

# Acumulación y asignación de biomasa en renovales de tres especies de *Nothofagus* en los extremos de un gradiente de luz en claros de un bosque subantártico

A. Dezzotti

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

## Resumen

Los modelos de optimización de la adquisición de recursos y de tolerancia a la sombra proponen que una biomasa aérea proporcionalmente alta contribuye a la persistencia de las plantas en hábitats limitados de luz. En este contexto, se comparó la acumulación y asignación de biomasa en renovales de cuatro años de *Nothofagus dombeyi*, *N. nervosa* y *N. obliqua*, desarrollados en los extremos de un gradiente de luz en claros de un bosque subantártico. La transmitancia lumínica media relativa de verano en el norte y el centro del claro se estimó en 5% y 36%, respectivamente. La biomasa total de los renovales ( $B$ ) aumentó con la mayor disponibilidad de luz. *Nothofagus nervosa* tendió a exhibir la  $B$  mayor en la condición más sombría, probablemente debido a su carácter más umbrófilo. Aunque *N. dombeyi* es una especie de rápido crecimiento, los renovales acumularon menos biomasa que los de *N. nervosa* y de *N. obliqua*, probablemente debido a la menor cantidad de nutrientes de la semilla. En cambio, la biomasa de hojas ( $H$ ) fue similar en las tres especies. Para cada especie, la fracción de biomasa foliar ( $H/B$ ) fue equivalente en ambas condiciones de luz. Este patrón no se ajusta al modelo de asignación óptima: los renovales invirtieron menos en el órgano que limitaría el crecimiento a una baja intensidad de luz. Aunque *N. dombeyi* es considerablemente menos tolerante a la sombra que *N. nervosa* y *N. obliqua*, asignó la mayor cantidad de asimilados a las hojas. Este resultado contradice la hipótesis de la presencia de una biomasa foliar mayor en especies adaptadas a ambientes sombríos. Esta investigación puede mejorar la comprensión de un ecosistema conformado por renovales con respuestas a la luz divergentes, y dependientes de claros espacial y temporalmente heterogéneos.

**Palabras clave:** *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus nervosa*, *Nothofagus obliqua*, transmitancia, Norpatagonia.

## Abstract

### Biomass accumulation and allocation in seedlings of three *Nothofagus* species at the edges of a light gradient in canopy gaps of a Subantarctic forest

Models of optimal partitioning and shade-tolerance propose that a proportional high aerial biomass contributes to plant persistence in light-limited environments. In this context, biomass accumulation and allocation in 4-year saplings of *Nothofagus dombeyi*, *N. nervosa*, and *N. obliqua*, growing at the edges of an irradiance gradient in canopy gaps of a Subantarctic forest, was compared. Within the gap, relative mean light transmittance for summer was 5% in the northern periphery and 36% in the centre. Total saplings biomass ( $B$ ) increased with light availability. *Nothofagus nervosa* tend to exhibit the higher  $B$  under the reduced sunlight of the northern periphery, probably due to its less light-demanding character. Although *N. dombeyi* in the adult stage is a fast-growing species, saplings accumulated less biomass than those of *N. nervosa* and *N. obliqua*, probably influenced by its comparatively lower seed nutrient content. Conversely, leaf biomass ( $H$ ) was equivalent in all species. For each species, leaf mass fraction ( $H/B$ ) was similar in both light conditions. This pattern is not consistent with the prediction based on optimal resource partitioning: plants invested less in the organ that would cause the strongest growth limitation at low irradiance. *Nothofagus dombeyi* allocated more assimilates to leaves compared to *N. nervosa* and *N. obliqua*, despite its extremely light-demanding character. Such a result does not comply with the hypothesis of a proportionally high leaf mass in species adapted to shade. This research may improve the understanding of an ecosystem encompassing trees with divergent light responses, and dependent on spatial and temporarily heterogeneous gaps for regeneration.

**Key words:** *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus nervosa*, *Nothofagus obliqua*, transmittance, Northern Patagonia.

\* Autor para la correspondencia: [dezzotti@infovia.com.ar](mailto:dezzotti@infovia.com.ar)

Recibido: 08-02-07; Aceptado: 20-12-07.

## Introducción

La formación de claros del bosque produce cambios en los recursos y reguladores ambientales, que ejercen un papel clave en la regeneración, la sobrevivencia y el desarrollo de los renovales de las especies arbóreas y en la estructura del ecosistema forestal (Noble y Slatyer, 1980; Bazzaz, 1997). Aunque existe discrepancia sobre los efectos en la disponibilidad de agua y nutrientes en el piso del bosque, luego de la caída de los árboles adultos se produce un aumento en la cantidad y heterogeneidad espacial y temporal de la luz (Chazdon, 1988; Canham *et al.*, 1990). La intensidad del gradiente de luz, desde el centro de una apertura del bosque de gran tamaño hasta el ambiente del bosque cerrado, es función del tamaño, la orientación, la forma, la topografía y la localización latitudinal del claro, y de la estación del año, el tiempo meteorológico y la composición y estructura de la comunidad remanente (Bazzaz, 1997; Smith *et al.*, 1997). Los árboles habrían desarrollado adaptaciones para especializarse en una porción específica de este gradiente ambiental, que explicaría la coexistencia de especies en una comunidad a través de un proceso denominado «división del claro» (Denslow, 1980). La capacidad de persistir prolongadamente en la sombra constituiría una de estas especializaciones, y se atribuye a características fisiológicas, e.g., vinculadas con el punto de compensación de luz, y estructurales, e.g., vinculadas con la asignación de biomasa (Givnish, 1988; Bazzaz, 1997).

La asignación de biomasa se refiere a la distribución relativa de asimilados entre los órganos aéreos y subterráneos de la planta, y representa una medida de la inversión proporcional a diferentes funciones: la hoja a la captura de luz y CO<sub>2</sub>, el tallo a la conducción de asimilados y al soporte, la raíz a la absorción de agua y nutrientes, y la flor, el fruto y la semilla a la reproducción (Bazzaz, 1997). Thornley (1969) propuso el «Modelo de asignación óptima de biomasa», para explicar el significado funcional de las diferencias en la asignación de biomasa entre especies y entre diferentes ambientes dentro de una misma especie. Este modelo asume que los recursos críticos para el crecimiento y desarrollo, por un lado, existen en cantidades limitadas y, por otro lado, que deben asignarse a funciones mutuamente excluyentes. En consecuencia, se produciría un intercambio por el cual la asignación a una estructura y función disminuye necesariamente la asignación a otras (Wilson, 1988; McConnaughay y

Coleman, 1999). Este modelo predice que un individuo exhibirá una plasticidad fenotípica, a través de la cual modificará el patrón de asignación para capturar los recursos limitantes y así maximizar el ajuste a una situación ambiental particular. Por ejemplo, una planta expuesta a luz escasa durante un determinado tiempo desviarán los asimilados preferentemente hacia la producción de tallos y hojas, y en consecuencia, el cociente  $A/R$  ( $A$  = biomasa de tallo y hojas,  $R$  = biomasa de raíz) aumentará, mientras que, sometida a insuficiente cantidad de nutrientes producirá proporcionalmente más raíces, y en consecuencia el cociente  $A/R$  disminuirá (McConnaughay y Coleman, 1999). Aunque en ambientes disímiles, individuos con-específicos tienden a ajustarse a este modelo, el comportamiento no se extiende necesariamente a las comparaciones interespecíficas (DeLucia *et al.*, 1998).

Las especies sudamericanas del género *Nothofagus* (Nothofagaceae) se comportan como intolerantes a la sombra, y dominan los sitios climática o edafológicamente subóptimos y los más fértiles sometidos a perturbaciones periódicas de gran escala (Veblen *et al.*, 1996). En estos últimos sitios, aunque árboles sucesionales tardíos tienden a reemplazar a *Nothofagus*, la alta frecuencia de perturbaciones masivas de las áreas montañosas retrasa la exclusión competitiva (Veblen *et al.*, 1996). Los bosques mixtos de *Nothofagus dombeyi* [(Mirb.) Oerst., coihue] (especie perenne), *Nothofagus nervosa* [(Phil.) Dim. et Mil., raulí] y *Nothofagus obliqua* [(Mirb.) Oerst., roble pellín] (especies deciduas) forman parte del Distrito Valdiviano de los Bosques Templados de Sudamérica. En la Argentina se localizan entre los 39° 29' S y 40° 22' S y los 71° 15' O y 71° 40' O, y hasta los 1.000 m s.n.m (Veblen *et al.*, 1996). Aunque estas tres especies presentan un modo general equivalente de regeneración dependiente de claros de tamaño pequeño, se desempeñan en forma divergente con relación a la luz: de las tres especies, *N. dombeyi* es la más intolerante a la sombra mientras que *N. nervosa* es la más tolerante a la sombra (Aguilera y Fehlandt, 1981; Veblen *et al.*, 1981; Read y Hill, 1985; Grosse, 1988; Veblen, 1989; Ramírez *et al.*, 1997; Weinberger y Ramírez, 2001; Peyrou, 2002).

