

Colonización y crecimiento de renovales de *Nothofagus* después de cortas selectivas de un rodal en la Patagonia, Argentina

A. Dezzotti*, R. Sbrancia, D. Roat, M. Rodríguez-Arias y A. Parisi

Asentamiento Universitario San Martín de los Andes. Universidad Nacional de Comahue.
Pasaje de la Paz 235. Q8370AQA San Martín de los Andes. Argentina

Resumen

En 1994 se implementó el sistema de cortas de selección en bosquetes en un bosque natural compuesto por *Nothofagus dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* (Nothofagaceae). Ocho años después se analizaron la edad y el crecimiento de los plantines (altura del tallo $L_T < 30$ cm, $n = 720$ plantas) y juveniles ($L_T \geq 30$ cm, $n = 480$) localizados en el centro y la periferia septentrional de los claros artificiales resultantes. *Nothofagus dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* se establecieron en forma simultánea en los claros, aunque la especie más tolerante a la sombra *N. nervosa* exhibió una edad sensiblemente mayor debido a la presencia de «regeneración avanzada» establecida antes de la realización de las cortas. Aunque los renovales localizados en el centro de los claros presentaron una edad equivalente a los de la periferia septentrional, exhibieron crecimientos entre un 7 y 29% significativamente más rápidos probablemente debido a la mayor cantidad de radiación fotosintéticamente activa que recibieron. Los renovales de *N. dombeyi* crecieron entre un 13 y 30% significativamente menos que los de las otras dos especies, un fenómeno que se asociaría a la menor reserva de nutrientes de la semilla lo que consecuentemente produciría plantines menos competitivos. En las especies examinadas, los juveniles constituyeron la misma cohorte que los plantines aunque crecieron entre 2,6 y 4,8 veces más rápidamente. El desarrollo temprano de la jerarquía de tamaños se asociaría con la morfología y fisiología particulares de la semilla y de las plantas, y la calidad del micrositio.

Palabras clave: *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus nervosa*, Nothofagaceae, selvicultura, cortas de selección en bosquetes, jerarquía de tamaños.

Abstract

Establishment and growth of *Nothofagus* regeneration after selective cutting of a stand in Patagonia, Argentina

In 1994, a group selection silvicultural system on a natural forest dominated by *Nothofagus dombeyi*, *N. obliqua*, and *N. nervosa* (Nothofagaceae) was implemented. Age and growth of seedlings (stem height $L_T < 30$ cm, $n = 720$ plants) and saplings ($L_T \geq 30$ cm, $n = 480$) randomly collected in the center and northern periphery of gaps were analysed eight years after treatment. The three species became established simultaneously within the gaps. However, the lower light demanding *N. nervosa* exhibited a mean age slightly larger given the presence of «advanced regeneration» established previously to cutting implementation. Although immature phases located in the centre of gaps showed an equivalent age than those in the northern periphery, they exhibited a growth rate between 7 and 29% faster probably caused by a greater amount of photosynthetically active radiation. *N. dombeyi* grew at rates between 13 and 30% slower than the other two species, probably due to the smaller nutrient content of its seeds which would consequently produced less competitive seedlings. Saplings belonged to the same age cohort than seedlings though they grew at rates between 2.6 and 4.8 times faster. The early development of size hierarchy within juvenile trees would be related with the particular morphology and physiology of seeds and plants, and microsite condition.

Key words: *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus nervosa*, Nothofagaceae, silviculture, group selection silvicultural system, size hierarchy.

* Autor para la correspondencia: dezzotti@infovia.com.ar

Recibido: 14-10-03; Aceptado: 17-03-04.

Introducción

El estudio de los patrones y procesos regenerativos del bosque involucra el análisis del crecimiento de los renovales y se considera esencial en el contexto del manejo forestal (Raison *et al.*, 2001). El crecimiento de una planta representa la velocidad del cambio del tamaño y peso a lo largo del tiempo, y se trata de un proceso que integra los efectos de mecanismos físicos, fisiológicos y ecológicos tales como la fotosíntesis, asignación de recursos y competencia, y que depende de la interacción de condiciones tales como la salinidad y polución, y recursos ambientales tales como el dióxido de carbono, el agua y la luz (Kozlowski y Pallardy, 1997). La luz que recibe una planta depende del nivel local de radiación, la fisiografía, el microrelieve, la estructura del dosel y las características del sotobosque y el suelo (Canham *et al.*, 1990). Los renovales experimentan un rango extenso de intensidad de luz, que se extiende desde el ambiente completamente sombreado debajo de un dosel denso y hasta el completamente iluminado de los sitios abiertos. Aunque la respuesta de una planta a la variación de la luz representa un fenómeno continuo, entre las especies tradicionalmente se reconocen clases discretas de tolerancia a la sombra que contribuyen a explicar la sucesión de los bosques naturales (Bazzaz, 1979; Tilman, 1988).

En la Argentina, los bosques naturales compuestos por *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oersted. (coihue), *N. obliqua* (Mirb.) Oersted. (roble pellín) y *N. nervosa* (Phil.) Dim. et Mil. (= *N. alpina*, *N. procera*, raulí) (Nothofagaceae) se distribuyen aproximadamente entre los 39° 29' y 40° 22' S y los 71° 15' y 71° 40' O y hasta los 1.000 m y ocupan alrededor de 313.000 ha (Lara *et al.*, 1999). En general, las especies sudamericanas de *Nothofagus* se comportan como sucesionales tempranas que recolonizan sitios abiertos luego de la eliminación completa de la vegetación original después de la ocurrencia de disturbios periódicos y de gran escala (Veblen, 1989). Sin embargo, resultados provenientes de estudios experimentales, ecofisiológicos y poblacionales indican que *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* exhiben divergencias con relación a la sobrevivencia y el crecimiento de los renovales bajo diferentes regímenes de luminosidad (e.g., Aguilera y Fehlandt, 1981; Read y Hill, 1985; Grosse, 1988a; Alberdi, 1996; Ramírez *et al.*, 1997; Weinberger y Ramírez, 2001; Peyrou, 2002).

