30%	7%	70%
<i>Nothofagus betuloides</i>	NOBE	Fagacea	D	N	A	15%	95%	100%	67%	73%
<i>Nothofagus pumilio</i>	NOPU	Fagacea	D	N	A	100%	90%	60%	87%	80%
<i>Osmorrhiza chilensis</i>	OSCH	Apiacea	D	N	HE	30%	10%		3%	23%
<i>Osmorrhiza depauperata</i>	OSDE	Apiacea	D	N	HE	65%	5%		27%	20%
<i>Gaultheria mucronata</i>	PEMU	Ericacea	D	N	Ar		30%	50%	47%	7%
<i>Gaultheria pumila</i>	PEPU	Ericacea	D	N	Ar	30%	45%	70%	20%	77%
<i>Phleum alpinum</i>	PHAL	Poacea	M	N	PC	10%	10%			13%

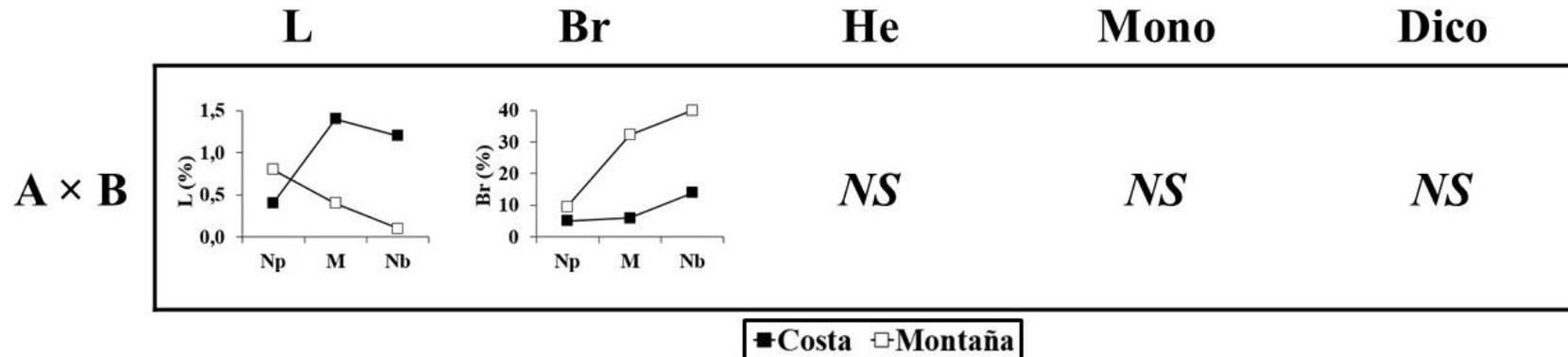
ANEXO 3-VII (continuación)

Especie	Código	Familia	Grupo	Origen	Forma Vida	Np	M	Nb	Costa	Montaña
<i>Poa alopecurus</i>	POAL	Poacea	M	N	PC	5%	10%	5%	3%	10%
<i>Poa pratensis</i>	POPR	Poacea	M	E	PR	20%			13%	
<i>Ranunculus</i> sp.	RASP	Ranunculacea	D	N	HE	5%				3%
<i>Ribes magellanicum</i>	RIMA	Saxifragacea	D	N	Ar	10%	5%		10%	
<i>Rubus geoides</i>	RUGE	Rosacea	D	N	HP	50%	60%	95%	43%	93%
<i>Schizeilema ranunculus</i>	SCRA	Apiacea	D	N	HP	5%	5%			7%
<i>Senecio acanthifolius</i>	SEAC	Asteracea	D	N	HE	30%	30%	40%		67%
<i>Senecio tricuspidatus</i>	SETR	Asteracea	D	N	HE	25%	15%		27%	
<i>Stellaria media</i>	STME	Caryophyllacea	D	E	PH		5%			3%
<i>Stipa rariflora</i>	STRA	Poacea	M	N	PR	10%	5%			10%
<i>Taraxacum officinale</i>	TAOF	Asteracea	D	E	HE	5%	5%			7%
<i>Trisetum cernuum</i>	TRCE	Poacea	M	N	PC	35%	20%	5%	3%	37%
<i>Uncinia lechleriana</i>	UNLE	Cyperacea	M	N	PR	35%	5%		17%	10%
<i>Viola magellanica</i>	VIMA	Violacea	D	N	HP	65%	10%		27%	23%
Riqueza total						39	36	21	33	36

A= árboles, Ar= arbustos, HP = hierbas prostradas, HE = hierbas erectas, PR = pastos rizomatosos, PC= pastos cespitosos. D= dicotiledóneas, M= monocotiledóneas, He= helechos. N= nativa, E=exótica



ANEXO 3-VIII. Interacción de ANDEVA doble (tipo de bosque × localización geográfica como factores principales), sobre la estructura del sotobosque en plantas vasculares (Tabla 3.7). Ri= Riqueza de especies, Es= Cantidad de estratos, SD= Suelo desnudo (%), Re= Residuos (%), Veg= Vegetación (%). *NS*= No significativo



ANEXO 3-VIX. Interacción de ANDEVA doble (tipo de bosque × localización geográfica como factores principales), sobre la cobertura de suelo de plantas del sotobosque por grupos taxonómicos (Tabla 3.8). L= Líquenes (%), Br= Briófitas (%), He= Helechos (%), Mono = Monocotiledóneas (%), DICO = Dicotiledóneas (%). *NS*= No significativo

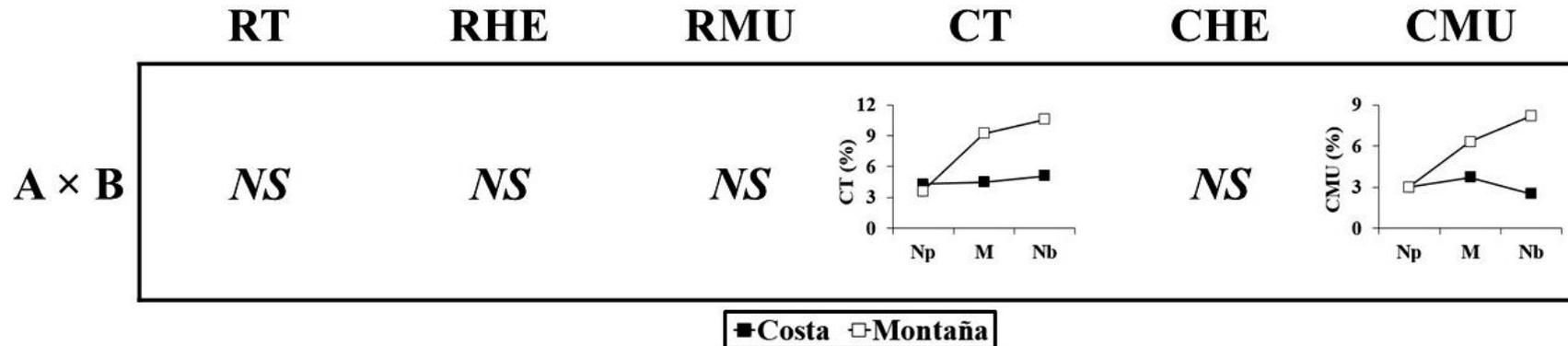
**ANEXO 3-X.** Lista de plantas no vasculares observadas en el sotobosque de los bosques de *N. pumilio*, mixtos y *N. betuloides* en costa y montaña, con su porcentaje de ocurrencia en cada tipo de bosque

Especie	Código	Familia	Grupo	Nb	Np	M	Costa	Montaña
<i>Thylimanthus renifolius</i>	THRE	Acrobolbaceae	HF	5%	5%	15%	3%	13%
<i>Adelanthus integerrimus</i>	ADIN	Adelanthaceae	HF		10%	20%		20%
<i>Adelanthus lindbergianus</i>	ADLI	Adelanthaceae	HF	55%	25%	15%	30%	33%
<i>Clasmatocolea sp.</i>	CLSP	Geocalycaceae	HF			15%	7%	3%
<i>Cryptolophocolea pallidovirens</i>	CRPA	Geocalycaceae	HF	5%				3%
<i>Heteroscyphus integrifolius</i>	HEIN	Geocalycaceae	HF		5%			3%
<i>Lepidozia chordulifera</i>	LECH	Lepidoziaceae	HF	30%		25%	13%	23%
<i>Chiloscyphus hookeri</i>	CHHO	Lophocoleaceae	HF	20%		5%	7%	10%
<i>Leptoscyphus chiloscyphoideus</i>	LECHI	Lophocoleaceae	HF			5%		3%
<i>Leptoscyphus huidobroanus</i>	LEHU	Lophocoleaceae	HF	20%	15%	10%	30%	
<i>Lophocolea sp.</i>	LOSP	Lophocoleaceae	HF	5%		5%	3%	3%
<i>Lophozia sp.</i>	LOPSP	Lophoziaaceae	HF			5%	3%	
<i>Acrocladium auriculatum</i>	ACAU	Amblystegiaceae	M	15%	70%	60%	33%	63%
<i>Bartramia mossmaniana</i>	BAMO	Bartramiaceae	M			5%	3%	
<i>Pohlia nutans</i>	PONU	Bryaceae	M	5%	5%	5%	3%	7%
<i>Campylopus clavatus</i>	CACL	Dicranaceae	M	10%		30%		27%
<i>Dicranoloma billardieri</i>	DIBI	Dicranaceae	M	25%		35%	17%	23%
<i>Dicranoloma chilense</i>	DICH	Dicranaceae	M	35%	15%	20%	13%	33%
<i>Dicranoloma robustum</i>	DIRO	Dicranaceae	M	45%	15%	20%	33%	20%
<i>Dicranoloma sp.</i>	DISP	Dicranaceae	M	10%	5%	5%	7%	7%
<i>Ditrichum cylindricarpum</i>	DICY	Ditrichaceae	M	35%		30%	10%	33%