## Objetivos

El objetivo general de este estudio fue comparar la acumulación y asignación de biomasa de reno-

vales<sup>1</sup> coetáneos sanos de *N. dombeyi*, *N. nervosa* y *N. obliqua*, localizados en los extremos de un gradiente de luz, producido por las aperturas artificiales del bosque. En las latitudes templadas del hemisferio sur, la periferia meridional y el centro de un claro tienden a recibir más radiación, con una composición espectral fotosintéticamente más óptima, que la periferia septentrional, debido a la menor reflexión y absorción de energía por parte de los árboles adyacentes. En consecuencia, a lo largo de un gradiente norte-sur tiende a establecerse un marcado gradiente ambiental (Caham *et al.*, 1990). Los objetivos particulares fueron investigar el ambiente lumínico horizontal y diurno de los claros, seleccionar los dos sectores del claro que presentaban la mayor y menor intensidad media de luz, y analizar la acumulación y asignación de biomasa de las especies de *Nothofagus* localizadas en estos dos sectores con situaciones lumínicas disímiles.

Este estudio analiza los siguientes interrogantes: a) ¿la intensidad lumínica es heterogénea a lo largo del día en los claros artificiales?, b) ¿los renovales de estas especies de *Nothofagus* acumulan biomasa en función de la disponibilidad de luz?, c) ¿existen diferencias interespecíficas en la velocidad de acumulación de biomasa?, d) ¿la asignación de biomasa de los renovales está relacionada con la categorización tradicional de tolerancia a la sombra de estas especies de *Nothofagus*?, e) ¿los renovales de *Nothofagus* exhiben una plasticidad fenotípica en la distribución de asimilados, bajo diferentes condiciones de luz, consistente con el modelo de asignación óptima de biomasa? y f) ¿existe alguna relación entre el patrón de asignación y otros atributos vinculados con el requerimiento lumínico de estas especies (e.g., tamaño y producción de semillas)?

## Material y Métodos

Este estudio se realizó en la ladera sur del cerro Tren Tren (40° 12' S y 71° 26' O, 1.367 m s.n.m., Parque Nacional Lanín, Argentina). El área se caracteriza por un clima templado húmedo con lluvias preferentemente invernales. La temperatura media y la precipitación total anuales son 8,8°C y 2.360 mm, respectivamente, y el viento proviene predominantemente del oeste y noroeste (Dirección Provincial de Bosques de Neuquén, datos no publ.). El relieve es montañoso y

está modelado por la glaciación del Pleistoceno y la actividad tectónica (Mercer, 1976). Los suelos dominantes se clasifican como Andosoles (Ferrer *et al.*, 1990). Los pobladores pertenecen a la Comunidad Mapuche Curruhuinca y se dedican principalmente a la ganadería y a la extracción de madera y leña. El rodal estaba dominado por *N. dombeyi* (*Nd*), *N. nervosa* (*Nn*) y *N. obliqua* (*No*) y se encontraban árboles aislados de *Nothofagus antarctica* [(Forst.) Oerst., ñire], *Lomatia hirsuta* [(Lam.) Diels., Proteaceae, radial] y *Schinus patagonica* [(Phil.) Johnst., Anacardiaceae, laura].

En 1994, a través de cortas de selección en bosque (Smith *et al.*, 1997) se crearon claros artificiales a los que se les colocaron cercados perimetrales para delimitar zonas clausuradas al ganado. La descripción completa de los claros se encuentra en Dezzotti *et al.* (2003). La detección de las diferencias de biomasa de los renovales en función del régimen de luz se basó en el análisis de una muestra grande de plantas, ya que estas diferencias pueden estar enmascaradas por la alta varianza (Runkle *et al.*, 1995). Para ello se eligieron los claros 2, 4, 5 y 6, que contaban con alta densidad de plantas y similares características de tamaño, exposición y forma, y con áreas planas extensas. A estos claros se les determinó la exposición, con brújula, y el índice de forma (*IF*), con cinta métrica y brújula, que correspondió al cociente distancia del eje mayor con dirección este-oeste/distancia del eje mayor con dirección norte-sur. Luego se determinó el tamaño del claro expandido, que correspondió al área delimitada por los troncos de los árboles adultos vivos cuyas copas lo circunscribieron (Runkle, 1992). Para ello, entre estos árboles se midieron la distancia, con cinta métrica, la dirección topográfica, con brújula y la pendiente, con clinómetro. Al claro expandido se lo dividió en los sectores norte, sur, este, oeste y centro mediante la definición de transectas. Con el programa AUTOCAD se elaboró un plano de cada claro al cual se le trazaron dos transectas perpendiculares, una a lo largo del eje mayor con dirección noroeste-suroeste y otra a lo largo del eje mayor con dirección noroeste-sureste. La intersección de las transectas delimitó el centro del claro, cuyo tamaño quedó definido por un polígono interior con lados paralelos al límite del claro expandido y localizado a una distancia de 15 m de sus lados homólogos. El centro se caracterizó por una cobertura aérea de árboles circundantes nula (cielo abierto) y la periferia por una

<sup>1</sup> Plántulas de regeneración sexual o brinjal que provienen de la germinación de una semilla.

cobertura no nula (proyección perpendicular perpendicular a follaje arbóreo).

El estudio del régimen lumínico se basó en mediciones instantáneas e intensivas de la luz de un único claro, debido a limitaciones instrumentales y a la alta heterogeneidad de la variable. Para ello se eligió el claro 6 utilizando como criterios de selección que el cociente entre la distancia del eje mayor este-oeste y la distancia del eje mayor norte-sur sea igual a 1, que la pendiente no fuese mayor a  $10^\circ$ , que la exposición sea preferentemente Sur y que sea accesible. A los fines de este estudio se asumió que el patrón espacial y diurno de la luz del este claro era representativo del de los claros 2, 4 y 5. Al plano del claro 6 se le superpuso una malla cuyas intersecciones correspondieron a la posición sistemática de 67 parcelas de muestreo de  $0,5 \text{ m}^2$  cada una. El número de parcelas fue tal que a lo largo del día la cantidad total de mediciones de luz fuera mayor o igual a 1.000. Al sector norte le correspondieron 15 parcelas, al sur 11, al este 15, al oeste 14 y al centro 12. En días consecutivos y completamente despejados de verano, con un radiómetro digital LI-250 y un sensor cuántico LI-190SA (LI-COR, Inc.) se midió la radiación fotosintéticamente activa (RFA) En cada parcela se realizaron 5 mediciones instantáneas durante la mañana (entre las 9 y las 11), el mediodía (entre las 12 y las 14) y la tarde (entre las 17 y las 19), por encima de la altura de los renovales a aproximadamente  $0,4 \text{ m}$  del suelo ( $67 \text{ parcelas} \times 3 \text{ momentos} \times 5 \text{ repeticiones} = 1.005 \text{ mediciones en total}$ ). Para cada momento y lugar se midió la radiación en una zona adyacente completamente abierta ( $RFA_d$ ) y se calculó la transmitancia relativa  $T_R = (RFA/RFA_d) \times 100$  (Messier *et al.*, 1989).

El estudio del régimen lumínico determinó que el sector norte y el centro del claro presentaron la menor y la mayor intensidad media de radiación, respectivamente. En consecuencia, estos dos sectores se eligieron para analizar el efecto de la luz sobre la acumulación y asignación de biomasa de los renovales. Para el análisis de la edad de los renovales de *Nothofagus* (diámetro a la base del tallo  $< 5 \text{ mm}$ ), se extrajeron de cada especie y en forma aleatoria 30 plantas intactas del norte y 30 del centro de los sectores planos de los claros seleccionados ( $3 \text{ especies} \times 4 \text{ claros} \times 2 \text{ posiciones} \times 30 \text{ renovales} = 720 \text{ renovales en total}$ ). Estas plantas se herborizaron y se les determinó la edad mediante la técnica del conteo de las cicatrices dejadas por las escamas de la yema anual (Puntieri *et al.*, 1998). Cuatro renovales del norte de *N. nervosa* y tres reno-

vales de *N. obliqua* (2 del norte y 1 del centro) se deterioraron durante la herborización. De esta muestra se seleccionó una submuestra para cada especie, conformada por 55 renovales del norte y 55 del centro elegidos al azar ( $3 \text{ especies} \times 2 \text{ posiciones} \times 55 \text{ renovales} = 330 \text{ renovales en total}$ ). Estos renovales se colocaron en una estufa a  $80^\circ\text{C}$  durante 48 h y luego se pesaron por separado, con una balanza digital de  $0,0001 \text{ g}$  de precisión, los componente raíz ( $R$ ), tallo (incluyendo ramas) ( $T$ ) y hojas ( $H$ ).