Durante el manejo forestal basado en la regeneración natural la silvicultura tiende a imitar al régimen

de los disturbios naturales que es compatible con las estrategias regenerativas de las especies. La manipulación de las condiciones de luz (e.g., a través de la selección del método de cosecha) constituye una opción silvicultural para favorecer o desalentar el establecimiento de nuevas plantas y la liberación de la regeneración avanzada (Smith *et al.*, 1997). En el bosque mixto de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* el sistema silvicultural frecuentemente utilizado es el de corta sucesiva de protección que produce rodales coetáneos (Grosse y Quiróz, 1998; Lara *et al.*, 1998; Martínez-Velásquez, 1998). Sin embargo, los rodales también se manejan a través de la corta de selección en bosque que origina rodales multietáneos (Martínez-Velásquez, 1998; Chauchard *et al.*, datos no publ.). Este sistema consiste en talar los árboles de mayor tamaño del rodal cuando superan una dimensión preestablecida, a intervalos repetidos denominados ciclos de corta. La superficie total de corta se distribuye en claros de tamaño variable donde se proveen las condiciones de luminosidad para favorecer el establecimiento de los renovales y el desarrollo de la «regeneración avanzada», mientras que los árboles circundantes proporcionan las semillas y la protección de las plantas contra la deshidratación y el congelamiento (Smith *et al.*, 1997).

Los claros constituyen un ambiente heterogéneo debido a las variaciones a lo largo del espacio de la luz y los parámetros microclimáticos dependientes (e.g., temperatura, humedad, evapotranspiración). En razón de la posición latitudinal y la pendiente y exposición de los claros, el área septentrional de los claros recibe una menor cantidad de radiación fotosintéticamente activa que el área central debido a la absorción por parte de los árboles adyacentes (Canham *et al.*, 1990; Smith *et al.*, 1997). Este trabajo forma parte de una serie de estudios para establecer el tamaño, la forma y la orientación de los claros del dosel que promuevan el mayor desarrollo de los renovales de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* para mejorar los esquemas de manejo sustentable de estas comunidades. El objetivo particular es analizar el establecimiento y crecimiento de los renovales con relación al tamaño y la localización relativa de los individuos en los claros, después de ocho años de la implementación de las cortas de selección en bosques. Se espera que los renovales exhiban diferencias en estas variables vinculadas con el temperamento ecológico de las especies y la heterogeneidad microambiental.

Material y Métodos

El área de estudio se localizó sobre las laderas S y O del Cerro Tren Tren (40°12' S y 71°26' O, 1.367 m),

en la Reserva Mapuche Curruhuínca del Parque Nacional Lanín (Patagonia, Argentina) (figura 1). La temperatura media y la precipitación anual se estimaron en 8,8 °C y 2.360 mm, respectivamente (Dirección Pro-