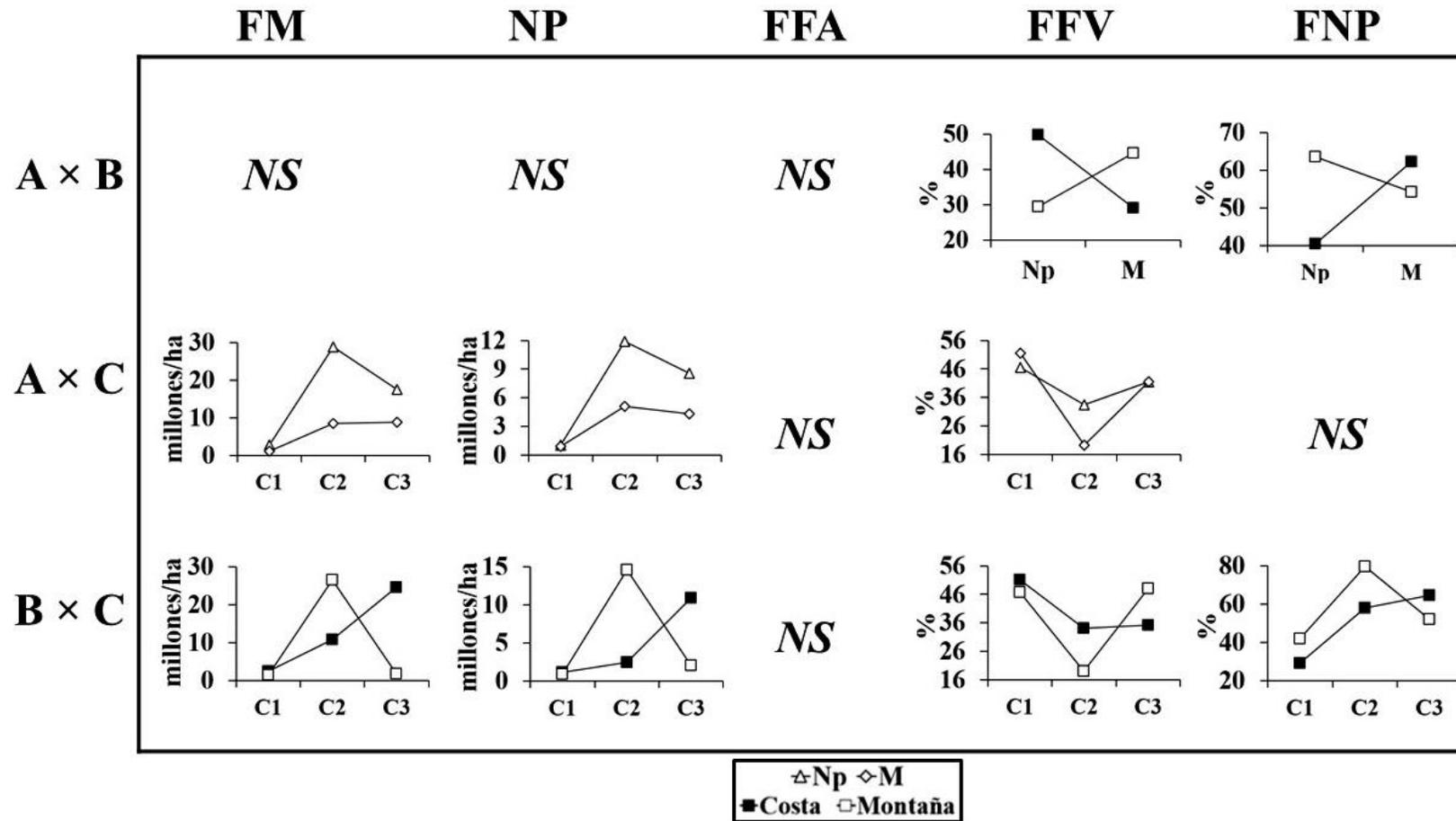
ANEXO 3-X (continuación)

Especie	Código	Familia	Grupo	Nb	Np	M	Costa	Montaña
<i>Hypnum skottbergii</i>	HYSK	Hypnaceae	M		15%		10%	
<i>Lepyrodon lagurus</i>	LELA	Lepyrodontaceae	M	5%	10%	10%	17%	
<i>Dendroligotrichum squamosum</i>	DESQ	Polytrichaceae	M		15%	5%		13%
<i>Henediella densifolia</i>	HEDE	Pottiaceae	M		5%		3%	
<i>Hymenodontopsis mnioides</i>	HYMI	Rhizogoniaceae	M			5%	3%	
<i>Leptotheca gaudichaudii</i>	LEGA	Rhizogoniaceae	M	10%		10%	13%	
Riqueza total				18	12	24	21	19

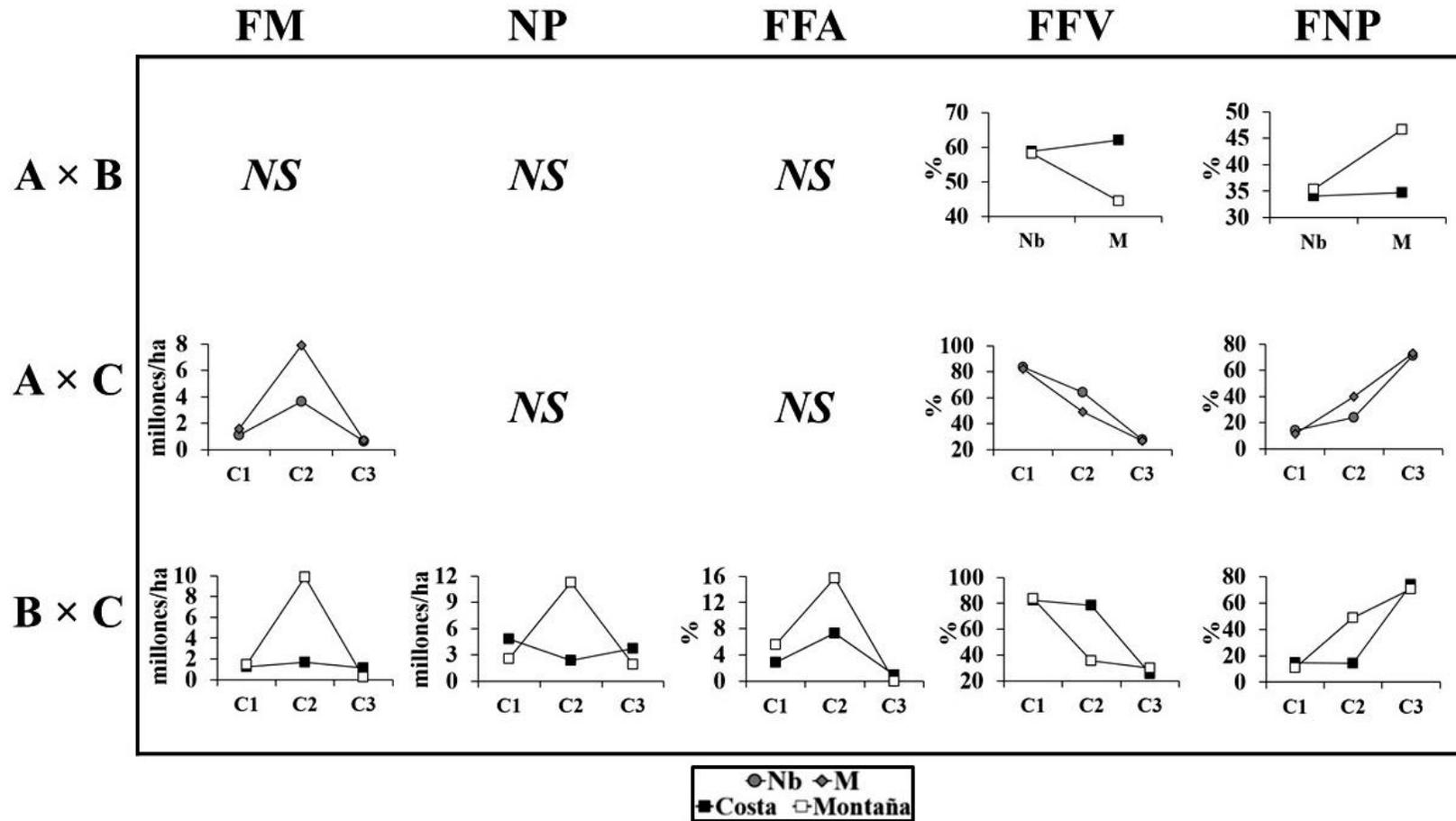
HF= Hepática Foliosa, M= Musgo



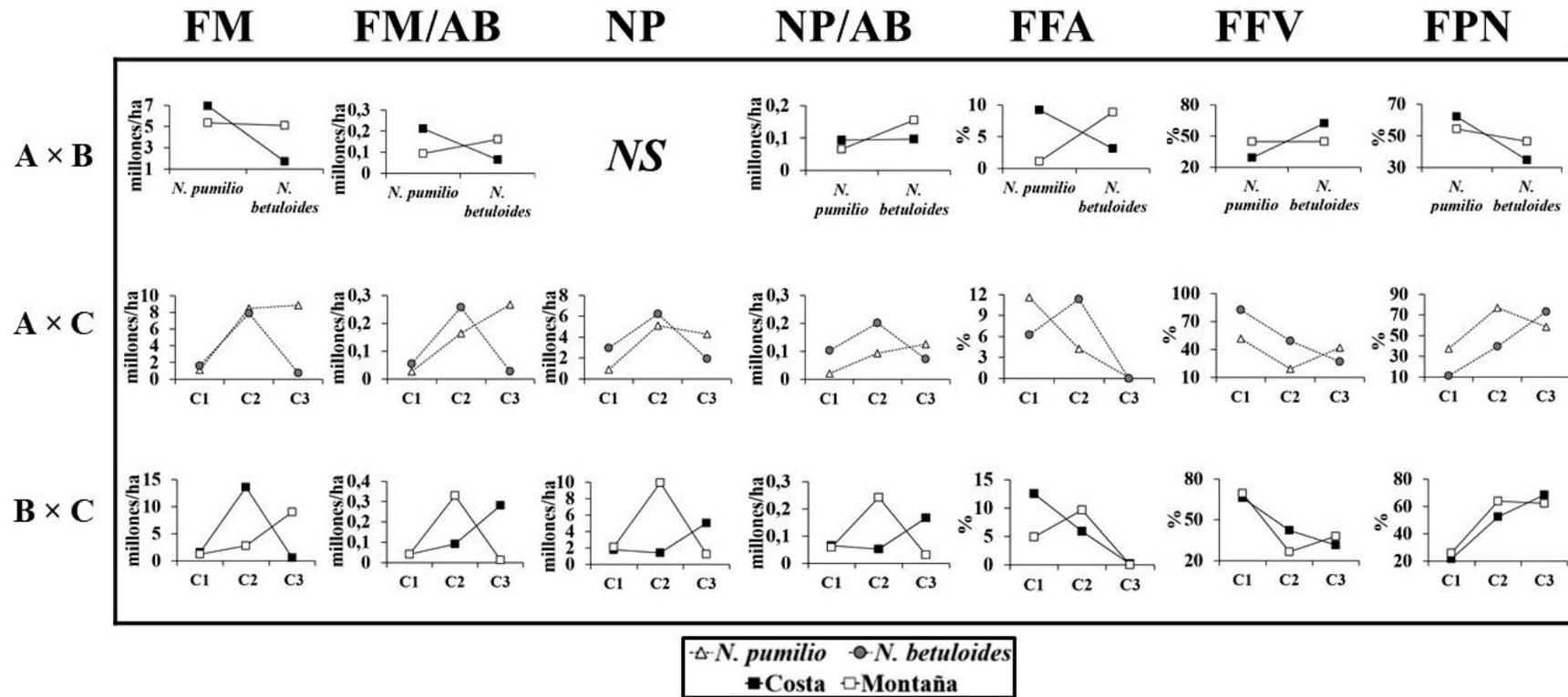
ANEXO 3-XI. Interacción de ANDEVA doble (tipo de bosque × localización geográfica como factores principales), sobre la cobertura de plantas no vasculares (Tabla 3.10). RT= Riqueza total, RHE = Riqueza hepática, CT = Cobertura total (%), CMU = Cobertura musgos (%)