Posteriormente se calculó la biomasa individual total ( $B = R + T + H$ ) y la biomasa aérea ( $A = T + H$ ). La asignación de biomasa se expresó como el cociente  $A/R$  y como la fracción de biomasa de raíz ( $FBR = R/B$ ), tallo ( $FBT = T/B$ ) y hojas ( $FBH = H/B$ ). El patrón de asignación también se detectó a través de la comparación estadística de la pendiente ( $b_i$ ) de las funciones de ajuste entre los componentes de la biomasa (e.g.,  $A$  contra  $R$ ) y de los valores esperados de asignación derivados de las funciones (e.g.,  $FBH_{est}$ ) (Poorter y Nagel, 2000). La comparación horizontal y diurna de la radiación incidente se llevó a cabo a través de pruebas no paramétricas porque los datos no cumplieron con los supuestos del ANOVA; para las demás comparaciones se utilizaron técnicas paramétricas.

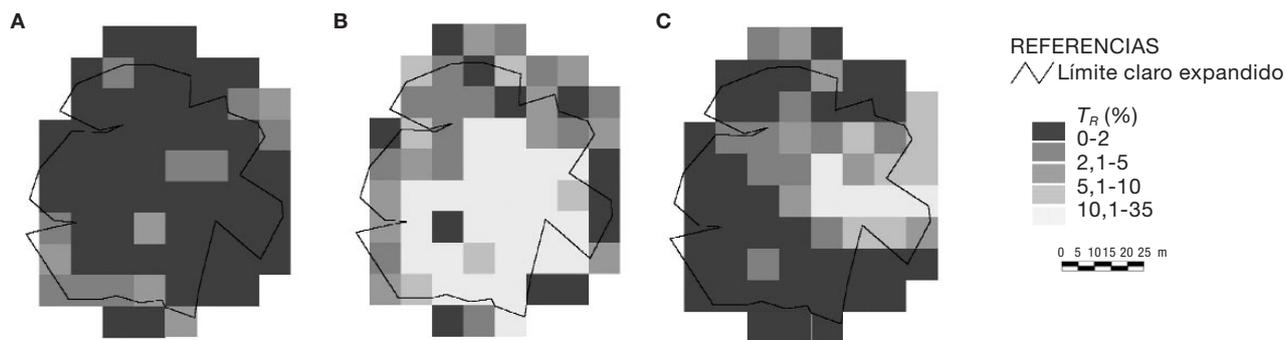
## Resultados

Los claros se localizaron entre los  $1.048$  y  $1.078 \text{ m s.n.m.}$ , se orientaron preferentemente hacia el sur y exhibieron tamaños de entre  $2.022$  y  $4.322 \text{ m}^2$  (Tabla 1). Los claros 2 y 6 fueron uniformes ( $IF \approx 1$ ) mientras que el 4 y 5 se dispusieron a lo largo de una dirección norte-sur ( $IF < 1$ ). En el claro 6, la  $T_R$  media difirió estadísticamente entre momentos (Prueba de Kruskal-Wallis,  $H_3 = 2,2$ ;  $P < 0,0001$ ) y posiciones (Prueba de Kruskal-Wallis,  $H_5 = 47,5$ ;  $P < 0,0001$ ) (Tabla 2, Figs. 1

**Tabla 1.** Características de los claros 2, 4, 5 y 6

Claro	E	P (m)	A ( $\text{m}^2$ )	D (m)		IF
				N-S	E-O	
2	SSE	492	4.322	90,7	90,9	1,0
4	OSO	337	3.373	96,0	82,6	0,9
5	SE	271	2.022	72,3	51,0	0,7
6	SSE	357	2.747	74,0	75,3	1,0

E: exposición. P: perímetro. A: área. D: diámetro máximo. IF: índice de forma.



**Figura 1.** Transmitancia relativa de luz ( $T_R$ ) del claro 6 a la mañana (A), el mediodía (B) y la tarde (C), durante un día despejado de verano. Los cuadrados corresponden a 67 parcelas de 0,5 m<sup>2</sup> utilizadas para la medición de luz.

y 2). A lo largo del día, el centro del claro recibió la cantidad más alta de radiación, especialmente al mediodía, mientras que el norte presentó un ambiente homogéneamente sombrío. El sur recibió una cantidad de luz alta solamente durante la mañana y el mediodía, mientras que a la tarde la luz decreció marcadamente. El este exhibió los niveles de luminosidad más bajos a la mañana y los más altos a la tarde.

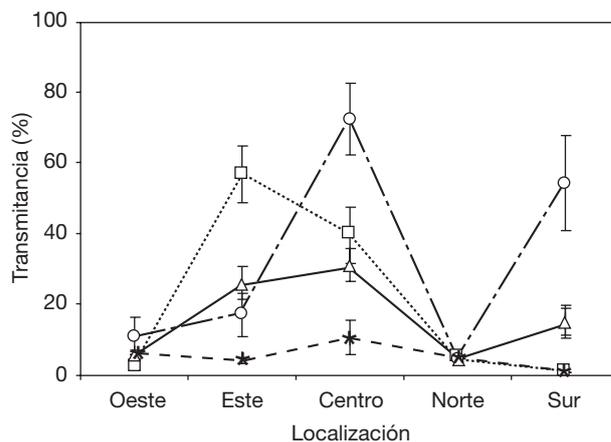
La edad y el tamaño de las plantas dentro de cada posición y de las especies no varió en forma significativa entre los claros (ANOVA,  $P < 0,05$ ). La edad de

**Tabla 2.** Transmitancia de un día despejado de verano en diferentes momentos y posiciones del claro 6

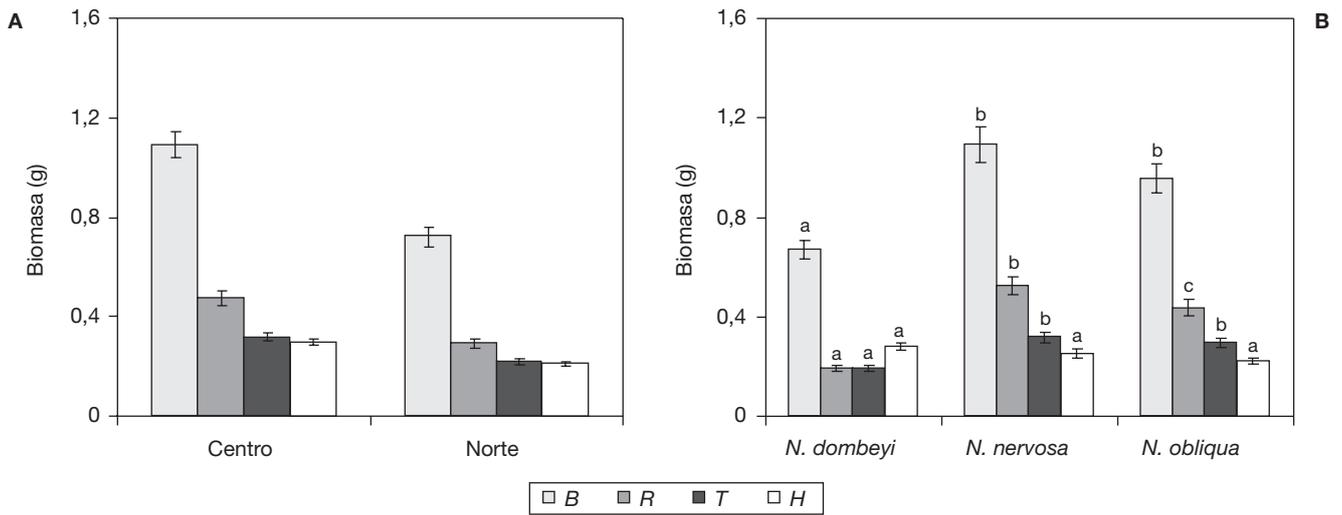
Posición	Estadístico	Transmitancia (%)			
		Mañana	Mediodía	Tarde	Diurna
Norte	Media	5,0	4,8	4,6	4,8
	EE	0,6	1,1	1,2	0,6
	n	75	75	75	225
Sur	Media	15,1	54,4	0,9	20,0
	EE	4,5	13,5	0,1	4,7
	n	55	55	55	165
Este	Media	4,2	17,1	56,9	26,1
	EE	0,5	6,2	8,1	4,5
	n	75	75	75	225
Oeste	Media	6,1	11,1	2,1	6,1
	EE	0,3	5,3	0,2	1,6
	n	70	70	70	210
Centro	Media	10,6	72,4	39,5	36,0
	EE	4,7	10,1	8,1	5,3
	n	60	60	60	180
	Media	20,2	32,7	12,7	18,2
	EE	2,7	4,6	2,9	1,8
	n	335	335	335	1.005

EE: error estándar. n: número de muestras.

los renovales de *N. dombeyi*, *N. nervosa* y *N. obliqua* se estimaron en 3,8 (EE = 0,05, n = 240); 4,0 (EE = 0,05, n = 236) y 3,9 años (EE = 0,05, n = 237), respectivamente; estos valores no difirieron estadísticamente entre sí (ANOVA,  $F_{2,710} = 5,16$ ;  $P = 0,056$ ). El análisis conjunto de las tres especies indicó que los renovales del centro del claro acumularon estadísticamente más biomasa que los del norte (Fig. 3). El análisis conjunto de ambas posiciones reveló diferencias significativas de la biomasa entre especies (Prueba de LSD,  $P < 0,0001$ ). Sin embargo, la  $H_{Nd}$  fue significativamente mayor que la  $H_{Nn}$  y  $H_{No}$  (Prueba de LSD,  $P = 0,0266$ ) (Fig. 3). La acumulación de biomasa exhibió una plasticidad fenotípica equivalente con relación a la posición: en to-



**Figura 2.** Transmitancia relativa de luz ( $T_R$ ) a la mañana (línea rayada, asteriscos), el mediodía (línea punteada y rayada, círculos), la tarde (línea punteada, cuadrados) y promedio diurno (línea continua, triángulos), durante un día despejado de verano en las posiciones del claro 6. Las barras verticales representan el error estándar de la media para  $n = 20$ . La  $T_R$  difiere significativamente entre posiciones en un momento del día, y entre momentos del día dentro de una posición (Prueba de Kruskal-Wallis,  $P < 0,01$ ).