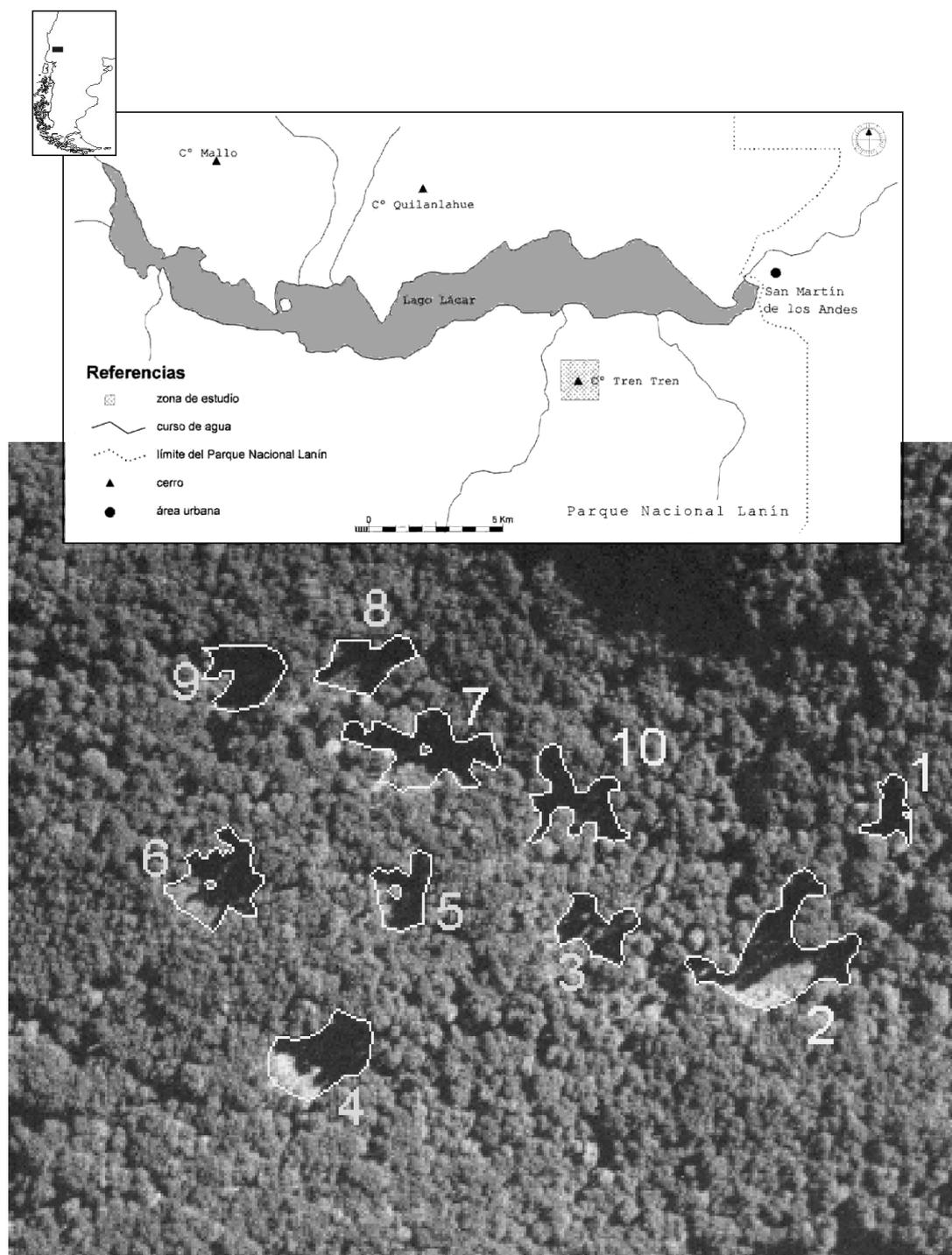


Figura 1. Mapa del área de estudio localizada entre los 40°06' y 40°12' S y entre los 71°19' y 71°40' O y fotografía aérea indicando el límite de los 10 claros en el cerro Tren Tren (imagen tomada en abril de 2001, escala ≈ 1:3.000).

vincial de Bosques de Neuquén, datos no publ.). El relieve es montañoso y está modelado por la glaciación del Pleistoceno. Los suelos dominantes derivan de ceniza volcánica y se clasifican como Andosoles (Ferrer *et al.*, 1990). La vegetación pertenece al Distrito del Bosque Caducifolio dentro de la Provincia Subantártica (Cabrera, 1971).

En 1994 se realizó un aprovechamiento forestal basado en el sistema silvicultural de cortas de selección en bosquetes y se formaron 10 claros artificiales que se numeraron en forma correlativa (figura 1). Posteriormente, en los claros se colocaron alambrados perimetrales para evitar el pastoreo del ganado. El rodal ocupó una superficie de 9,6 ha, y antes de la corta exhibía una densidad de 206 ind/ha (45% de *N. dombeyi*, 16% de *N. obliqua* y 39% de *N. nervosa*), una área basal de 55,8 m²/ha (43%, 20% y 37%, respectivamente), una altura de los árboles dominantes de 32,3 m y una densidad de renovales (diámetro en la base del tallo $D_B < 10$ cm) de 90 ind/ha (Chauchard *et al.*, datos no publ.). Durante el aprovechamiento se extrajeron en total 850 m³ de rollizos (40% de *N. dombeyi*, 12% de *N. obliqua* y 48% de *N. nervosa*) (Monópoli, datos no publ.). En 2002 la densidad de renovales en los claros se estimó en 97.006 ind/ha (68% de *N. dombeyi*, 20% de *N. obliqua* y 12% de *N. nervosa*) (Dezzotti *et al.*, 2003). La abundancia de renovales disminuyó marcadamente a lo largo del eje N-S de los claros, de tal forma que las áreas meridionales se caracterizaron por la ausencia o escasa presencia de plantas (Dezzotti *et al.*, datos no publ.).

Para la colección de renovales se seleccionaron al azar los claros 2, 4, 5 y 6, que se localizaron entre los 1.048 y 1.078 m s.n.m., se orientaron hacia el SSE y SSO, y exhibieron variaciones del diámetro medio entre 51 y 74 m y del tamaño del claro expandido (*sensu* Runkle, 1992) entre 2.022 y 4.322 m² (Dezzotti *et al.*, 2003). En la zona clausurada de los claros se reconocieron un área central, con cobertura aérea de árboles circundantes nula (cielo abierto), y una periférica septentrional con cobertura aérea de árboles circundantes no nula (proyección perpendicular perteneciente al follaje arbóreo). El área central de cada claro quedó definida por un polígono interior, con lados paralelos al límite del claro expandido y localizados a una distancia de 15 m de sus lados homólogos.

Los plantines (altura total del tallo $L_T < 30$ cm) se analizaron mediante un método destructivo. Al azar se colectaron de cada especie 30 plantines de la periferia septentrional y 30 del centro en cada uno de los claros

seleccionados (3 especies \times 4 claros \times 2 posiciones \times 30 plantas = 720 plantas en total). En el gabinete a estas plantas herborizadas se les midieron D_B , L_T y la longitud total de la raíz (L_R), con calibre, y la edad, mediante el conteo de las cicatrices dejadas por las escamas de las yemas anuales. Para la estimación del peso seco total (P_T), las plantas se colocaron en estufa a una temperatura de 100 °C durante 48 h y luego se pesaron en una balanza digital con una precisión de 0,0001 g.