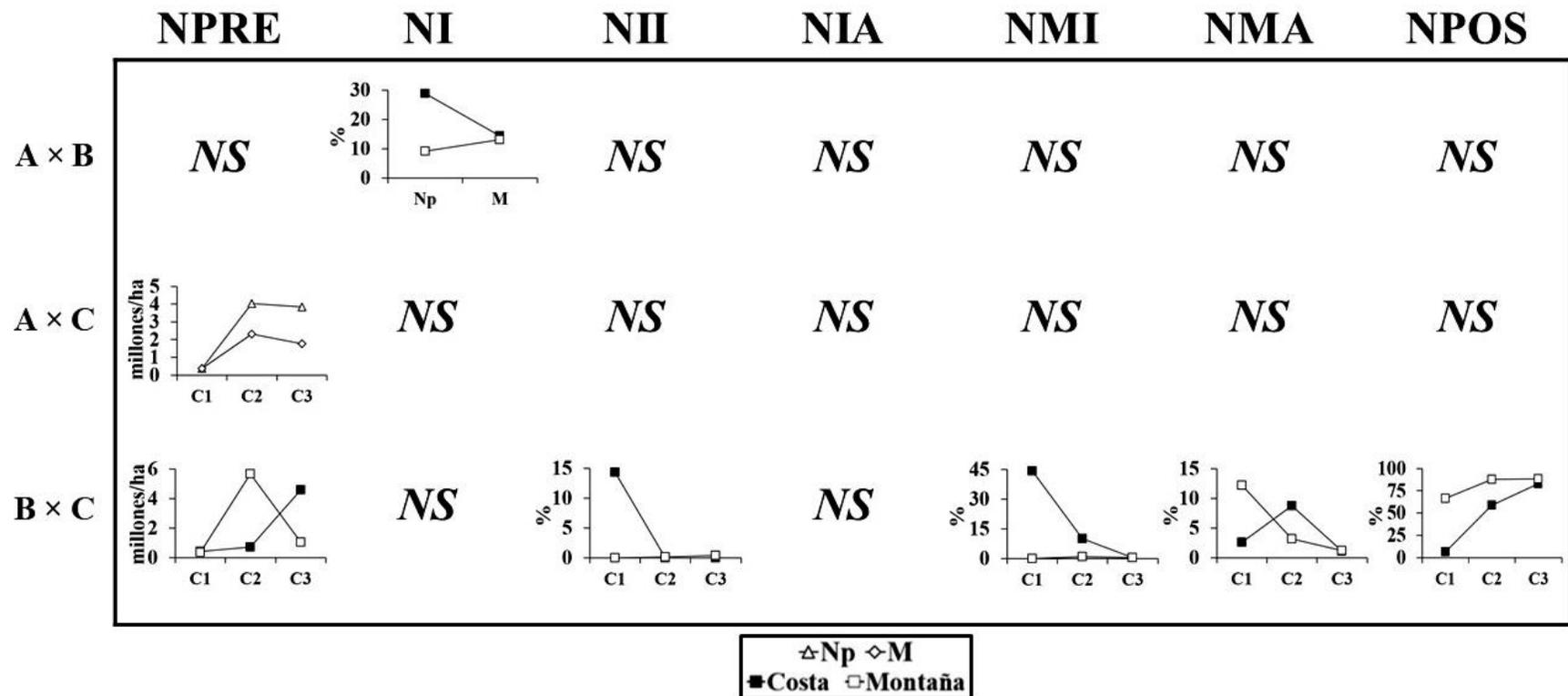
**ANEXO 4-I.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), para las variables en la etapa de floración de *N. pumilio* (Tabla 4.2). FM= flores masculinas (millones/ha), NP= número de propágulos potenciales (millones/ha), FFV= flores femeninas derivadas en nueces inmaduras vacíos (%), FPN=flores exitosas que llegan a formar una nuez (%)



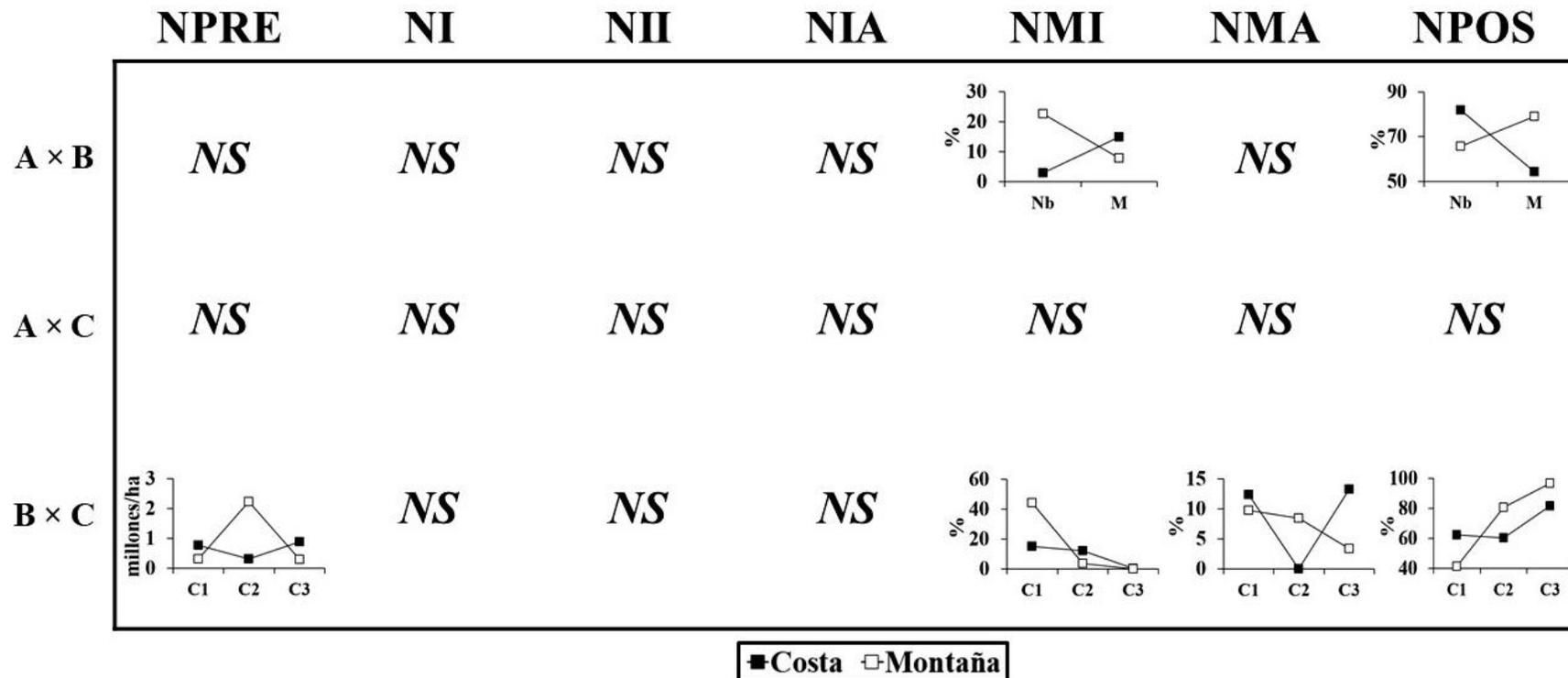
**Figura 4-II.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), para las variables en la etapa de floración de *N. betuloides* (Tabla 4.3). FM= flores masculinas (millones/ha), NPP= número de propágulos potenciales (millones/ha), FFV= flores femeninas derivadas en nueces inmaduras vacíos (%), FPN=flores exitosas que llegan a formar una nuez (%)