**Figura 3.** Biomasa total ( $B$ ), de raíz ( $R$ ), tallo ( $T$ ) y hojas ( $H$ ) en los renovales de *Nothofagus*, de acuerdo a la posición en los claros (A) y a las especies (B). Las barras verticales representan el error estándar de la media. En todos los casos, la biomasa difiere significativamente entre posiciones (ANOVA,  $P < 0,01$ ;  $n = 165$ ). Letras desiguales indican diferencias significativas de medias entre especies (Prueba de LSD,  $P < 0,01$ ;  $n = 110$ ).

das las especies, la  $B_{\text{centro}}$  fue entre 1,4 y 1,6 veces mayor a la  $B_{\text{norte}}$ . Cuando se analizaron por separado los órganos de la planta, las diferencias del centro con relación al norte fueron entre 1,3 (la  $H_{Nd}$  y  $H_{No}$ ) y 1,8 (la  $R_{No}$ ) veces mayores (Tabla 3).

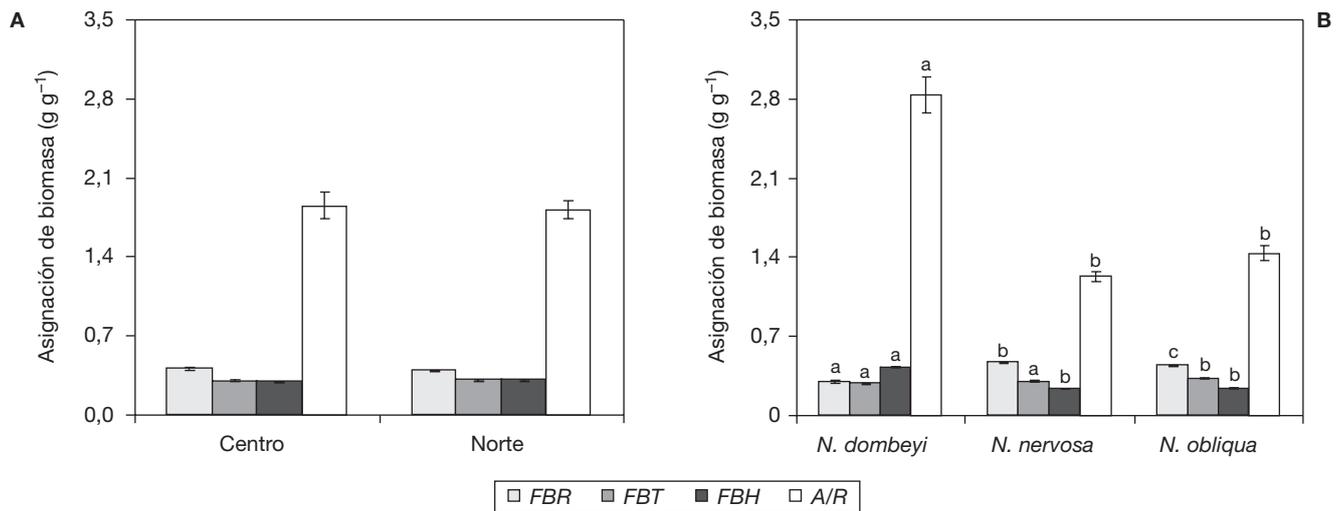
La asignación media de biomasa no se diferenció estadísticamente con respecto a la posición de los re-

novales de las tres especies analizadas simultáneamente. Por una parte, el  $A/R_{\text{centro}}$  fue 1,85 mientras que el  $A/R_{\text{norte}}$  fue 1,81 (ANOVA,  $F_{1,328} = 0,07$ ;  $P = 0,7977$ ). Por otra parte, la  $FBH_{\text{centro}}$  fue 0,29 mientras que la  $FBH_{\text{norte}}$  fue 0,30 (ANOVA,  $F_{1,328} = 1,03$ ;  $P = 0,3106$ ) (Fig. 4). Sin embargo, el valor de la pendiente ( $b_1$ ) de la función de ajuste lineal simple entre la biomasa de

**Tabla 3.** Biomasa total ( $B$ ), de raíz ( $R$ ), tallo ( $T$ ) y hojas ( $H$ ), fracción de biomasa de raíz ( $FBR$ ), tallo ( $FBT$ ) y hojas ( $FBH$ ), y cociente  $A/R$  en los renovales de *Nothofagus* localizados en el centro y el norte de los claros

Especie	Posición	Biomasa (g)				Asignación de biomasa ( $\text{g g}^{-1}$ )			
		$B$	$R$	$T$	$H$	$FBR$	$FBT$	$FBH$	$A/R$
<i>N. dombeyi</i>	Centro	0,78 (0,05) <sup>aA</sup>	0,22 (0,02) <sup>aA</sup>	0,24 (0,02) <sup>aA</sup>	0,32 (0,02) <sup>aA</sup>	0,29 (0,02) <sup>aA</sup>	0,30 (0,01) <sup>aA</sup>	0,41 (0,01) <sup>aA</sup>	3,06 (0,27) <sup>aA</sup>
	Norte	0,56 (0,05) <sup>bA</sup>	0,17 (0,02) <sup>aA</sup>	0,15 (0,01) <sup>bA</sup>	0,25 (0,02) <sup>bA</sup>	0,30 (0,01) <sup>aA</sup>	0,27 (0,01) <sup>bA</sup>	0,44 (0,01) <sup>aA</sup>	2,60 (0,15) <sup>aA</sup>
<i>N. nervosa</i>	Centro	1,35 (0,10) <sup>aB</sup>	0,65 (0,06) <sup>aB</sup>	0,38 (0,03) <sup>aB</sup>	0,32 (0,03) <sup>aA</sup>	0,41 (0,01) <sup>aB</sup>	0,29 (0,01) <sup>aA</sup>	0,24 (0,01) <sup>aB</sup>	1,20 (0,06) <sup>aB</sup>
	Norte	0,84 (0,09) <sup>bB</sup>	0,40 (0,04) <sup>bB</sup>	0,26 (0,03) <sup>bB</sup>	0,19 (0,02) <sup>bA</sup>	0,46 (0,01) <sup>aB</sup>	0,31 (0,01) <sup>aB</sup>	0,23 (0,01) <sup>aB</sup>	1,26 (0,06) <sup>aB</sup>
<i>N. obliqua</i>	Centro	1,15 (0,09) <sup>aB</sup>	0,56 (0,06) <sup>aB</sup>	0,34 (0,03) <sup>aB</sup>	0,25 (0,02) <sup>aB</sup>	0,46 (0,02) <sup>aB</sup>	0,31 (0,01) <sup>aA</sup>	0,23 (0,01) <sup>aB</sup>	1,29 (0,08) <sup>aB</sup>
	Norte	0,76 (0,06) <sup>bB</sup>	0,31 (0,02) <sup>bC</sup>	0,25 (0,02) <sup>bB</sup>	0,20 (0,02) <sup>bA</sup>	0,41 (0,01) <sup>bC</sup>	0,34 (0,01) <sup>aC</sup>	0,25 (0,01) <sup>aB</sup>	1,58 (0,10) <sup>bC</sup>

Se indica la media (error estándar) para  $n = 55$ . Letras minúsculas y mayúsculas desiguales indican diferencias significativas de medias entre posiciones dentro de las especies (ANOVA,  $P < 0,01$ ) y entre especies dentro de las posiciones (Prueba de LSD,  $P < 0,01$ ), respectivamente.



**Figura 4.** Fracción de biomasa de raíz (*FBR*), tallo (*FBT*) y hojas (*FBH*), y cociente biomasa aérea/biomasa de raíz (*A/R*) en los renovales de *Nothofagus*, con relación a la posición en los claros (A) y a las especies (B). Las barras verticales representan el error estándar de la media. En ningún caso la asignación difiere significativamente entre posiciones (ANOVA,  $P \geq 0,01$ ;  $n = 165$ ). Letras desiguales indican diferencias significativas de medias entre especies (Prueba de LSD,  $P < 0,01$ ;  $n = 110$ ).