Los juveniles ($L_T \geq 30$ cm) se analizaron a través de un método no destructivo, utilizando mediciones de campo sin la extracción de los renovales. Para cada una de las tres especies se colectaron al azar 20 juveniles de la periferia septentrional de los claros 2, 4, 5 y 6 y 20 juveniles del centro en los claros 2, 4, y 6 (420 plantas en total) y se les midieron D_B , L_T y la edad. En el claro 5 no se midieron los juveniles localizados en el centro debido al abundante desarrollo del sotobosque compuesto por *Chusquea culeou* (E. Desv., Gramineae, caña colihue). Tres renovales de *N. obliqua* (dos de la periferia septentrional y uno del centro) y 4 de *N. nervosa* de la periferia septentrional se deterioraron durante la herborización. Se estimaron los crecimientos medios anuales de diámetro del tallo en la base (C_D), de altura total del tallo (C_A), de longitud total de la raíz (C_R) y de peso seco total (C_P) que representaron el cociente entre las variables de tamaño y peso y la edad. Para desarrollar las curvas de crecimiento de tamaño, los renovales se agruparon en clases de edad (e.g., clase 1: entre 0 y ≤ 1 año, clase 2: entre 1 y ≤ 2 años). Para cada clase de edad se estimaron la media y el error estándar de D_B y L_T y se realizaron gráficos entre estas variables y las clases de edad. Cuando los datos cumplían con todos los supuestos del análisis de la varianza se trataron estadísticamente a través de técnicas paramétricas; en el caso contrario se utilizaron técnicas no paramétricas.

Resultados

La distribución de frecuencias de edad de los renovales de las tres especies se alejó de la distribución normal (Prueba de Chi-cuadrado, $P < 0,05$), aunque *N. nervosa* exhibió una distribución más asimétrica hacia la derecha (índice de simetría $z = 6,5$) con respecto a *N. dombeyi* ($z = 3,3$) y a *N. obliqua* ($z = 3,3$) (figura 2). Las edades medias de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* se estimaron en 3,8, 4,0 y 4,3 años,

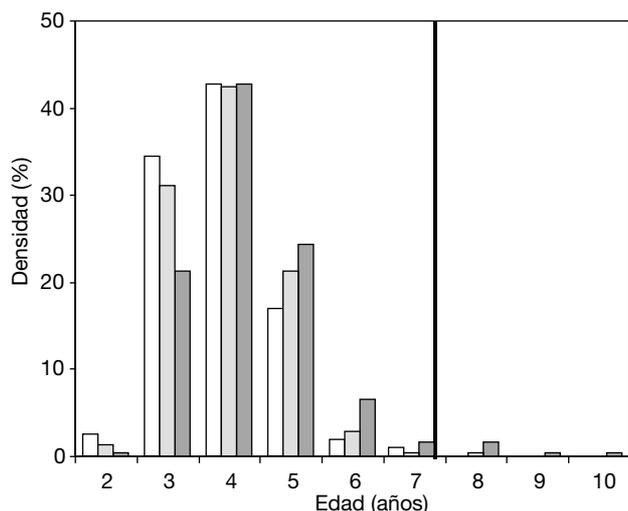


Figura 2. Distribución de la edad de *N. dombeyi* (□), *N. obliqua* (▒) y *N. nervosa* (■). La línea vertical indica el tiempo transcurrido desde la realización de la corta.

respectivamente (tabla 1). La edad de *N. nervosa* difirió estadísticamente de las edades de *N. obliqua* y de *N. dombeyi* (Prueba U de Mann-Whitney, $P < 0,05$). Para *N. dombeyi*, las edades medias de los plantines y juveniles se estimaron en 3,8 y 3,9 años, respectivamente, mientras que para *N. obliqua* se estimaron en 3,9 y 4,0 años, respectivamente (tabla 1). Aunque los juveniles de estas dos especies presentaron edades mayores que los plantines, estos valores no difirieron estadísticamente (Prueba U de Mann-Whitney, $P \geq 0,05$). En cambio, para *N. nervosa* la edad de plantines y juveniles difirieron estadísticamente (Prueba U de Mann-Whitney, $P < 0,05$) y la medias se estimaron en 4,0 y 4,9 años, respectivamente. Las edades medias de los renovales de *N. dombeyi*, *N. obli-*

qua y *N. nervosa* localizados en el centro de los claros se estimaron en 3,9, 4,0 y 4,4 años, respectivamente. Las edades medias de los renovales de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* localizados en la periferia septentrional de los claros se estimaron en 3,8, 3,9 y 4,3 años, respectivamente. Dentro de las especies, la edad no difirió estadísticamente entre las posiciones de los claros (Prueba U de Mann-Whitney, $P \geq 0,05$) (tabla 1).

Los crecimientos medios de diámetro (C_D) de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* se estimaron en 0,73, 0,88 y 1,00 mm/año, respectivamente (tabla 2). Los crecimientos medios de altura (C_A) de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* se estimaron en 68,3, 87,2 y 78,7 mm/año, respectivamente (tabla 2). Los crecimientos medios de raíz (C_R) de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* se estimaron en 26,3, 32,1 y 33,5 mm/año, respectivamente (tabla 2). Los crecimientos medios de peso seco total (C_P) de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa* se estimaron en 0,16, 0,23 y 0,23 g/año, respectivamente (tabla 2). *N. dombeyi* exhibió un crecimiento significativamente menor a *N. obliqua* y a *N. nervosa* en todas las variables analizadas (Prueba de LSD, $P < 0,05$), mientras que los crecimientos no difirieron significativamente entre estas últimas especies (Prueba de LSD, $P \geq 0,05$) (tabla 2). En diámetro, los juveniles exhibieron velocidades de crecimiento entre 4,0 (en *N. obliqua*) y 4,8 (en *N. dombeyi*) veces más rápidamente que los plantines, mientras que en altura entre 2,6 (en *N. nervosa*) y 3,5 (en *N. dombeyi*) veces más rápidamente (tabla 2). Para cada una de las especies, el crecimiento en ambas dimensiones difirió significativamente entre los estados de desarrollo (Prueba de t, $P < 0,05$) (tabla 2).