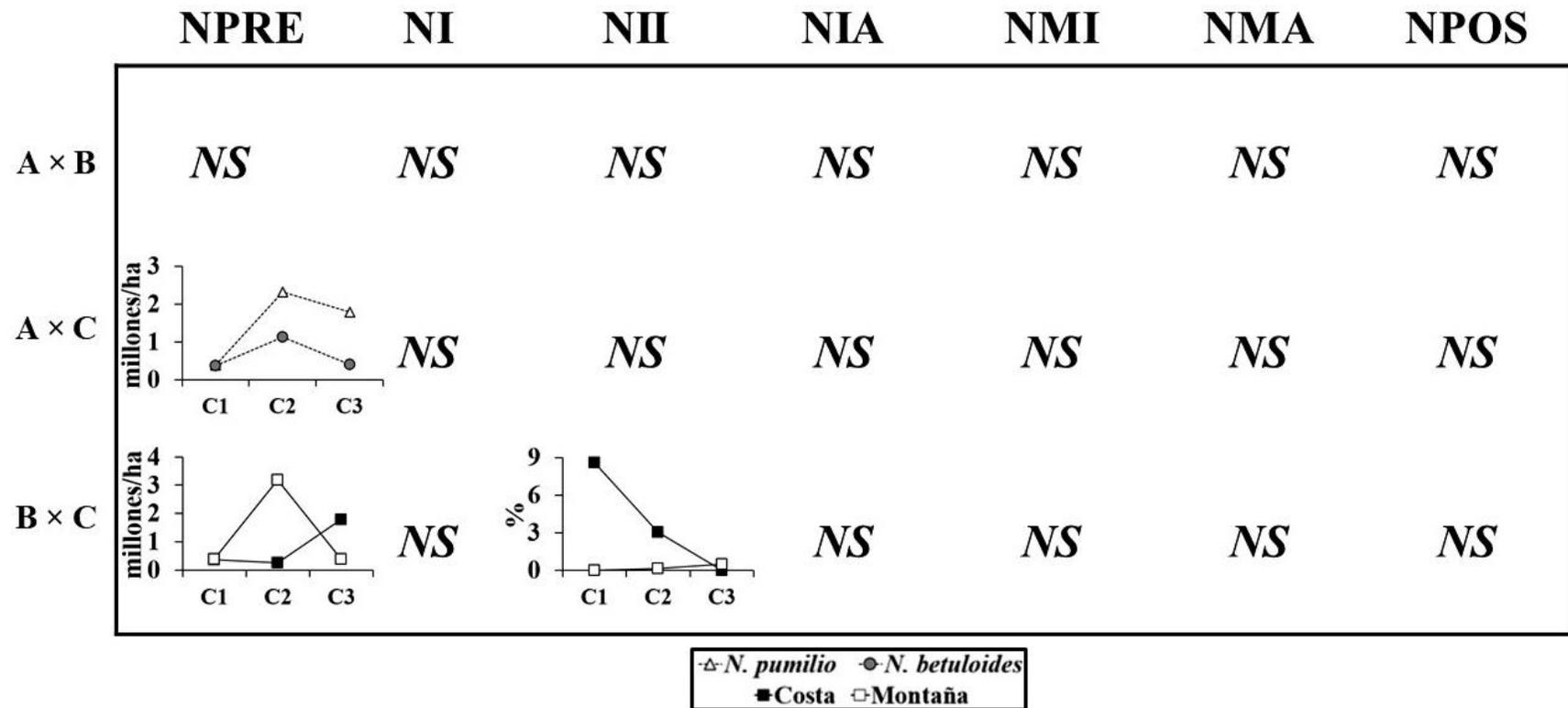
**Anexo 4-III.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), para las variables en la etapa de floración de *N. pumilio* y *N. betuloides* en M (Tabla 4.4). FM= flores masculinas (millones/ha), NPP= número de propágulos potenciales (millones/ha), FFV= flores femeninas derivadas en nueces inmaduras vacíos (%), FPN=flores exitosas que llegan a formar una nuez (%)



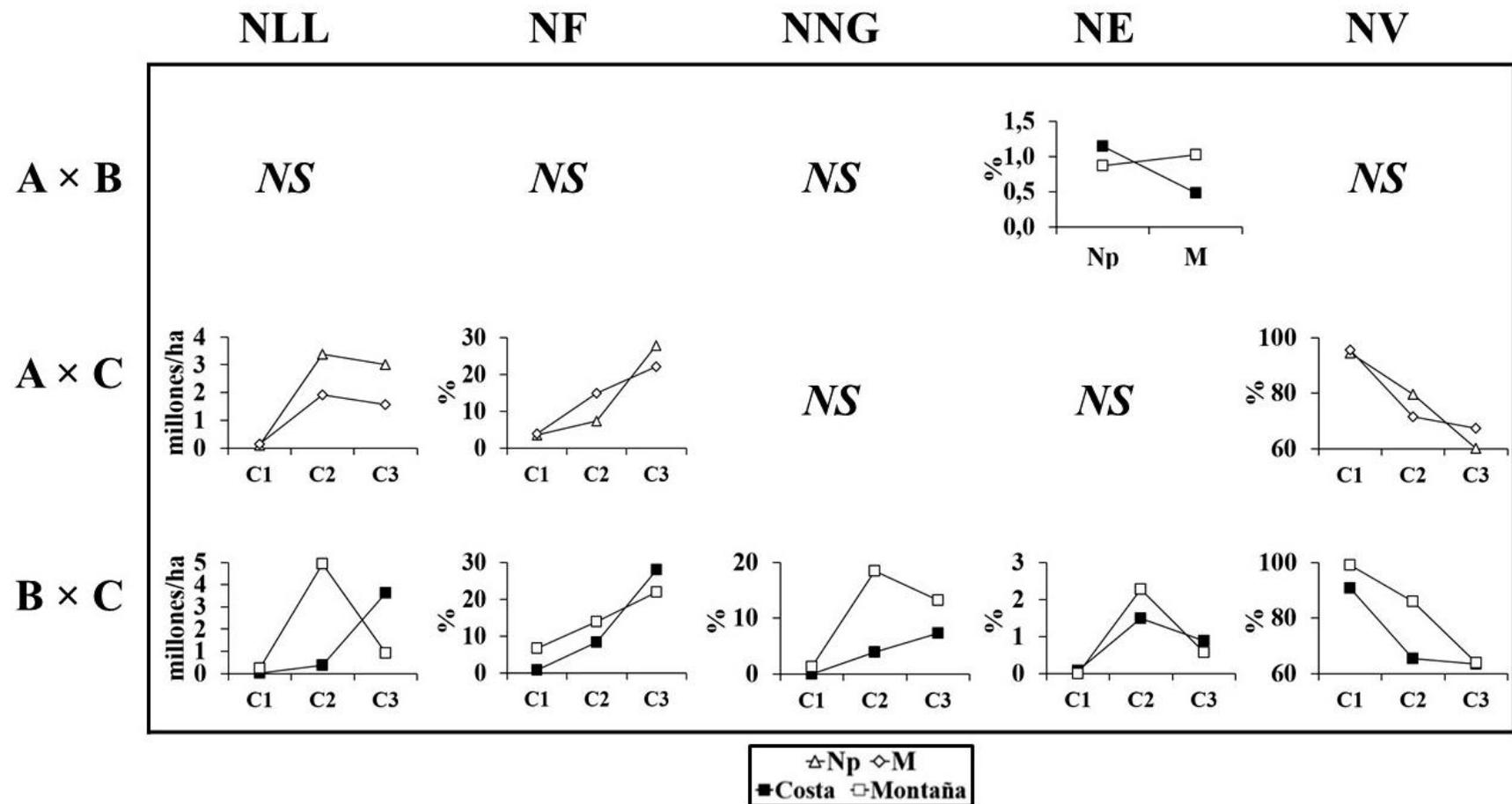
**Anexo 4-IV.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), para las variables en la etapa de pre-dispersión de *N. pumilio* (Tabla 4.5).  
 NPRES = Nueces totales en la pre-dispersión (millones/ha), NI = Porcentaje de nueces inmaduras abscionadas (%), NII = Porcentaje de nueces inmaduras afectadas por insectos (%), NIA = Porcentaje de nueces inmaduras forrajeadas por aves (%), NMI = Porcentaje de nueces maduras afectadas por insectos (%), NMA = Porcentaje de nueces maduras forrajeadas por aves (%), NPOS = Porcentaje de nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (%).



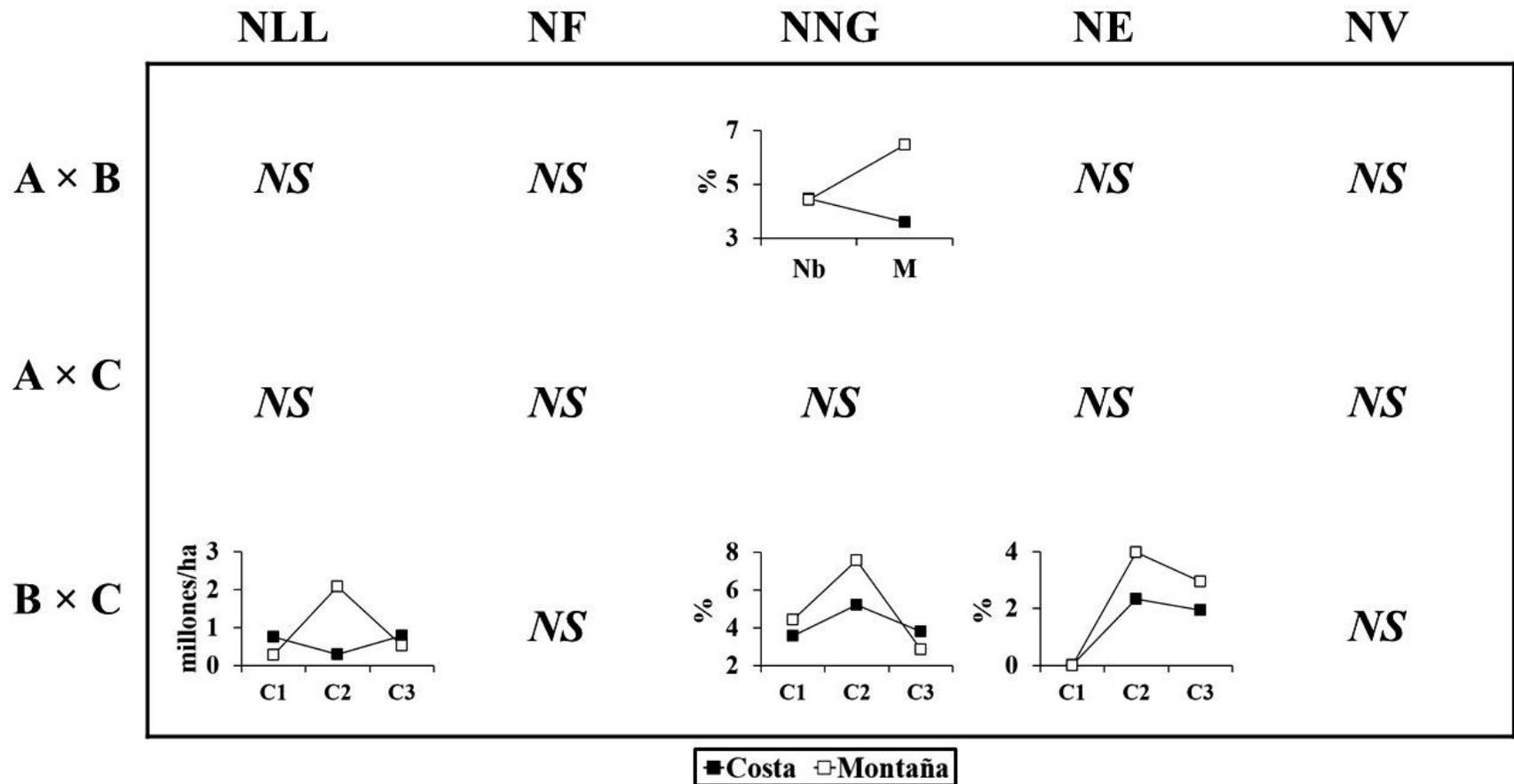
**Anexo 4-V.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), para las variables en la etapa de pre-dispersión de *N. betuloides* (Tabla 4.6).  
 NPRES = Nueces totales en la pre-dispersión (millones/ha), NI= Porcentaje de nueces inmaduras abscionadas (%), NII= Porcentaje de nueces inmaduras afectadas por insectos (%), NIA= Porcentaje de nueces inmaduras forrajeadas por aves (%), NMI= Porcentaje de nueces maduras afectadas por insectos (%), NMA= Porcentaje de nueces maduras forrajeadas por aves (%), NPOS= Porcentaje de nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (%).