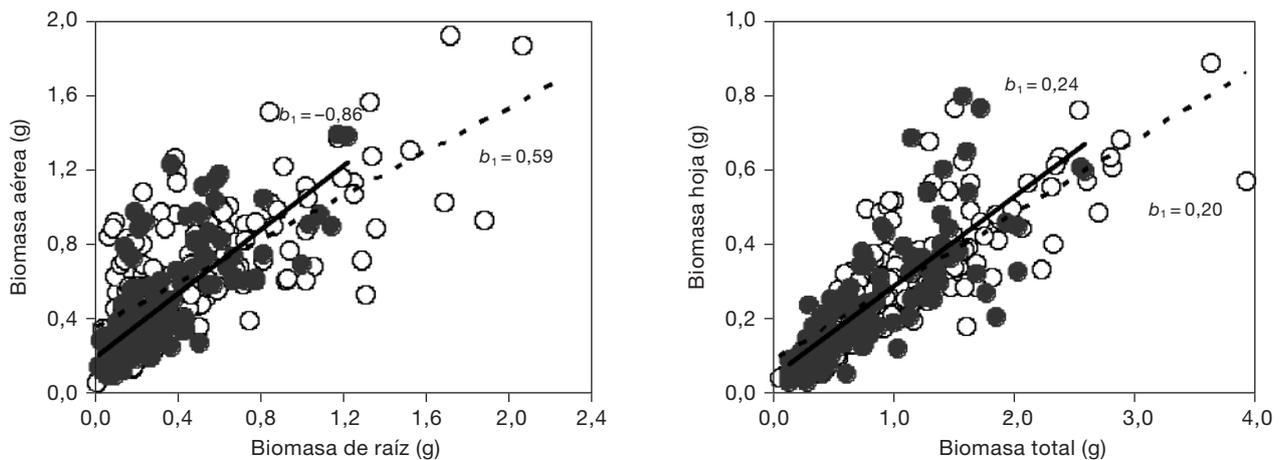
los diferentes órganos reflejó diferencias de asignación de asimilados con relación a la posición de las plantas (Tabla 4, Fig. 5). Por un lado, a una determinada *R* le correspondió una *A* mayor a las plantas localizadas en el norte que a las del centro de los

claros (ANOVA,  $F_{1,1,1} = 10,93$ ;  $P = 0,0011$ ). Por otro lado, a una determinada *B* le correspondió una *H* levemente mayor a las plantas localizadas en el norte que a las del centro de los claros (ANOVA,  $F_{1,1,1} = 5,97$ ;  $P = 0,0151$ ).

**Tabla 4.** Parámetros de las funciones de ajuste lineal entre la biomasa aérea (*A*) y de raíz (*R*) y entre la biomasa total (*B*) y de hoja (*H*) (en g)

	$A = b_0 + b_1 R$						$H = b_0 + b_1 B$					
	$b_0$	$b_1$	$A/R_{est}$	$R^2$	n		$b_0$	$b_1$	$FBH_{est}$	$R^2$	n	
Posición												
Centro	0,333	0,592	0,60	0,491	165	a	0,082	0,197	0,20	0,641	165	a
Norte	0,177	0,858	0,86	0,562	165	b	0,035	0,242	0,24	0,646	165	b
Especie												
<i>N. dombeyi</i>	0,190	1,497	1,50	0,433	110	a	0,005	0,419	0,42	0,880	110	a
<i>N. nervosa</i>	0,142	0,815	0,82	0,736	110	b	0,004	0,228	0,23	0,896	110	b
<i>N. obliqua</i>	0,235	0,648	0,65	0,555	110	b	0,033	0,200	0,20	0,743	110	b
<i>N. dombeyi</i>												
Centro	0,280	1,307	1,31	0,302	55	a	0,012	0,395	0,40	0,827	55	a
Norte	0,137	1,517	1,52	0,576	55	a	-0,009	0,456	0,46	0,938	55	a
<i>N. nervosa</i>												
Centro	0,212	0,744	0,75	0,665	55	a	0,000	0,238	0,24	0,910	55	a
Norte	0,093	0,876	0,88	0,779	55	a	0,018	0,200	0,20	0,849	55	a
<i>N. obliqua</i>												
Centro	0,252	0,593	0,60	0,638	55	a	0,056	0,167	0,17	0,779	55	a
Norte	0,118	1,065	1,07	0,476	55	b	-0,048	0,324	0,32	0,862	55	b

Se indica el intercepto ( $b_0$ ), la pendiente ( $b_1$ ), el coeficiente de determinación ( $R^2$ ), el número de muestras (n) y la asignación estimada [ $A/R_{est}$  y  $FBH_{est}$  ( $= H/B$ )]. Letras desiguales indican diferencias significativas de  $b_1$  entre especies o posiciones (ANOVA,  $P < 0,01$ ).



**Figura 5.** Relación lineal entre la biomasa de los órganos de *Nothofagus* localizados en el centro (círculos blancos, línea discontinua) y norte de los claros (círculos negros, línea continua). La pendiente ( $b_1$ ) difiere significativamente entre posiciones (ANOVA,  $P < 0,01$ ;  $n = 165$ ).

En general, no se observó ninguna respuesta intraespecífica de la asignación de biomasa a la posición de los renovales (Tabla 3). Sólo los renovales de *N. obliqua* del norte asignaron significativamente más biomasa a la parte aérea alcanzando, en consecuencia, un  $A/R_{No,norte}$  levemente mayor (ANOVA,  $F_{1,108} = 5,12$ ;  $P = 0,0256$ ) y una  $FBR_{No,norte}$  levemente menor en comparación con  $A/R_{No,centro}$  y  $FBR_{No,centro}$  (ANOVA,  $F_{1,326} = 6,25$ ;  $P = 0,0139$ ). Sin embargo, la  $FBH_{No,centro}$  no se diferenció estadísticamente de la  $FBH_{No,norte}$  (ANOVA,  $F_{1,108} = 2,57$ ;  $P = 0,1118$ ) (Tabla 3). En general, la comparación de las rectas de regresión entre los diferentes componentes de la biomasa tampoco reflejó diferencias de asignación de asimilados entre posiciones (Tabla 4, Fig. 6). Por ejemplo, en *N. dombeyi* las pendientes de las funciones lineales entre la biomasa aérea y la de raíz de las plantas del norte y las del centro no se diferenciaron entre sí (ANOVA,  $F_{1,1,1} = 0,41$ ;  $P = 0,5255$ ). Sin embargo, a los renovales de *N. obliqua* del norte les correspondió una  $A$  mayor para una determinada  $R$  en comparación con los del centro (ANOVA,  $F_{1,1,1} = 8,51$ ;  $P = 0,0043$ ), y una  $H$  mayor para una determinada  $B$  en comparación con los del centro (ANOVA,  $F_{1,1,1} = 49,87$ ;  $P < 0,0001$ ) (Tabla 4, Fig. 6).

El análisis simultáneo de ambas posiciones indicó que *N. dombeyi* asignó 2,1 veces significativamente más biomasa a los órganos aéreos que a la raíz, en comparación con *N. obliqua* y *N. nervosa* (Prueba de LSD,  $P < 0,0001$ ) (Fig. 4). Además, este análisis determinó que *N. dombeyi* asignó la menor biomasa a la raíz en comparación con *N. obliqua* y *N. nervosa* (Prueba de LSD,  $P < 0,0001$ ). El análisis de las rectas de regresión también reflejó di-