Tabla 1. Edad (años) de los plantines (P) y juveniles (J) de *Nothofagus* localizados en la periferia (PE) y el centro (CE) de los claros artificiales. Se indica la media (X), el mínimo (mín), el máximo (máx), el error estándar (EE), el tamaño de la muestra (n) y los grupos homogéneos (GH)

	<i>N. dombeyi</i>					<i>N. obliqua</i>					<i>N. nervosa</i>				
	P	J	P+J	PE	CE	P	J	P+J	PE	CE	P	J	P+J	PE	CE
X	3,8	3,9	3,8	3,8	3,9	3,9	4,0	4,0	3,9	4,0	4,0	4,9	4,3	4,3	4,4
mín	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	3
máx	5	7	7	7	7	6	8	8	7	8	7	10	10	10	10
EE	0,05	0,09	0,05	0,06	0,07	0,05	0,09	0,05	0,06	0,07	0,05	0,12	0,06	0,07	0,10
n	240	140	380	200	180	237	140	377	198	179	236	140	376	196	180
GH	A	A	a	ns		A	A	a	ns	A	B	b	ns		

Letras minúsculas y mayúsculas desiguales indican diferencias significativas de la edad entre especies y entre estados de desarrollo dentro de las especies, respectivamente (Prueba U de Mann-Whitney, $P < 0,05$). La edad no difiere entre posiciones de los claros dentro de las especies (ns, Prueba U de Mann-Whitney, $P \geq 0,05$).

Tabla 2. Crecimiento de los plantines (P) y juveniles (J) de *Nothofagus*. C_D : crecimiento de diámetro (mm/año), C_A : crecimiento de altura (mm/año), C_R : crecimiento de raíz (mm/año) y C_P : crecimiento de peso seco total (g/año). Se indica la media (X), el error estándar (EE), el tamaño de la muestra (n) y los grupos homogéneos (GH)

		<i>N. dombeyi</i>			<i>N. obliqua</i>			<i>N. nervosa</i>		
		P	J	P+J	P	J	P+J	P	J	P+J
C_D	X	0,32	1,41	0,73	0,42	2,00	0,88	0,42	1,66	1,00
	EE	0,01	0,07	0,04	0,01	0,08	0,04	0,01	0,06	0,05
	n	240	140	380	237	140	377	236	140	376
	GH	A	B	a	A	B	b	A	B	c
C_A	X	43,1	111,6	68,3	40,5	143,2	87,2	47,2	154,3	78,7
	EE	1,0	4,3	2,4	1,2	6,8	3,5	2,2	4,7	3,7
	n	240	140	380	237	140	377	236	140	376
	GH	A	B	a	A	B	b	A	B	b
C_R	X	26,3	—	—	32,1	—	—	33,5	—	—
	EE	0,8	—	—	1,2	—	—	1,1	—	—
	n	240	—	—	237	—	—	236	—	—
	GH	a	—	—	b	—	—	b	—	—
C_P	X	0,16	—	—	0,23	—	—	0,23	—	—
	EE	0,01	—	—	0,01	—	—	0,01	—	—
	n	240	—	—	237	—	—	236	—	—
	GH	a	—	—	b	—	—	b	—	—

Letras minúsculas y mayúsculas desiguales indican diferencias significativas de medias entre especies (Prueba de LSD, $P < 0,05$) y entre estados de desarrollo dentro de las especies, respectivamente (Prueba de t , $P < 0,05$).

En general, las plantas localizadas en la periferia septentrional de los claros exhibieron tasas de crecimiento significativamente menores que las localizadas en el centro, independientemente del estado de desarrollo y de la especie (Prueba de t , $P < 0,05$) (tabla 3, figura 3). Por ejemplo, para todas las especies analizadas en conjunto C_D , C_A , C_R y C_P de los plantines ubicados en la periferia se estimaron en 0,36 mm/año, 39,9 mm/año, 32,2 mm/año y 0,18 g/año, respectivamente, mientras que el de los plantines localizados en el centro se estimaron en 0,41 mm/año, 47,5 mm/año, 34,3 mm/año y 0,23 g/año, respectivamente (tabla 3). C_D y C_A de los juveniles localizados en la periferia de los claros se estimaron en 1,7 y 116,5 mm/año, respectivamente, mientras que para los localizados en el centro se estimaron en 2,4 y 178,8 mm/año, respectivamente (tabla 3). El C_D y C_A de los juveniles de *N. dombeyi* no difirió significativamente entre posiciones (Prueba de t , $P \geq 0,05$). En general se observó que para un determinado estado de desarrollo y una posición *N. dombeyi* exhibió C_D y C_A significativamente menores a los de *N. nervosa* y *N. obliqua* (Prueba de LSD, $P < 0,05$) (tabla 3). La excepción estuvo constituida por C_A de los juveniles ubicados en la periferia de los claros, en la que no se observaron

diferencias significativas entre especies (Prueba de LSD, $P \geq 0,05$) (tabla 3).

Discusión

Las especies de *Nothofagus* analizadas se establecieron en forma simultánea en las áreas denudadas a juzgar por la edad equivalente de los renovales. En *N. nervosa*, la edad sensiblemente mayor y su distribución más asimétrica hacia la derecha se debió a la presencia de «regeneración avanzada» de entre 8 y 10 años establecida debajo del dosel previamente a la implementación de las cortas. La persistencia de *N. nervosa* en esas condiciones de menor luminosidad se explicaría por su mayor tolerancia a la sombra en comparación con la de las otras especies, probablemente asociada a sus menores tasa de respiración y punto de compensación de luz (Read y Hill, 1985; Peyrou, 2002). En plantaciones con 36% de luminosidad relativa los juveniles de *N. nervosa* sobrevivieron más que los de *N. obliqua*, y con 64% de luminosidad relativa esta tendencia se invirtió (Grosse, 1988b). A su vez, *N. nervosa* es más tolerante a la sombra que *N. dombeyi* a juzgar por el mayor desarrollo y la menor mor-