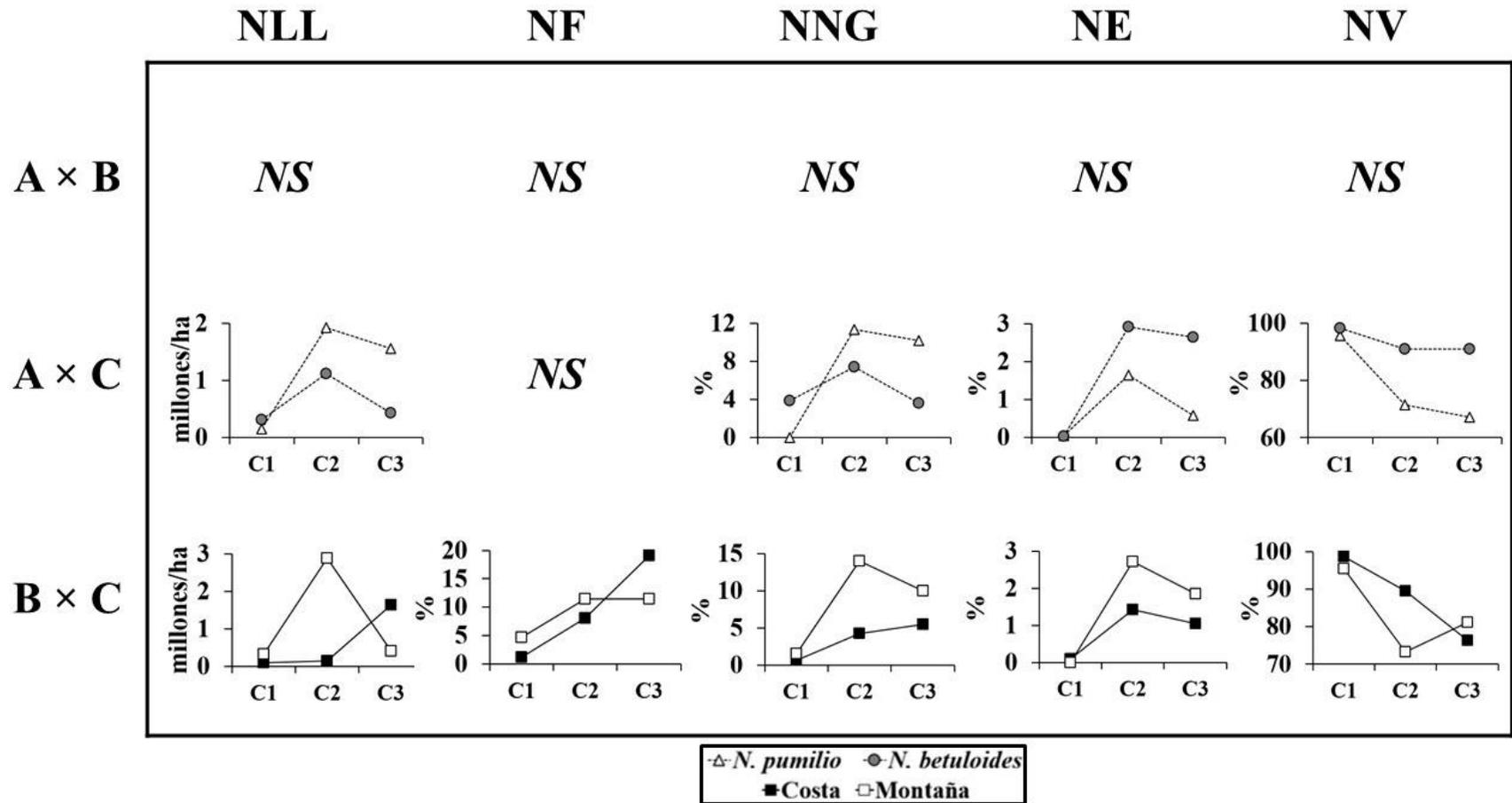
**Anexo 4-VI.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), para las variables en la etapa de pre-dispersión de la composición de especies *N. pumilio* y *N. betuloides* en M (Tabla 4.7). NPRE = Nueces totales en la pre-dispersión (millones/ha), NI = Porcentaje de nueces inmaduras abscionadas (%), NII = Porcentaje de nueces inmaduras afectadas por insectos (%), NIA = Porcentaje de nueces inmaduras forrajeadas por aves (%), NMI = Porcentaje de nueces maduras afectadas por insectos (%), NMA = Porcentaje de nueces maduras forrajeadas por aves (%), NPOS = Porcentaje de nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (%).



**Anexo 4-VII.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), para las variables en la etapa de post-dispersión de *N. pumilio* (Tabla 4.8). NLL = Nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (millones/ha), NF = Nueces llenas forrajeadas en el suelo del bosque por roedores y aves (%), NNG = Nueces llenas que no germinarán antes de la estratificación invernal (muertas, abortadas y/o no viables) (%), NE = Nueces llenas que no germinarán después de la estratificación invernal (%), NV = Nueces viables al final del ciclo (%).



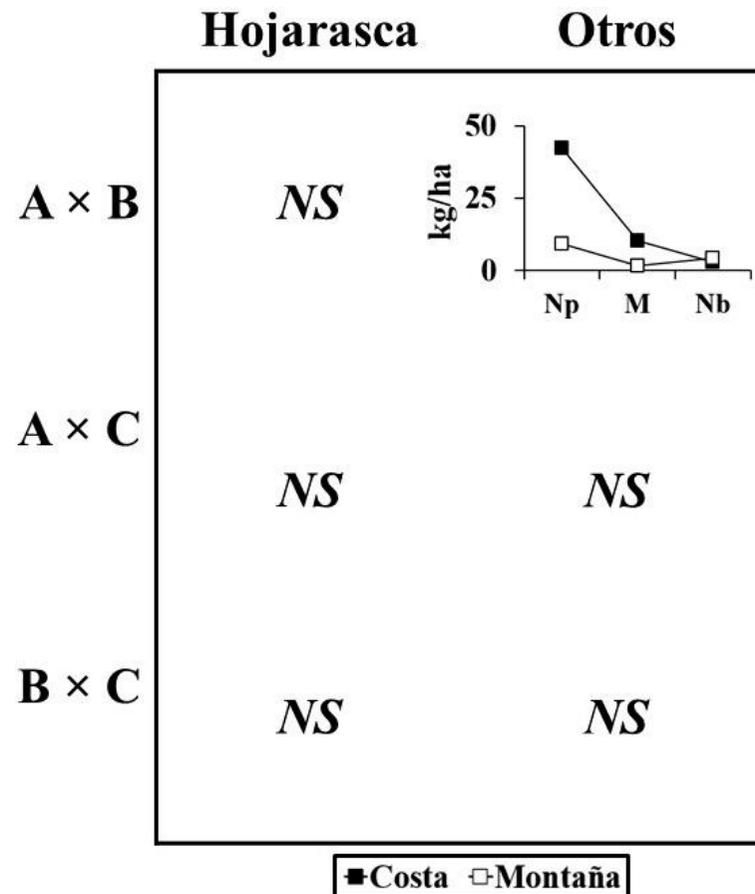
**Anexo 4-VIII.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), para las variables en la etapa de post-dispersión de *N. betuloides* (Tabla 4.9). NLL = Nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (millones/ha), NF = Nueces llenas forrajeadas en el suelo del bosque por roedores y aves (%), NNG = Nueces llenas que no germinarán antes de la estratificación invernal (muertas, abortadas y/o no viables) (%), NE = Nueces llenas que no germinarán después de la estratificación invernal (%), NV = Nueces viables al final del ciclo (%).