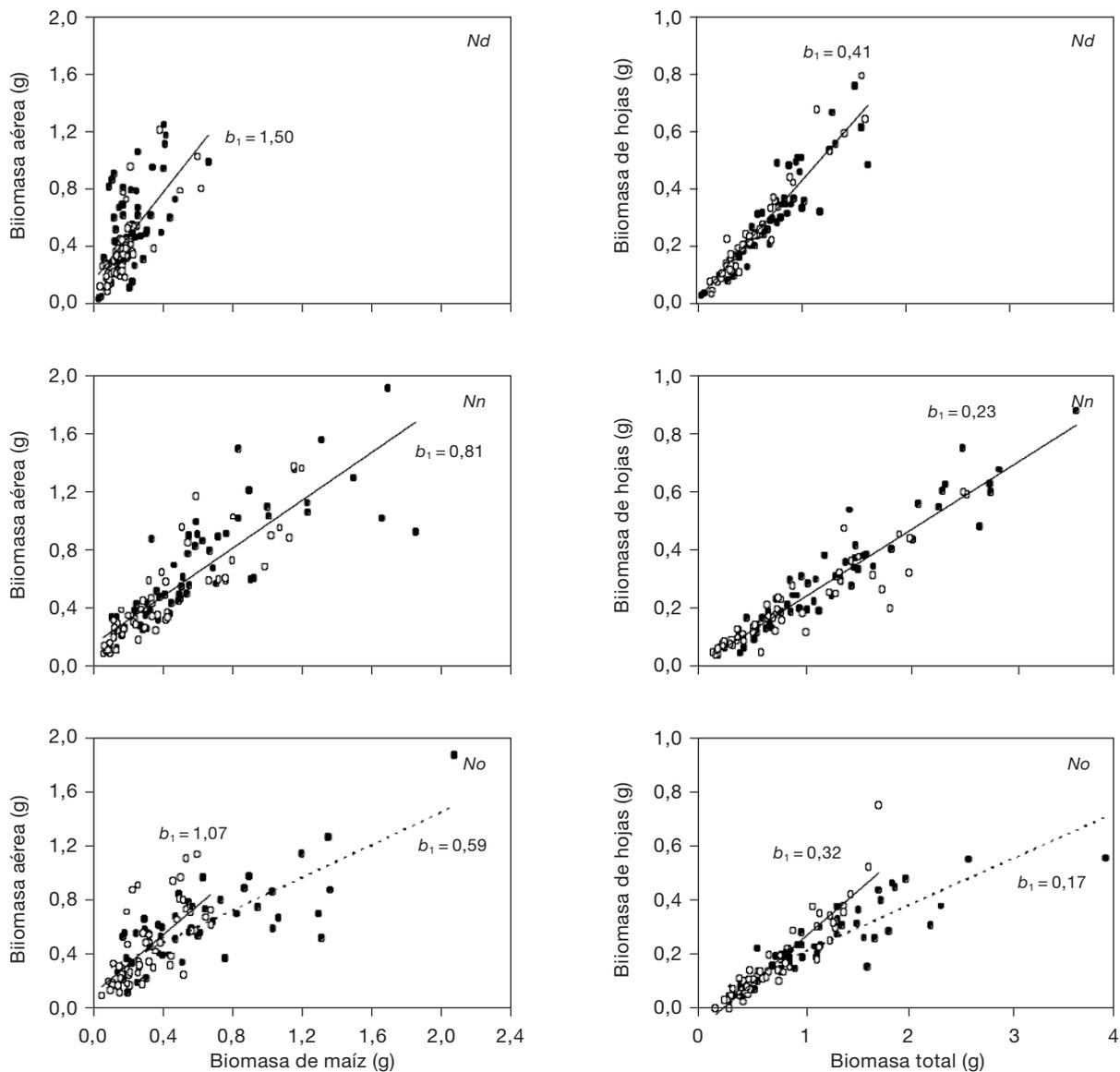
ferencias de asignación de asimilados entre especies (Fig. 7). Por una parte, a una determinada  $R$  le correspondió una  $A$  mayor a *N. dombeyi* que a *N. nervosa* y a *N. obliqua* (ANOVA,  $F_{1,1,1} = 21,31$ ;  $P < 0,0001$ ). Por otra parte, a una determinada  $B$  le correspondió una  $H$  mayor a *N. dombeyi* que a *N. nervosa* y *N. obliqua* (ANOVA,  $F_{1,1,1} = 130,2$ ;  $P < 0,0001$ ) (Tabla 4).

## Discusión

### Acumulación de biomasa

La radiación incidente en el claro 6 se comportó previsiblemente con el momento y la posición de las mediciones. El aumento de la radiación en el centro del claro habría promovido en los renovales una acumulación de biomasa 1,5 veces mayor que la de los renovales de los micrositios más sombríos del norte. Este crecimiento más rápido bajo una luminosidad equivalente a la del centro ha sido citado previamente. Por ejemplo, en condiciones de vivero con humedad adecuada, estos renovales de *Nothofagus* sometidos a una  $T_R$  intermedia mostraron una biomasa y un tamaño mayores en comparación con aquellos que estaban en lugares completamente abiertos ( $T_R = 100\%$ ) o cerrados ( $T_R = 3\%$ ) (Aguilera y Fehlandt, 1981; Müller-Using y Schlegel, 1981; Grosse y Bourke, 1988).

Aunque en ambas condiciones de luz, *N. dombeyi* creció a una velocidad menor en comparación con la de las demás especies, el estadio adulto presenta una de las mayores tasas de crecimiento observadas en el género

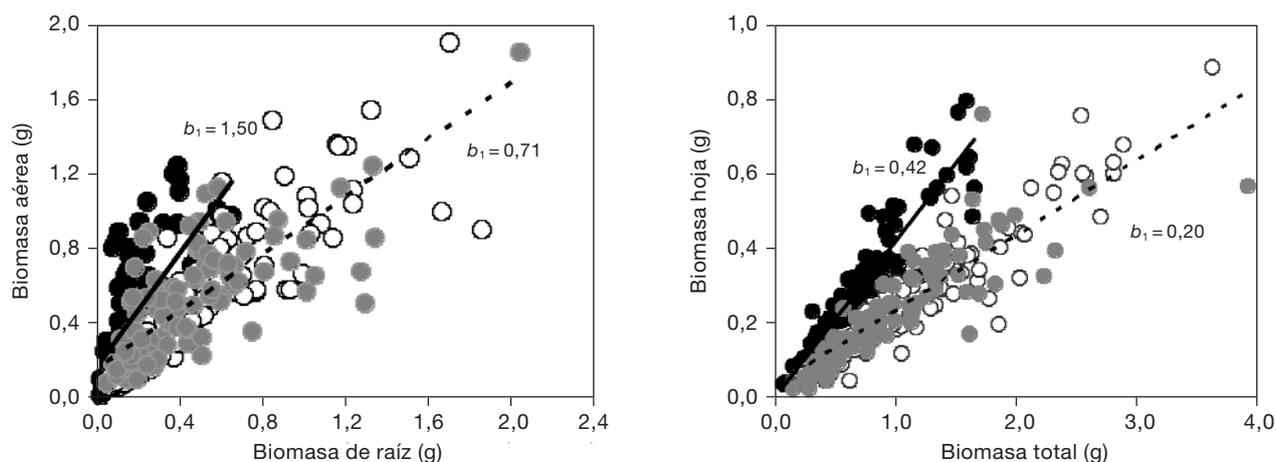


**Figura 6.** Relación lineal entre la biomasa de los órganos de *N. dombeyi* (Nd), *N. nervosa* (Nn) y *N. obliqua* (No) localizados en el centro (círculos negros) y norte de los claros (círculos blancos). Para Nd y Nn, la pendiente ( $b_1$ ) de la recta (línea continua) no difiere significativamente entre posiciones (ANOVA,  $P \geq 0,01$ ;  $n = 55$ ), mientras que para No,  $b_1$  del norte (línea de rayas) difiere significativamente de la del centro (línea de puntos) (ANOVA,  $P < 0,01$ ;  $n = 55$ ).

(Tuley, 1980; Chauchard *et al.*, 2001). El crecimiento temprano más lento de *N. dombeyi* fue citado previamente (Müller-Using y Schlegel, 1981; Smulders, 1988; Donoso *et al.*, 1991a, 1991b; Dezzotti *et al.*, 2004). Müller-Using y Schlegel (1981) han adjudicado este fenómeno al menor contenido de nutrientes de la semilla, cuyo peso es aproximadamente un 75% y 84% menor al peso de la de *N. obliqua* y *N. nervosa*, respectivamente (Rodríguez, 1990). En general, las semillas más livianas tienen menos nutrientes, que determina un desempeño pre-fotosintético y ulterior más lento de los reno-

valos (Müller-Using y Schlegel, 1981). Durante la etapa temprana de desarrollo la cantidad de luz tendría un papel menos importante que el de las etapas posteriores (Müller-Using y Schlegel, 1981).

En las condiciones más sombrías del norte de los claros, *N. nervosa* tendió a exhibir el mejor desempeño comparado con el de *N. dombeyi* y *N. obliqua*. Respuestas equivalentes, que reflejan el carácter más umbrófilo de *N. nervosa*, han sido publicadas previamente. Peyrou (2002) indicó que *N. nervosa* mostró la mayor sobrevivencia de las tres especies en un tratamiento con



**Figura 7.** Relación lineal entre la biomasa de los órganos de *N. dombeyi* (*Nd*, círculos negros), *N. nervosa* (*Nn*, círculos blancos) y *N. obliqua* (*No*, círculos grises). La pendiente ( $b_1$ ) de *Nd* (línea continua) difiere de la de *Nn* y la de *No* (línea discontinua) (ANOVA,  $P < 0,01$ ;  $n = 110$ )

un 20% de  $T_R$ . Grosse (1988) señaló que en experimentos con una  $T_R$  igual a 36 %, los renovales de *N. nervosa* crecieron más rápidamente que los de *N. obliqua*, aunque esta tendencia se invirtió con una  $T_R$  igual a 64%. Müller-Using y Schlegel (1981) publicaron un resultado similar para renovales sometidos a tres niveles de luminosidad. Guerra (1986) indicó un resultado semejante cuando comparó el crecimiento en altura de renovales de ambas especies, en una condición de sombra intermedia. A su vez, los renovales de *N. nervosa* son más tolerantes a la sombra que los de *N. dombeyi* (Espinoza, 1972; Rosenfeld, 1972; Grosse, 1988). En poblaciones naturales, *N. nervosa* tiende a exhibir una distribución de tamaños asimétrica hacia la izquierda, debido a la presencia de individuos pequeños debajo de las copas del bosque, mientras que la distribución de *N. obliqua* y de *N. dombeyi* tiende a ser normal (Donoso, 1993).