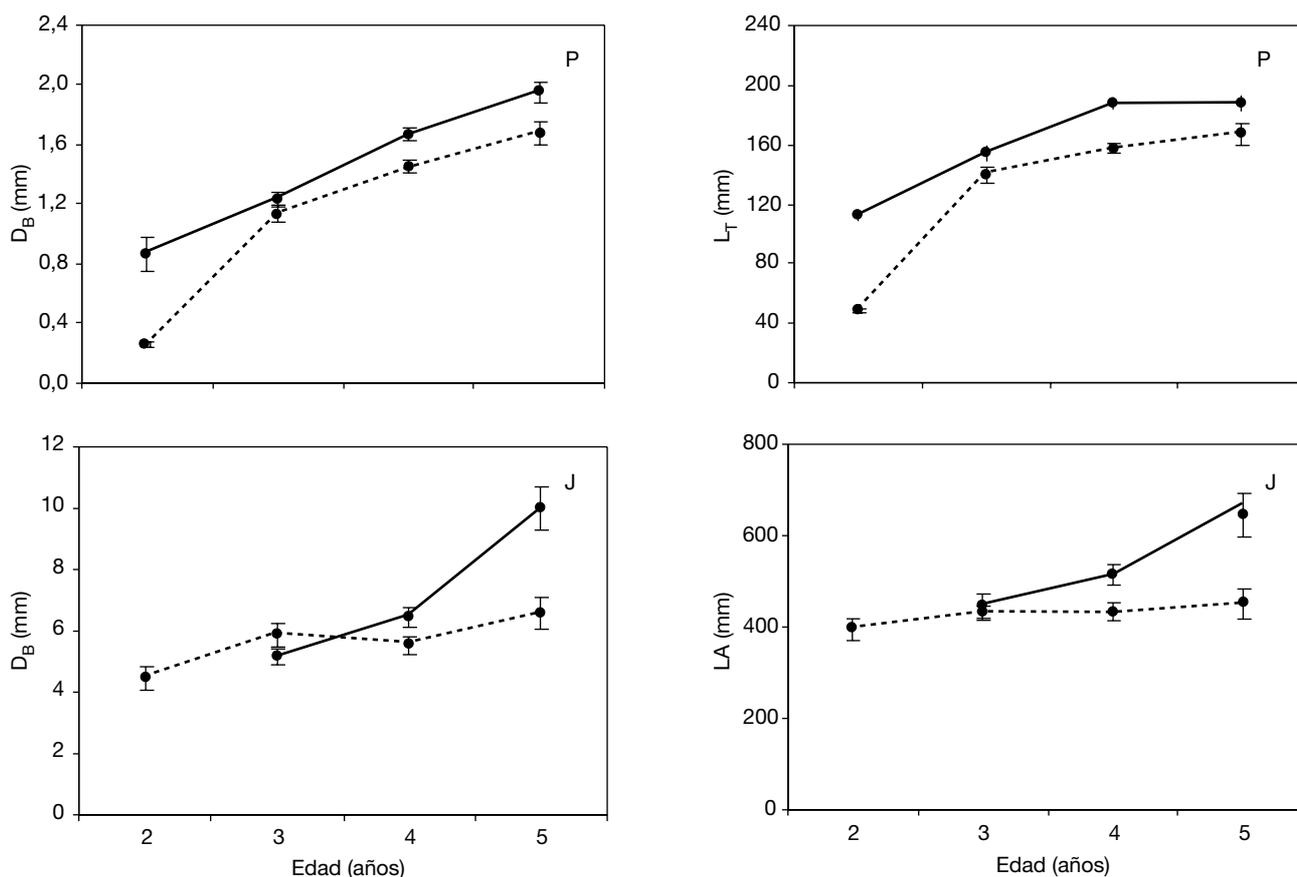


Figura 3. Curvas de crecimiento de diámetro (DB) y altura de tallo (LT) de los plantines (P) y juveniles (J) de *Nothofagus* localizados en el centro (línea continua) y la periferia (línea punteada) de los claros. Las líneas representan la conexión del crecimiento medio de cada clase de edad y las barras verticales el error estándar de la media.

Tabla 3. Crecimiento de *Nothofagus* (mm/año) con relación a la posición (PE: periferia, CE: centro) y el desarrollo de los renovales. C_D : crecimiento en diámetro y C_A : crecimiento en altura. Se indica la media (\bar{X}), el error estándar (EE) y el tamaño de la muestra (n)

		<i>N. dombeyi</i>				<i>N. obliqua</i>				<i>N. nervosa</i>			
		Plantín		Juvenil		Plantín		Juvenil		Plantín		Juvenil	
		PE	CE	PE	CE	PE	CE	PE	CE	PE	CE	PE	CE
CD	\bar{X}	0,30	0,34	1,37	1,48	0,41	0,43	1,53	1,85	0,38	0,46	1,71	2,37
		(a)	(a)	(a)	(a)	(b)	(b)	(b)	(b)	(b)	(b)	(b)	(c)
	EE	0,01	0,01	0,10	0,08	0,02	0,02	0,09	0,08	0,01	0,02	0,09	0,13
	n	120	120	80	60	118	119	80	60	116	120	80	60
CA	\bar{X}	40,9	46,7	117,5	103,7	42,2	52,5	130,3	186,3	35,9	43,3	116,5	178,8
		(a)	(a)	(ns)	(a)	(a)	(a)	(ns)	(b)	(b)	(b)	(ns)	(b)
	EE	1,3	1,3	5,3	7,2	3,9	1,7	5,4	6,4	1,3	1,2	6,6	11,8
	n	120	120	80	60	118	119	80	60	116	120	80	60

Letras desiguales indican diferencias significativas de medias entre especies dentro de los estados de desarrollo y las posiciones (Prueba de LSD, $P < 0,05$). Excepto para C_D y CA de los juveniles de *N. dombeyi* y para C_D de los plantines de *N. obliqua*, existen diferencias significativas de las medias entre posiciones dentro de los estados de desarrollo (Prueba de t, $P < 0,05$).

talidad los renovales en condiciones experimentales de sombra (Espinosa, 1972; Rosenfeld, 1972; Grosse, 1988b). En bosques adultos, *N. nervosa* presentó una distribución de tamaños asimétrica hacia la izquierda en comparación con *N. obliqua* debido a la mayor persistencia de individuos de menores tallas debajo del dosel (Donoso, 1993).