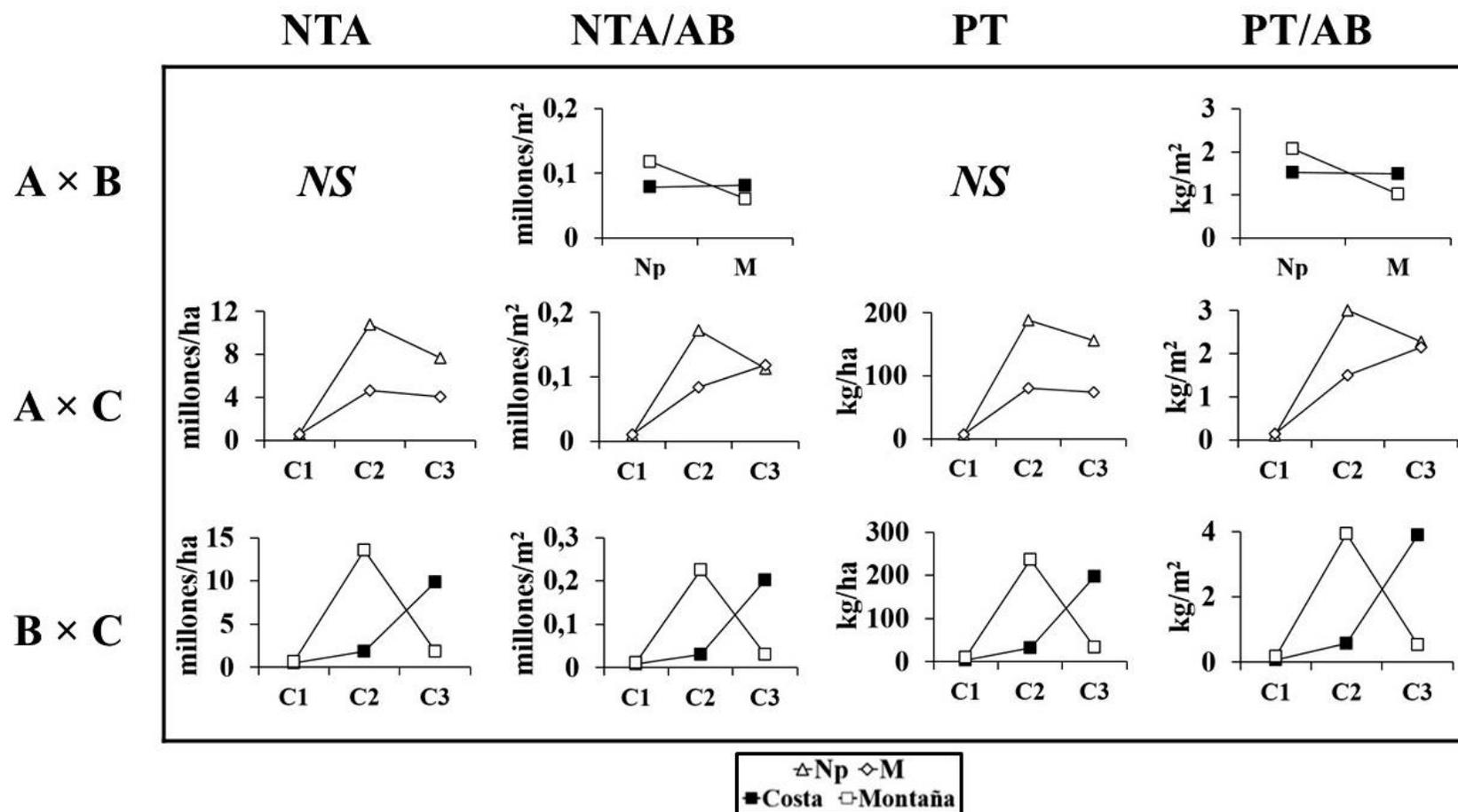
**Anexo 4-IX.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), para las variables en la etapa de pre-dispersión de la composición de especies *N. pumilio* y *N. betuloides* en M (Tabla 4.10). NLL = Nueces llenas que alcanzaron la post-dispersión (millones/ha), NF = Nueces llenas forrajeadas en el suelo del bosque por roedores y aves (%), NNG = Nueces llenas que no germinarán antes de la estratificación invernal (muertas, abortadas y/o no viables) (%), NE = Nueces llenas que no germinarán después de la estratificación invernal (%), NV = Nueces viables al final del ciclo (%).

**ANEXO 4-X.** Biomasa media anual (kg/ha) para cada tipo de bosque, localización en el paisaje y ciclo reproductivo.

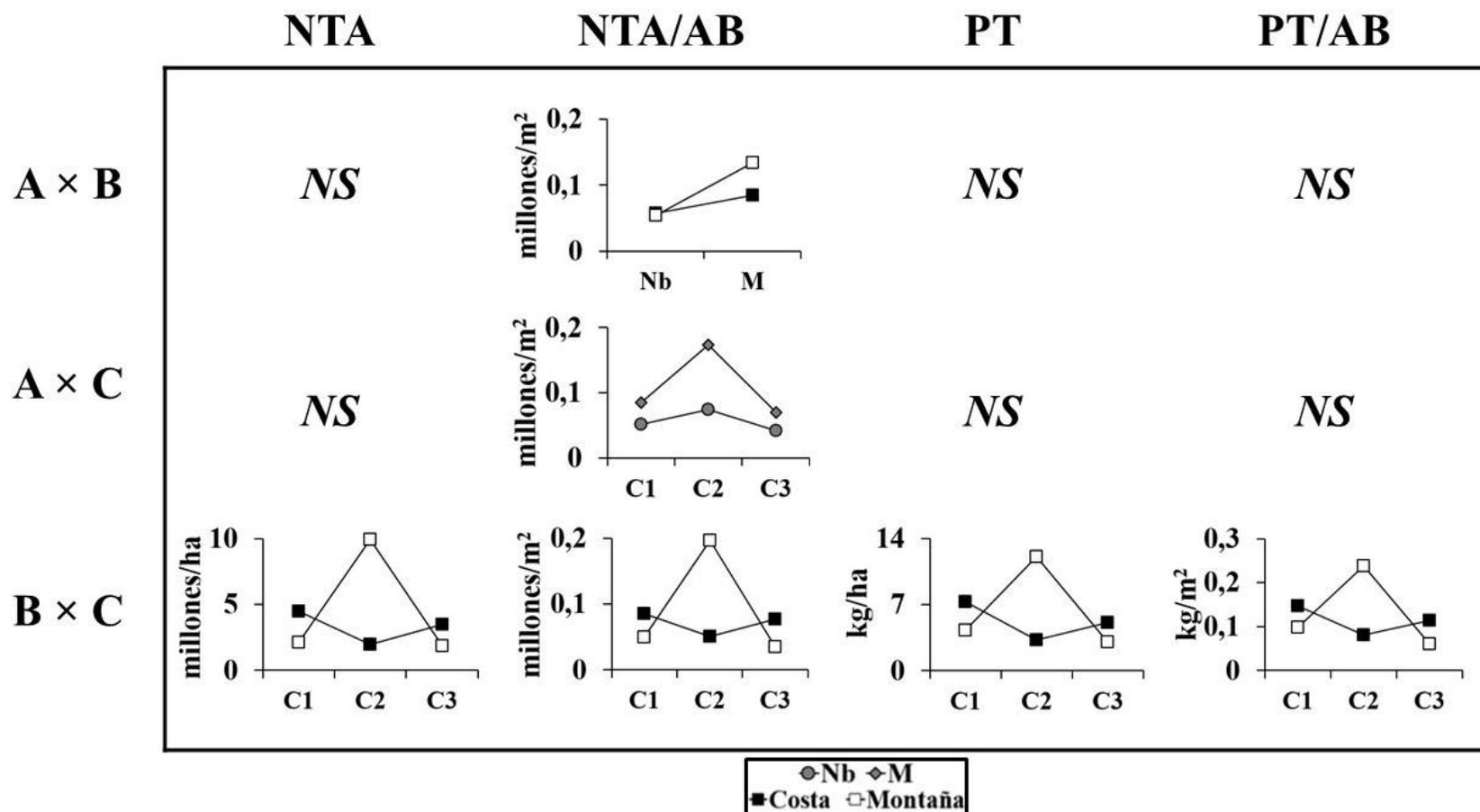
<b>Ciclo</b>	<b>Paisaje</b>	<b>Bosque</b>	<b>Biomasa anual (kg/ha)</b>	<b>Desvest</b>
1	MONTAÑA	Nb	1804,2	304,3
1	MONTAÑA	Np	2809,6	571,2
1	MONTAÑA	M	2384,1	396,4
1	COSTA	Nb	1808,9	283,2
1	COSTA	Np	3969,1	676,7
1	COSTA	M	2726,8	442,7
2	MONTAÑA	Nb	1298,5	132,9
2	MONTAÑA	Np	2068,5	355,4
2	MONTAÑA	M	1944,9	276,1
2	COSTA	Nb	1820,2	178,5
2	COSTA	Np	3982,7	562,2
2	COSTA	M	2944,9	417,3
3	MONTAÑA	Nb	1180,9	257,0
3	MONTAÑA	Np	2147,7	386,0
3	MONTAÑA	M	1874,3	288,1
3	COSTA	Nb	1700,7	188,6
3	COSTA	Np	3587,9	465,0
3	COSTA	M	2749,2	352,8



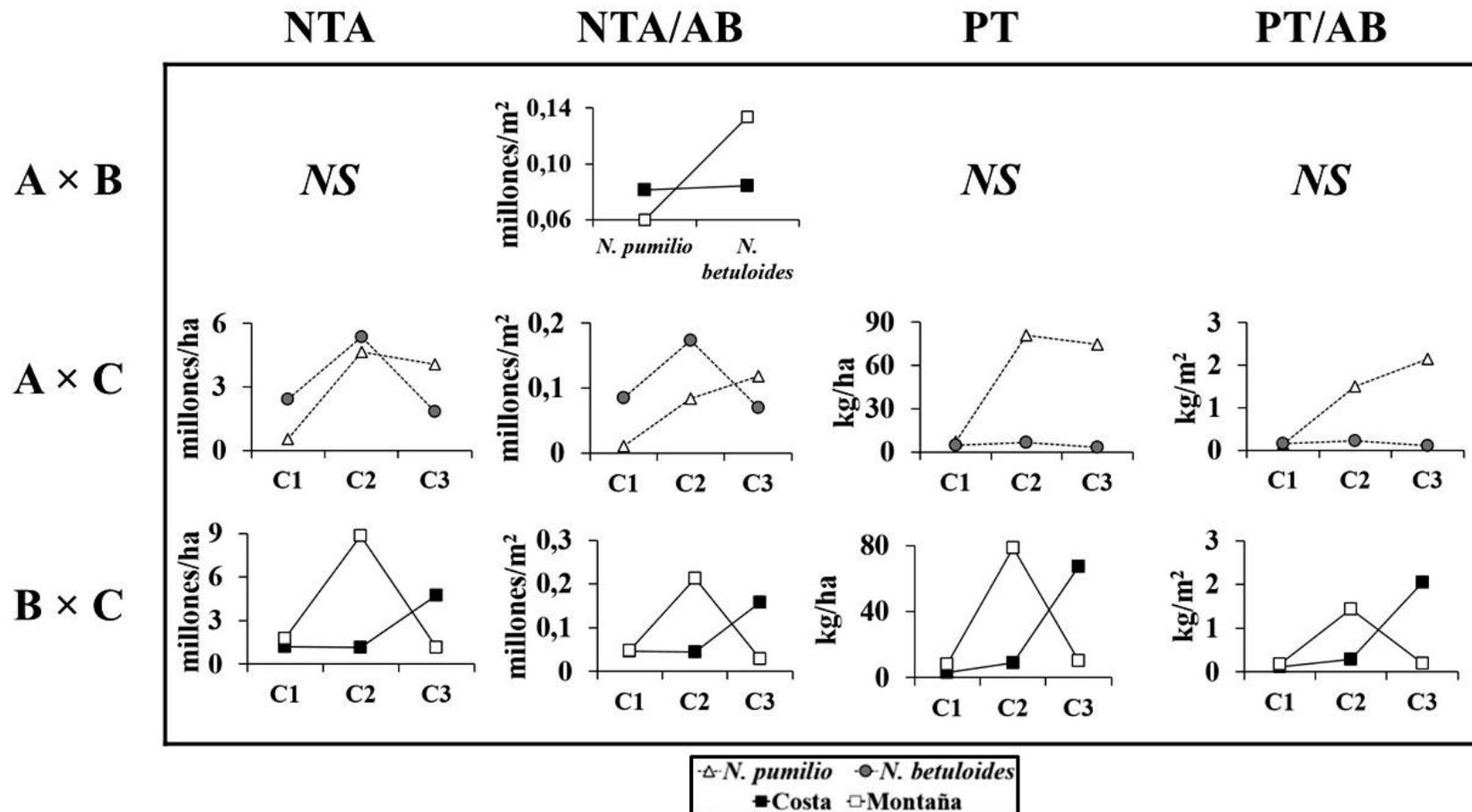
**Anexo 4-XI.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), para evaluar las diferencias de caída de biomasa anual (kg/ha) (Tabla 4.11).  
 Hojarasca= Ramas, hojas y misceláneas, Otros= líquenes del género *Usnea*, hemiparásitas del género *Misodendrum* y hongos