### Asignación de biomasa

Con las tres especies tratadas conjuntamente, en general la fracción de biomasa y la pendiente de la función de ajuste reflejaron la ausencia de diferencias de la asignación con relación a la luz. Sólo el patrón de asignación de *N. obliqua* fue consistente con las predicciones basadas en el modelo de asignación óptima de biomasa: los renovales invirtieron más en las hojas que constituirían los órganos que limitan el crecimiento con una baja intensidad de luz. Para *N. dombeyi* y *N. nervosa*, el  $A/R$  y la  $FBH$  se mantuvieron relativamente constantes en ambas condiciones de luz. Sin embar-

go, en renovales de dos años de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. nervosa*, Read y Hill (1985) encontraron respuestas fisiológicas plásticas en condiciones de luz y sombra, compatibles con la asignación óptima. Aunque en la literatura existen diferentes resultados, el meta-análisis estadístico de Poorter y Nagel (2000) indicó que la  $FBH$  de plantas herbáceas y renovales leñosos tiende a decrecer con el aumento de la luz.

Givnish (1988), entre otros, propuso que las especies adaptadas a hábitats sombríos presentarían valores altos de  $A/R$  y biomasa foliar, que maximizarían la absorción de luz y la asimilación de carbono. Sin embargo, los resultados presentados aquí contradicen esta predicción: aunque *N. nervosa* ( $A/R = 1,23$ ,  $FBH = 0,24$ ) y, en menor medida, *N. obliqua* ( $A/R = 1,43$ ,  $FBH = 0,24$ ) son más tolerantes a la sombra que *N. dombeyi* ( $A/R = 2,83$ ,  $FBH = 0,42$ ), asignaron la menor cantidad de biomasa a los órganos aéreos. Respuestas similares de renovales de los árboles tropicales y templados más umbrófilos han sido interpretadas como una estrategia de sobrevivencia bajo las copas cerradas del bosque, más que como una estrategia de crecimiento (DeLucia *et al.*, 1998).

Los patrones de asignación de los renovales observados en este estudio se pueden relacionar con al menos dos estrategias diferentes de desarrollo, representadas por la de *N. dombeyi* y la de *N. nervosa*. La menor tolerancia a la sombra de *N. dombeyi* es consistente con los valores más altos de punto de compensación de luz ( $PCL$ ), de respiración oscura ( $R_{osc}$ ), de asimilación máxima ( $A_{máx}$ ) y de requerimiento lumínico de germinación ( $LG$ ), y con la menor eficiencia fotosintética ( $EF$ ) (Tabla 5). La mayor capacidad de *N. dom-*

**Tabla 5.** Características de las tres especies de *Nothofagus*

Característica	<i>N. dombeyi</i>	<i>N. nervosa</i>	<i>N. obliqua</i>
Tipo y textura hoja <sup>a</sup>	Perenne y coriácea	Decidua y cartácea	Decidua y cartácea
Tamaño hoja (cm <sup>2</sup> ) <sup>b</sup>	1,8	6,6	4,7
AFE (cm <sup>2</sup> /g)	137-316 <sup>c</sup>	338-417 <sup>c</sup> ; 418 <sup>d</sup>	228-442 <sup>c</sup> ; 366 <sup>d</sup>
AF (cm <sup>2</sup> ind <sup>-1</sup> )	64,1 <sup>c</sup> ; 39,1 <sup>b</sup>	100,6 <sup>c</sup> ; 113,5 <sup>b</sup>	78,9 <sup>c</sup> ; 135,4 <sup>b</sup>
RAF (cm <sup>2</sup> /g)	58-134	79-98	54-104
Peso fruto (mg) <sup>g</sup>	0,6-4,4	3,8-13,3	6,2-24,4
Producción frutos (n <sup>o</sup> ind <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup> ) <sup>h</sup>	560.100 [65,3; 78,3]	22.800 [3,9; 7,4]	267.400 [30,7; 14,4]
$L_A/L_R$ <sup>c</sup>	1,8	1,2	1,5
Dispersión anemocora <sup>i</sup>	Mayor	Menor	Intermedia
Sanidad (%) <sup>j</sup>	71,2	56,3	49,8
Reproducción vegetativa	No	Sí	Sí
Clorofila (g 10 <sup>-5</sup> cm <sup>-2</sup> )	4,9	2,7	3,6
PCL (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	17 <sup>c</sup> ; 92 <sup>d</sup>	9 <sup>c</sup> ; 40 <sup>d</sup>	16 <sup>c</sup> ; 81 <sup>d</sup>
EF (μmol μmol <sup>-1</sup> ) <sup>d</sup>	0,018	0,027	0,019
Amáx (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ) <sup>d</sup>	6,6	6,0	6,7
Rosc (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ) <sup>c</sup>	1,1	0,6	0,9
LGk (%)	3,9	3,1	2,2

*AFE*: área foliar específica. *AF*: área foliar. *PCL*: punto de compensación de luz. *EF*: eficiencia fotosintética. *A<sub>máx</sub>*: asimilación neta máxima. *R<sub>osc</sub>*: tasa de respiración oscura. *LG*: intensidad mínima de luz para germinar.  $L_A/L_R$ : largo tallo/largo raíz. s/d: sin datos. <sup>a</sup>Romero (1980). <sup>b</sup>Datos para renovales de 2 años a 40%  $T_R$  (Müller-Using y Schlegel, 1981). <sup>c</sup>Promedio de tratamientos de luz y sombra (Read y Hill, 1985). <sup>d</sup>Datos de tratamientos con 50%  $T_R$  (Peyrou, 2002). <sup>e</sup>Datos de renovales de 4 años de Tren Tren; los valores difieren entre sí (Prueba de Kruskal-Wallis,  $P < 0,05$ ) (Dezzotti *et al.*, 2001). <sup>f</sup> $RAF = FBH \times AFE$ ; estimaciones basadas en Read y Hill (1985), Peyrou (2002) y en este trabajo. <sup>g</sup>Burschel *et al.* (1976), Donoso y Cabello (1978), Ordóñez (1987), Rodríguez (1990), Marchelli y Gallo (1999) y Dezzotti *et al.* (2001). <sup>h</sup>Datos de 5 estaciones de muestreo medidas en 2001 y 2002; entre corchetes, porcentaje con respecto al total de frutos producidos en cada temporada (Dezzotti *et al.*, 2001). <sup>i</sup>Burschel *et al.* (1976) y Veblen *et al.* (1996). <sup>j</sup>Se refiere a la cantidad de renovales sanos (Dezzotti *et al.*, 2001). <sup>k</sup>Espinoza (1972).

*beiyi* de colonizar claros a través de un crecimiento rápido es consistente con la asignación prioritaria a la producción de hojas y con una alta concentración de clorofila (*FBH* alta), que maximizaría la fotosíntesis, y del crecimiento en altura (cociente largo tallo/largo raíz ( $L_A/L_R$ ) alto). Esta estrategia oportunista también estaría asociada a una mayor resistencia al ataque de herbívoros y patógenos, vinculada con la textura coriácea de la hoja y al área foliar específica (*AFE*) más baja, y al frío y la desecación, por una mayor concentración de determinados metabolitos y aminoácidos en la hoja (Alberdi, 1996). Los frutos pequeños y producidos abundantemente representarían una adaptación para aumentar la dispersión anemócora y la oportunidad de encontrar sitios abiertos y más luminosos.

En cambio, la mayor tolerancia a la sombra de *N. nervosa* es congruente con los valores más bajos de *R<sub>osc</sub>*, *PCL*, *LG* y *A<sub>máx</sub>*, y con la alta *EF* (Tabla 5). El mantenimiento de una gran cantidad de hojas grandes y delgadas (*AFE* y *AF* altas) constituiría una adaptación para favorecer la fijación de carbono, y en consecuencia la persistencia y el crecimiento, en las condiciones más sombrías del sotobosque. La menor *FBH*

observada en esta especie se compensaría con la mayor *AFE*, resultando en un radio de área foliar ( $= RAF = FBH \times FE$ ), que representa la superficie foliar por unidad de peso de la planta, relativamente alto. En *N. nervosa*, el mayor tamaño y peso del fruto representaría un aumento del contenido de nutrientes de la semilla y de la probabilidad que ésta se deposite bajo las copas cerradas del bosque; ambos efectos constituirían un beneficio para renovales que se caracterizan por un menor requerimiento lumínico para la germinación y el desarrollo. La capacidad de propagación vegetativa de *N. nervosa*, a través de los brotes de cepa, representa una adaptación para re-ocupar un sitio más rápidamente después de perturbaciones de baja intensidad y escala (e.g., caída de un árbol individual o de un grupo de árboles), sólo posible en aquellas especies que toleran niveles de luz más restringidos.