Durante las fases juveniles, *N. dombeyi* exhibió un crecimiento intrínsecamente menor en comparación con las demás especies. En condiciones de vivero, C_D de los juveniles de *N. dombeyi* fue entre 1,4 y 2,4 veces significativamente menor al de *N. nervosa* y *N. obliqua*, respectivamente (Dezzotti *et al.*, datos no publ.). La causa principal se debería a las diferencias entre las especies del tamaño y peso de las semillas. En general, las semillas grandes tienen una mayor reserva de nutrientes, y los plantines exhiben un rápido y vigoroso crecimiento inicial que conduce a la superación rápida y exitosa de esta etapa (Donoso, 1993; Crawley, 1997). La semilla de *N. dombeyi* pesa entre un 75 y 84% aproximadamente menos que la de *N. obliqua* y de *N. nervosa*, respectivamente (Rodríguez, 1990). Müller-Using y Schlegel (1981) propusieron que el mayor desarrollo temprano (e.g. durante el primer año) de *N. nervosa* y *N. obliqua* en comparación con *N. dombeyi* estuvo fuertemente influido por las reservas almacenadas en la propágula, y que durante esta etapa la luz no fue tan importante para el desarrollo como sí lo fue posteriormente (e.g. durante el segundo año). En contraposición, en estado adulto *N. dombeyi* exhibe uno de los mayores potenciales de crecimiento observados dentro del género (Tuley, 1980; Chauchard *et al.*, 2001).

Las plantas localizadas en el centro de los claros exhibieron un crecimiento entre un 7 y 29% mayor que las localizadas en la periferia septentrional, independientemente de la especie y del estado de desarrollo. La intensidad de luz que alcanza la superficie del suelo de un bosque meridional en un día despejado es mayor en el borde S que en el borde N de un claro de 0,1-0,5 ha, debido a la mayor reflexión y absorción de energía por parte del dosel (Canham *et al.*, 1990; Smith *et al.*, 1997). En el centro, la mayor cantidad de radiación con una composición espectral fotosintéticamente más óptima promovería tasas de fotosíntesis mayores (Kozłowski y Pallardy, 1997). En condiciones experimentales de vivero, juveniles de *Nothofagus* que crecieron a cielo abierto exhibieron C_D y C_A hasta 2,4 veces significativamente más rápidos que los que crecieron bajo un régimen de sombra intermedia y alta (Dezzotti *et al.*, datos no publ.). En condiciones de vivero los juveniles de

las tres especies mostraron mayores L_T , D_B , P_T y área foliar bajo una mayor intensidad luminosa (Aguilera y Fehlandt, 1981; Müller-Using y Schlegel, 1981). Los juveniles formaron parte de la misma cohorte que los plantines, aunque crecieron entre 2,6 y 4,8 veces más rápidamente. En poblaciones coetáneas, los factores que promueven la temprana constitución de una jerarquía de tamaños se relacionan con el tamaño de la semilla y las características genéticas de los renovales y físicas del micrositio (Hutchings, 1997).

En los renovales de *Nothofagus* se detectaron diferencias de crecimiento entre las especies, los estados de desarrollo y las localizaciones en los claros que se podrían utilizar en forma prescriptiva en el contexto de la corta de selección en bosquetes. Por un lado, los renovales de *N. dombeyi* exhibieron el menor crecimiento en comparación con las demás especies pero esta tendencia se puede modificar en el futuro. Por otro lado, los juveniles desarrollaron tasas de crecimiento mayores que los plantines pero sólo representaron el 8% de los renovales en los claros (Dezzotti *et al.*, 2003). Y por otro lado, en el centro de los claros los renovales crecieron a velocidades mayores que en la periferia septentrional, pero la abundancia de plantas fue comparativamente mucho más baja (Dezzotti *et al.*, datos no publ.). Teniendo en cuenta estas consideraciones, se deben continuar las investigaciones sobre las relaciones entre la arquitectura de los claros y los factores físicos y biológicos que promueven en el largo plazo la colonización, la sobrevivencia y el crecimiento de los renovales.

Agradecimientos

Agradecemos la valiosa asistencia de L. Chauchard, V. Fontana, S. Goicoechea, J. Puntieri, O. Álvarez, S. Bramardi y N. Baccalá. Agradecemos a la Comunidad Mapuche Curruhuinca y a la Administración de Parques Nacionales (Parque Nacional Lanín) por permitirnos coleccionar información en el área de estudio. The International Foundation of Science (Subsidio D-2948-1) y la Universidad Nacional del Comahue (PI S004) financiaron este proyecto.

Referencias bibliográficas

AGUILERA L., FEHLANDT A., 1981. Desarrollo inicial de *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Bl., y *Nothofagus dombeyi* (Mirb.)