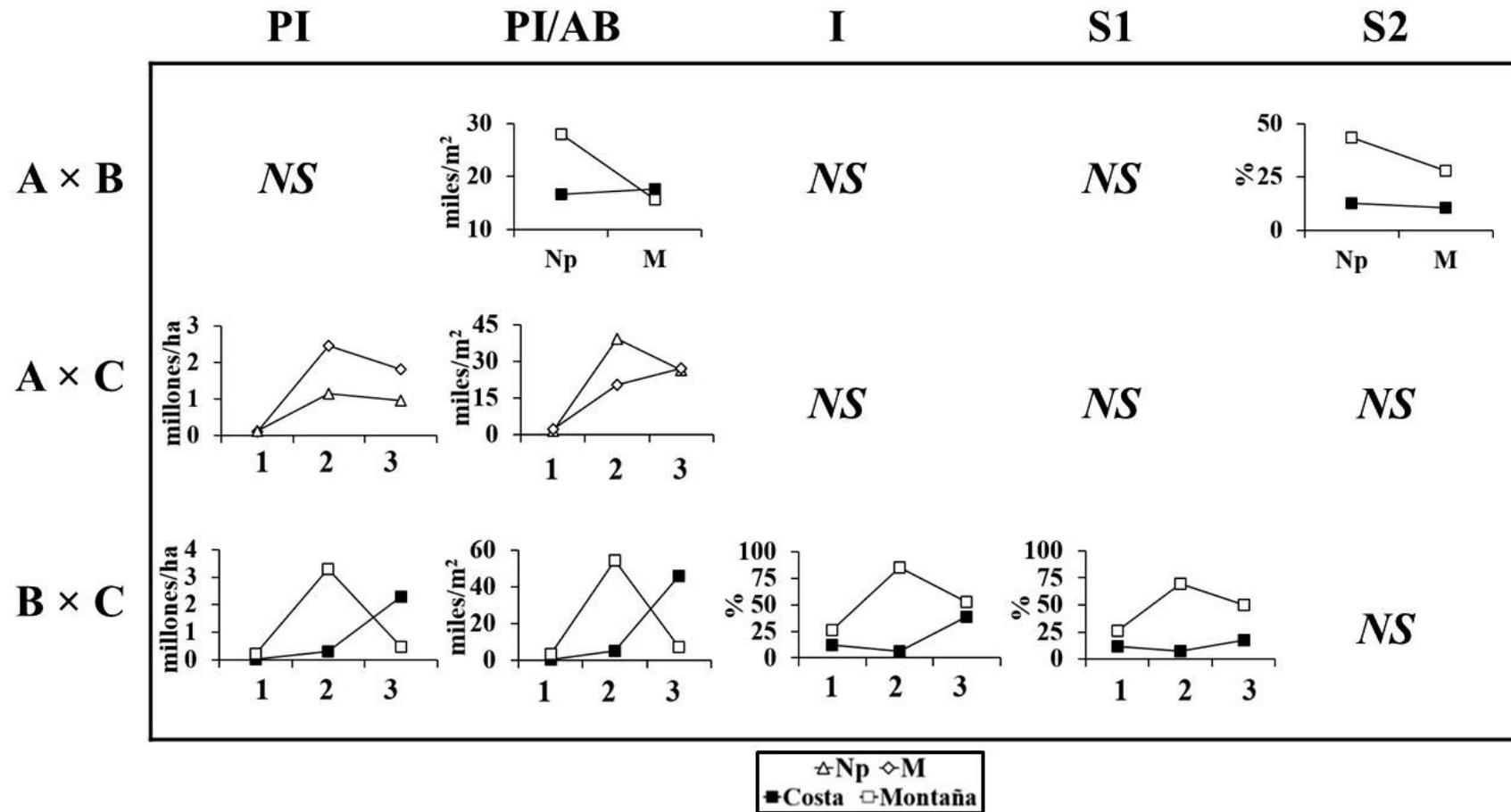
**Anexo 4-XII.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), a partir de la producción total anual de nueces maduras de *N. pumilio* (Tabla 4.12). NTA= Producción de nueces maduras total anual (millones/ha), NTA/AB= Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (millones/m<sup>2</sup>), PT= Peso total anual (kg/ha), PT/AB= Peso total anual relativizadas al área basal (kg/m<sup>2</sup>).



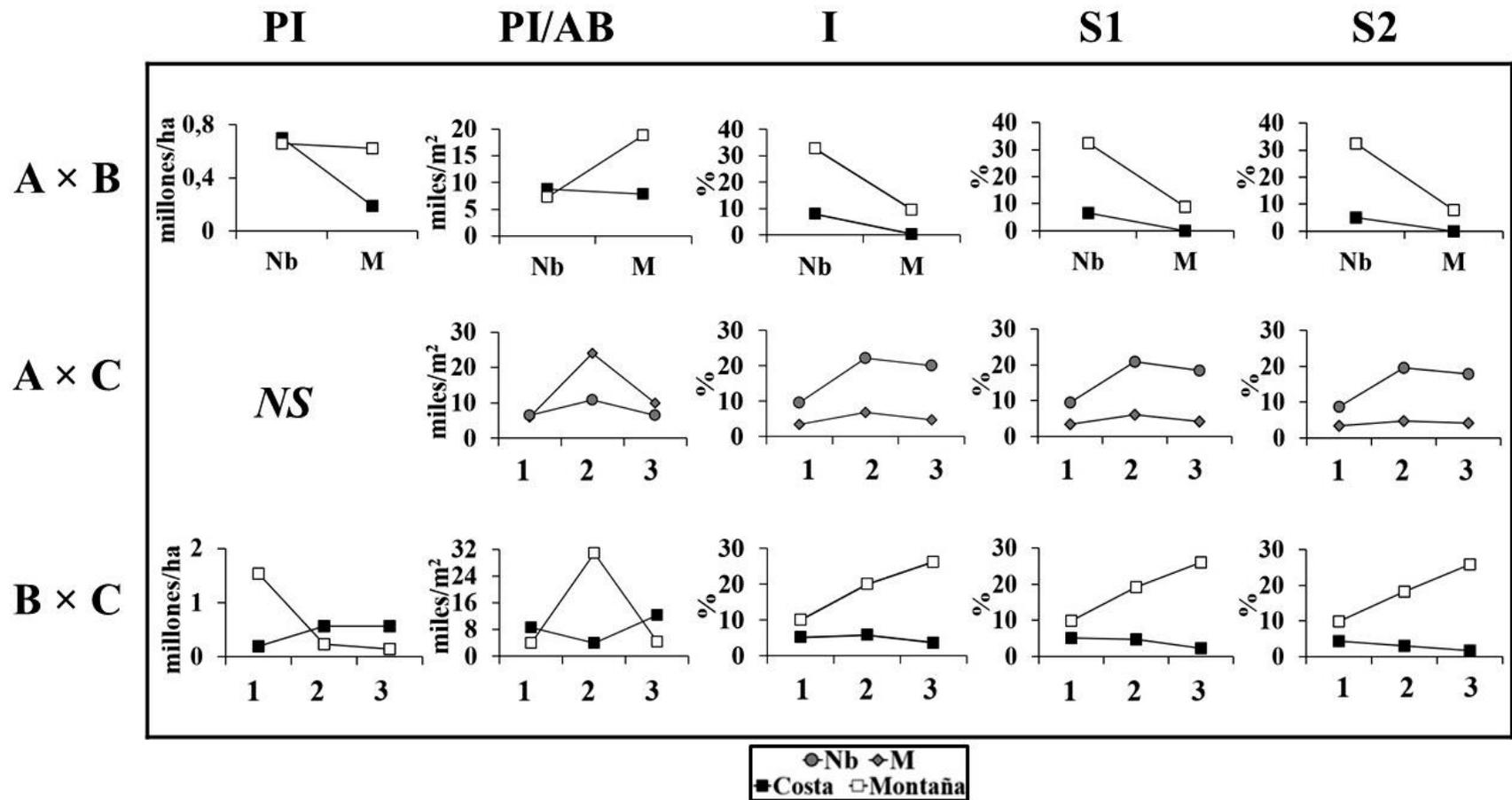
**Anexo 4-XIII.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), a partir de la producción total anual de nueces maduras de *N. betuloides* (Tabla 4.13). NTA= Producción de nueces maduras total anual (millones/ha), NTA/AB= Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (millones/m<sup>2</sup>), PT= Peso total anual (kg/ha), PT/AB= Peso total anual relativizadas al área basal (kg/m<sup>2</sup>).