## Conclusiones

En este trabajo se detectaron diferencias en la asignación de biomasa entre posiciones y especies, que re-

flejarían principalmente los efectos de la irradiación sobre plantas con temperamentos diferentes. La fase de desarrollo y el estado de conservación de las plantas permitió desprestigiar los efectos de la herbivoría y la competencia entre renovales por recursos aéreos y subterráneos. Sin embargo, la baja proporción de la varianza total, que en algunos casos explican los modelos de regresión utilizados, indicaría la influencia de otros factores microambientales. Publicaciones previas mostraron relaciones entre los patrones de asignación de biomasa y las propiedades del suelo (e.g., humedad, temperatura y nutrientes) y el aire (e.g., CO<sub>2</sub>) (Wilson, 1988; Poorter y Nagel, 2000). En este estudio no se analizó el papel de esas condiciones y recursos sobre el desempeño de los renovales, ni tampoco el posible efecto de la translocación sobre la asignación de biomasa, principalmente en las especies de hojas deciduas *N. obliqua* y *N. nervosa*. Sin embargo, esos análisis contribuirán a una interpretación más completa del comportamiento de las tres especies y proveerán más herramientas para promover la conservación y el manejo de este ecosistema.

## Agradecimientos

Este estudio contó con la colaboración de R. Sbrancia, M. Rodríguez-Arias, D. Roat, A. Parisi, A. Rabino, V. Fontana y S. Goicoechea, la Comunidad Mapuche Curruhuinca y el Departamento Forestal del Parque Nacional Lanín, y con el financiamiento de la Universidad Nacional del Comahue y The International Foundation of Science. La lectura crítica de los revisores de la revista contribuyó a mejorar sustancialmente este manuscrito.

## Referencias bibliográficas

- AGUILERA L., FEHLANDT A., 1981. Desarrollo inicial de *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Bl. bajo tres grados de sombra. Tesis de grado. Universidad Austral de Chile.
- ALBERDI M., 1996. Ecofisiología de especies leñosas de los bosques higrófilos templados de Chile: resistencia a la sequía y bajas temperaturas. En: Ecología de los bosques nativos de Chile (Armesto J., Villagrán C., Kalin Arroyo M., eds). Editorial Universitaria, Santiago, Chile. pp. 279-300.
- BAZZAZ F., 1997. Allocation of resources in plants: state of the science and critical questions. En: Plant resource allocation (Bazzaz F., Grace J., eds). Academic Press, New York, USA. pp. 1-37.
- BURSCHEL P., GALLEGOS C., MARTÍNEZ O., MOLL W., 1976. Composición y dinámica regenerativa de un bosque virgen mixto de raulí y coigüe. *Bosque* 1, 55-74.
- CANHAM C., DENSLOW J., PLATT W., RUNKLE J., SPIEST T., WHITE P., 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can J For Res* 20, 620-631.
- CHAUCHARD L., SBRANCIA R., RABINO A., GONZÁLEZ PEÑALBA M., MARESCA L., 2001. Modelos de crecimiento diamétrico para *Nothofagus dombeyi*. *Bosque* 22, 53-68.
- CHAZDON R., 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv Ecol Res* 18, 1-63.
- DELUCIA E., SIPE T., HERRICK J., MAHERALIH., 1998. Sapling biomass allocation and growth in the understory of a deciduous hardwood forest. *Am J Bot* 85, 955-963.
- DENSLOW J., 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12, 47-55.
- DEZZOTTI A., SBRANCIA R., GOICOECHEA S., RABINO A., FONTANA V., MANZONI M., RODRÍGUEZ-ARIAS M., ROAT D., PARISI A., PEÑALBA M., MARESCA L., 2001. Ecología regenerativa de *Nothofagus* en los bosques templados mixtos de la Patagonia, Argentina. Documento de trabajo PI S004.
- DEZZOTTI A., SBRANCIA R., RODRÍGUEZ-ARIAS M., ROAT D., PARISI A., 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.
- DONOSO C., CABELLO A., 1978. Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas. *Ciencias Forestales* 1, 31-41.
- DONOSO C., ESCOBAR B., CORTÉS M., 1991a. Técnicas de vivero y plantaciones para raulí (*Nothofagus alpina*). Documento Técnico 53. Chile Forestal. 8 pp.
- DONOSO C., ESCOBAR B., CORTÉS M., 1991b. Técnicas de vivero y plantaciones para coigüe (*Nothofagus dombeyi*). Documento Técnico 55. Chile Forestal. 8 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.
- 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.
- GIVNISH T., 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Aust J Plant Physiol* 15, 63-92.
- GROSSE H., 1988. Crecimiento de plantaciones de raulí y roble bajo dosel en dependencia del grado de luminosidad y fertilización. *Ciencia e Investigación Forestal* 2, 13-30.
- GROSSE H., BOURKE M., 1988. Desarrollo de raulí en vivero bajo distintos niveles de luminosidad y espaciamiento. *Ciencia e Investigación Forestal* 3, 1-11.

- GUERRA P., 1986. Reconocimiento de especies del género *Nothofagus* en estado de plántulas. Publicación Asociación Amigos del Árbol, Tucumán, Argentina. 29 pp.
- MARCHELLI P., GALLO L., 1999. Annual and geographic variation in seed traits of Argentinean populations of southern beech *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et Mil. For Ecol Manage 121, 239-250.
- MCCONNAUGHAY K., COLEMAN J., 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. Ecology 80, 2581-2593.
- MERCER J., 1976. Glacial history of southernmost South America. Quat Res 6, 125-166.
- MESSIER C., HONER T., KIMMINS J., 1989. Photosynthetic photon flux density, red: far-red ratio, and minimum light requirement for survival of *Gaultheria shallon* in western red cedar-western hemlock stands in coastal British Columbia. Can J For Res 19, 1470-1477.
- MÜLLER-USING B., SCHLEGEL F., 1981. The development of seedlings of Chilean *Nothofagus* species in a shaded area. Plant Res Dev 12, 152-184.
- NOBLE I., SLATYER R., 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plan communities subject to recurrent disturbances. Vegetatio 43, 5-21.
- ORDÓÑEZ A., 1987. Germinación de tres especies de *Nothofagus* siempreverdes (coigües) y variabilidad en la germinación de procedencias de coigüe común [*Nothofagus dombeyi*, (Mirb.) Oerst.]. Tesis de grado. Universidad Austral de Chile.
- 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.
- POORTER H., NAGEL O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. Aust J Plant Physiol 27, 595-607.
- PUNTIERI J., BARTHÉLÉMY D., MARTÍNEZ P., RAFFAELE E., BRION C., 1998. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). Can J Bot 76, 673-685.
- RAMÍREZ C., SAN MARTÍN C., OYARZÚN A., FIGUEROA H., 1997. Morpho-ecological study of the South American species of the genus *Nothofagus*. Plant Ecol 130, 101-109.
- 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 Phytol 101, 731-743.
- RODRÍGUEZ G., 1990. Propagación de *Nothofagus* chilenos por medio de semillas. Agro-Ciencia 6, 119-122.
- ROMERO E., 1980. Arquitectura foliar de las especies sudamericanas de *Nothofagus* Bl. Bol Soc Arg Bot 19, 289-308.
- 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.
- RUNKLE J., 1992. Guidelines and sample protocol for sampling forest gaps. US Department of Agriculture, Forest Service General Technical Report PNW-GTR-283, Portland, USA. 44 pp.
- RUNKLE J., STEWART G., VEBLEN T., 1995. Sapling diameter growth in gaps for two *Nothofagus* species in New Zealand. Ecology 76, 2107-2117.
- SMITH D., LARSON B., KELTY M., ASHTON P., 1997. The practice of silviculture: applied forest ecology. John Wiley & Sons, New York, USA. 537 pp.
- SMULDERS A., 1988. Estudio del ritmo de crecimiento de *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. y *Persea lingue* (Ness.) durante sus primeros años de vida. Tesis de grado. Universidad Austral de Chile.
- THORNLEY J., 1969. A model to describe the partitioning of photosynthate during vegetative plant growth. Ann Bot 33, 419-430.
- TULEY G., 1980. *Nothofagus* in Britain. For Rec 122, 1-26.
- VEBLEN T., 1989. *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. Can J For Res 19, 365-371.
- VEBLEN T., DONOSO C., SCHLEGEL F., ESCOBAR R., 1981. Forest dynamics in south-central Chile. J Biog 8, 211-247.
- VEBLEN T., DONOSO C., KITZBERGER T., REBERTUS A., 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. En: The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests (Veblen T., Hill R., Read J., eds). Yale University Press, New Haven, USA. pp. 293-353.
- WEINBERGER P., RAMÍREZ C., 2001. Microclima y regeneración natural de raulí, roble y coigüe (*Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*). Bosque 22, 11-26.
- WILSON J., 1988. A review of the evidence on the control of shoot/root ratio, in relation to models. Ann Bot 61, 433-449.