- Bl. bajo tres grados de sombra. Tesis de grado. Universidad Austral de Chile. Valdivia. 101 pp.
- ALBERDI M., 1996. Ecofisiología de especies leñosas de los bosques higrofilos templados de Chile: resistencia a la sequía y bajas temperaturas. En: Ecología de los bosques nativos de Chile, Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp. 279-300.
- BAZZAZ F., 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10, 351-371.
- CABRERA A., 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14(1-2), 1-42.
- CANHAM C., DENSLOW J., PLATT W., RUNKLE J., SPIES T., WHITE P., 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20, 620-631.
- CHAUCHARDL., SBRANCIA R., RABINO A., GONZÁLEZ PEÑALBA M., MARESCA L., 2001. Modelos de crecimiento diamétrico para *Nothofagus dombeyi*. *Bosque* 22(2), 53-68.
- CRAWLEY M., 1997. Life history and environment. In: *Plant ecology*, Blackwell, Oxford, United Kingdom, pp. 73-131.
- DEZZOTTI A., SBRANCIA R., RODRÍGUEZ-ARIAS M., ROAT D., PARISA., 2003. Regeneración de un bosque mixto de *Nothofagus* (Nothofagaceae) después de una corta selectiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 76, 591-602.
- DONOSO C., 1993. Bosques templados de Chile y Argentina: variación, estructura y dinámica. Editorial Universitaria. Santiago, Chile, 484 pp.
- ESPINOZA M., 1972. Alcances sobre las condiciones de luz como factor importante en la regeneración natural del bosque tipo raulí (*Nothofagus alpina* Poepp. et Endl., Kasser) y coigüe (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.). Tesis de grado. Universidad Austral de Chile. Valdivia. 76 pp.
- FERRER J., IRIZARRI J., MENDÍA J., 1990. Estudio regional de suelos de la provincia de Neuquén. Consejo Federal de Inversiones-Consejo de Planificación y Acción para el Desarrollo. Neuquén, Argentina, 159 pp.
- GROSSE H., 1988a. Crecimiento de plantaciones de raulí y roble bajo dosel en dependencia del grado de luminosidad y fertilización. *Ciencia e Investigación Forestal* 2(5), 13-30.
- GROSSE H., 1988b. Desarrollo de plantas de los géneros *Fagus* y *Nothofagus* en función de la luminosidad: revisión bibliográfica. *Ciencia e Investigación Forestal* 3(2), 114-120.
- GROSSE H., QUIRÓZ I., 1998. Silvicultura de los bosques de segundo crecimiento de roble, raulí y coigüe en la región centro-sur de Chile. En: *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*, Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp. 95-128.
- HUTCHINGS M., 1997. The structure of plant populations. In: *Plant ecology*. Blackwell, Oxford, United Kingdom, pp. 325-358.
- KOZLOWSKI T., PALLARDY S., 1997. *Physiology of woody plants*. Academic Press, San Diego, USA, 411 pp.
- LARA A., DONOSO C., DONOSO P., NUÑEZ P., CAVIERES A., 1998. Normas de manejo para raleo de renovales del tipo forestal roble-raulí-coigüe. En: *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*, Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp. 129-144.
- LARA A., RUTHERFORD P., MONTORY C., BRAN D., PÉREZ A., CLAYTON S., AYESA J., BARRIOS J., GROSS M., IGLESIAS G., 1999. Vegetación de la ecoregión de los Bosques Valdivianos. *Fundación Vida Silvestre Boletín Técnico* 51, 1-29.
- MARTÍNEZ-VELÁSQUEZ A., 1998. Silvicultura práctica en renovales puros y mixtos, y bosques remanentes originales del tipo forestal roble-raulí-coigüe. En: *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*, Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp. 145-175.
- MÜLLER-USING B., SCHLEGEL F., 1981. The development of seedlings of Chilean *Nothofagus* species in a shaded area. *Plant Research and Development* 12, 152-184.
- PEYROU M., 2002. Capacidad fotosintética de plántulas de tres especies del bosque mixto de *Nothofagus* y su relación con el manejo silvícola. Tesis de grado. Universidad Nacional del Comahue. San Carlos de Bariloche. 86 pp.
- RAMÍREZ C., SAN MARTÍN C., OYARZÚN A., FIGUEROA H., 1997. Morpho-ecological study of the South American species of the genus *Nothofagus*. *Plant Ecology* 130, 101-109.
- RAISON R., FLINN D., BROWN A., 2001. Application of criteria and indicators to support sustainable forest management: some key issues. In: *Criteria and indicators for sustainable forest management*. IUFRO Research Series 7, CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom, pp. 5-18.
- READ J., HILL R., 1985. Photosynthetic responses to light of Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rain forest dynamics. *New Phytologist* 101, 731-743.
- RODRÍGUEZ G., 1990. Propagación de *Nothofagus* chilenos por medio de semillas. *Agro-Ciencia* 6(2), 119-122.
- ROSENFELD J., 1972. Desarrollo de la regeneración de raulí (*Nothofagus alpina*) y coigüe (*Nothofagus dombeyi*) bajo diferentes grados de luminosidad. Tesis de grado. Universidad Austral de Chile. Valdivia. 63 pp.
- RUNKLE J., 1992. Guidelines and sample protocol for sampling forest gaps. U.S. Department of Agriculture. Forest Service General Technical Report PNW-GTR-293. Washington, USA, 44 pp.
- SMITH D., LARSON B., KELTY M., ASHTON P., 1997. *The practice of silviculture: applied forest ecology*. Wiley, New York, USA, 537 pp.
- TILMAN D., 1988. *Plant strategies and the dynamic and structure of plant communities*. Princeton University Press. Princeton, USA, 360 pp.
- TULEY G., 1980. *Nothofagus* in Britain. *Forest Record* 122, 1-26.
- VEBLEN T., 1989. *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research* 19, 365-371.
- WEINBERGER P., RAMÍREZ C., 2001. Microclima y regeneración natural de raulí, roble y coigüe (*Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*). *Bosque* 22(1), 11-26.