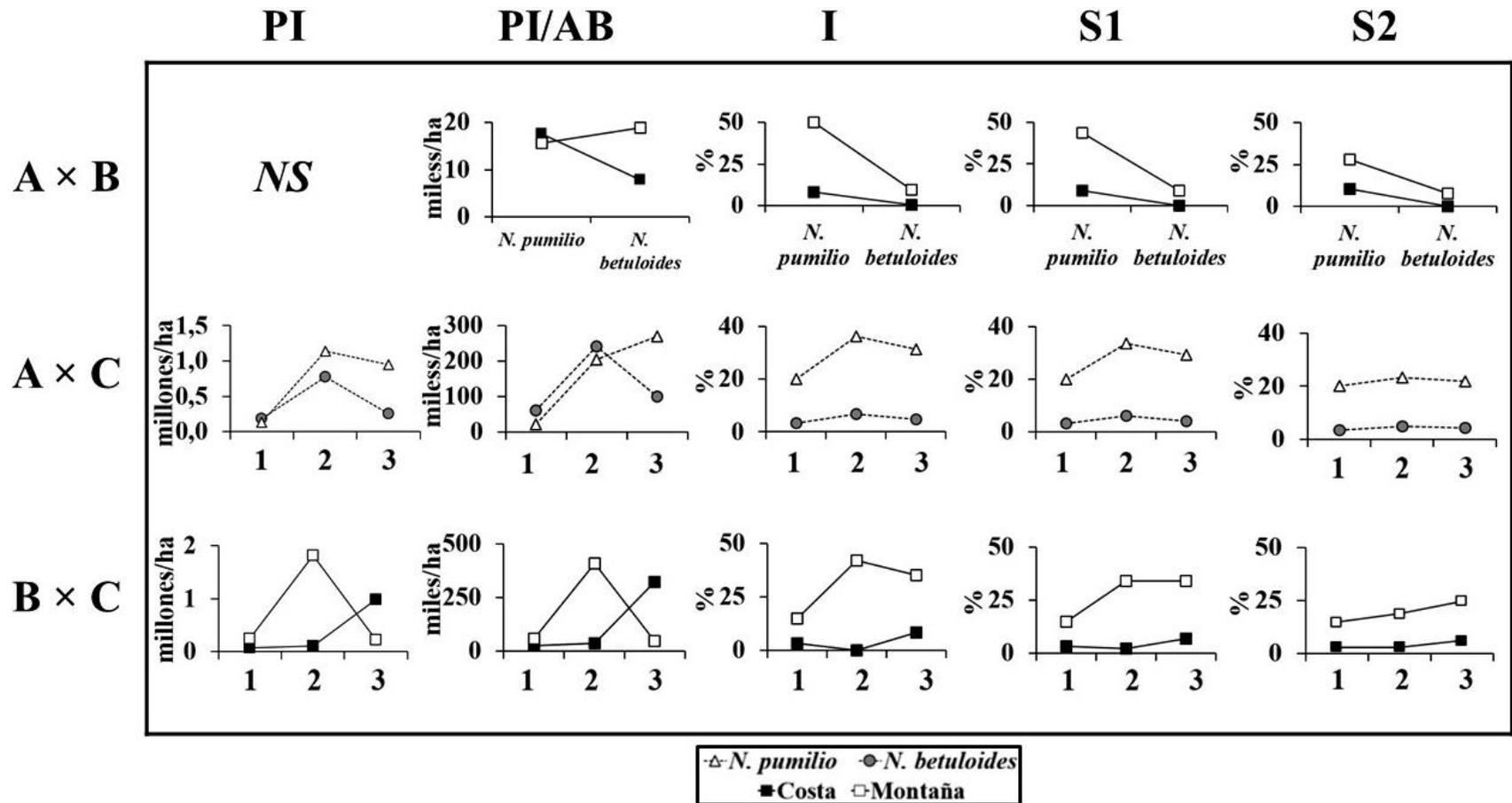
**Anexo 4-XIV.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), a partir de la producción total anual de nueces de la composición de especies *N. pumilio* y *N. betuloides* en M (Tabla 4.14). NTA= Producción de nueces maduras total anual (millones/ha), NTA/AB= Producción de nueces maduras total anual relativizadas al área basal (millones/m<sup>2</sup>), PT= Peso total anual (kg/ha), PT/AB= Peso total anual relativizadas al área basal (kg/m<sup>2</sup>).



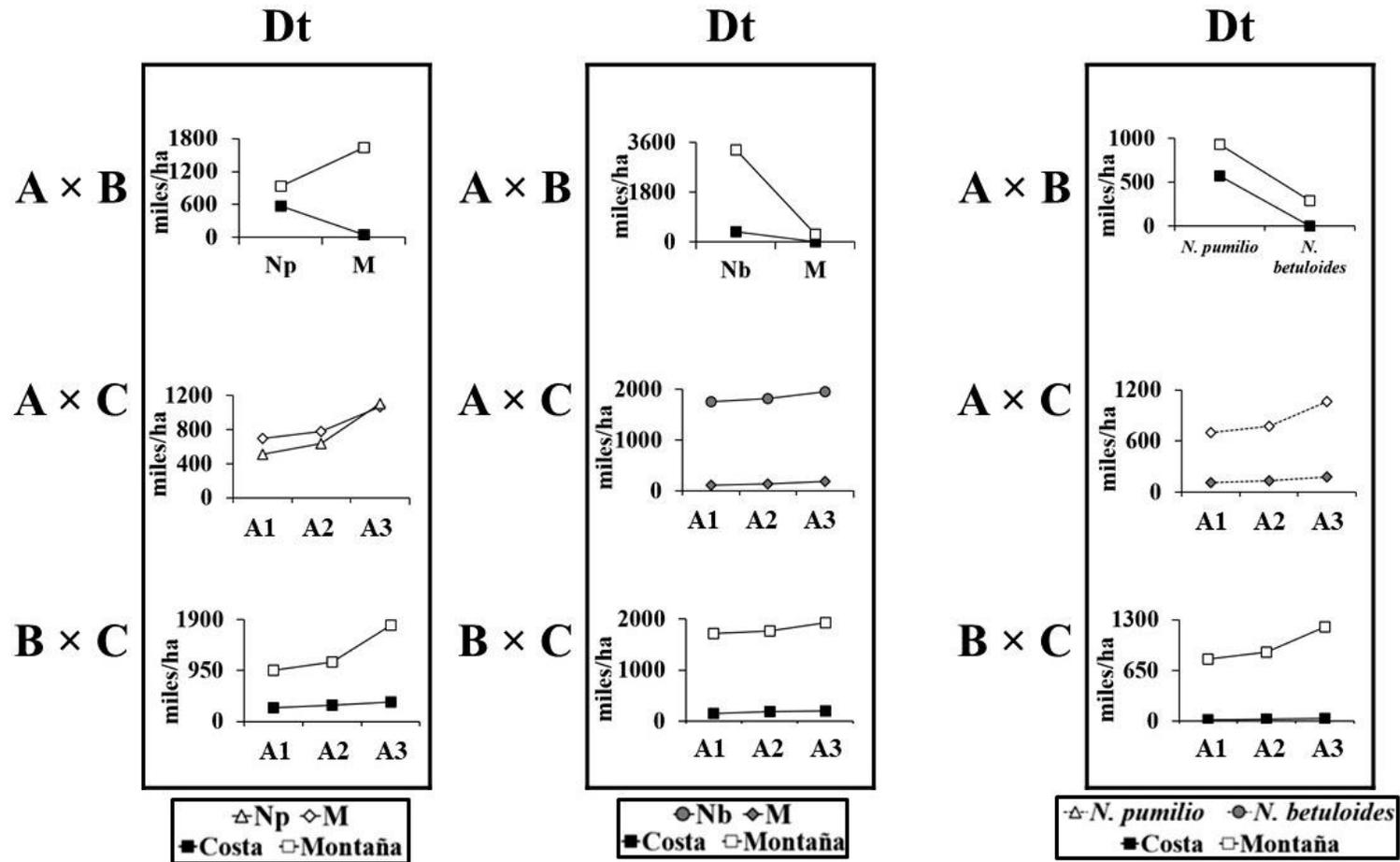
**Anexo 5-I.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), a partir de la instalación de plántulas y supervivencia de las plantas de *N. pumilio* (Tabla 5.2). PI = Potencial de instalación de plántulas (millones/ha), PI/AB = Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (millones/m<sup>2</sup>), I = Instalación efectiva (%), S1= Proporción de supervivencia al año 1 (%), S2= Proporción de supervivencia al año 2 (%).



**Anexo 5-II.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), a partir de la instalación de plántulas y supervivencia de las plantas de *N. betuloides* (Tabla 5.3). PI = Potencial de instalación de plántulas (millones/ha), PI/AB = Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (millones/m<sup>2</sup>), I = Instalación efectiva (%), S1= Proporción de supervivencia al año 1 (%), S2= Proporción de supervivencia al año 2 (%).



**Anexo 5-III.** Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), a partir de la instalación de plántulas y supervivencia de las plantas de la composición de especies *N. pumilio* y *N. betuloides* en M (Tabla 4.14). PI = Potencial de instalación de plántulas (millones/ha), PI/AB = Potencial de instalación de plántulas en relación al área basal (millones/m<sup>2</sup>), I = Instalación efectiva (%), S1= Proporción de supervivencia al año 1 (%), S2= Proporción de supervivencia al año 2 (%).



Anexo 5-IV. Interacciones de los ANDEVAs (tipo de bosque y localización geográfica y ciclo), a partir de la densidad total de plantas de: A. *N. pumilio* (Tabla 5.5) B. *N. betuloides* (Tabla 5.6). y C. de la composición de especies *N. pumilio* y *N. betuloides* en M (Tabla 5.7).

## Publicaciones derivadas de la Tesis

**Toro Manríquez M**, Mestre L, Lencinas MV, Promis A, Martínez Pastur G, Soler R. 2016. Flowering and seeding patterns in pure and mixed *Nothofagus* forests in Southern Patagonia. *Ecological Processes* 5.

DOI: <https://10.1186/s13717-016-0065-1>. Publicación derivada del Capítulo 4 de la tesis.

Mestre L, **Toro Manríquez M**, Soler R, Huertas Herrera A, Martínez Pastur G, Lencinas MV. 2017. The influence of canopy-layer composition on understory plant diversity in southern temperate forests. *Forests. Ecosystems*. 4, 1.

DOI: <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0093-z>. Publicación derivada del Capítulo 3 de la tesis.

**Toro Manríquez M**, Soler R, Lencinas MV, Promis A. Canopy composition and geographic location are indicative of mineral soil conditions in Patagonian *Nothofagus* forests. Enviado el 10 de junio 2018 a la revista *Annals Forests Science*. **Estado: En revision.**

Publicación derivada del Capítulo 3 de la tesis