

Crecimiento inicial y caracteres funcionales de ciprés de la cordillera y coihue en distintas condiciones de radiación y humedad

Initial growth and functional traits of *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* under different radiation and humidity conditions

Marina Caselli ^{a,b*}, Cristian Edgardo Huisca ^c, Gabriel Ángel Loguercio ^{a,c},
Guillermo Emilio Defossé ^b, María Florencia Urretavizcaya ^{a,b}

^a Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico (CIEFAP), Esquel, Chubut, Argentina.

* Autor de correspondencia: ^b Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Esquel, Chubut, Argentina, mcaselli@ciefap.org.ar

^c Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Esquel, Chubut, Argentina.

SUMMARY

Austrocedrus chilensis and *Nothofagus dombeyi* are endemic species of the Andean-Patagonian forest, which grow in pure or mixed forests. Both have an important ecological role in the region and a great productive potential. However, knowledge about how humidity and radiation influence their early development is limited. In this study, we examined the combined effects of different light (95, 46 y 9 %) and soil moisture levels (100 - 80, 50 - 70 y 20 - 40 %) on survival and growth of *N. dombeyi* and *A. chilensis* over two growing seasons under nursery conditions. We also measured the effects of these factors on the following functional traits: leaf thickness and tensile strength, specific leaf area, total leaf area, leaf area / sapwood area to collar ratio, dry weight of the different compartments (leaves, branches, and roots), and internode length. Both species showed similar responses to the factors studied in survival and initial development, although *N. dombeyi* showed, in general terms, greater growth and lower survival than *A. chilensis*. The intermediate and high radiation level favored the growth of both species. The humidity levels did not have significant effects on growth, but they did show effects on some of the functional traits, generally interacting with radiation. Also, the lower level of humidity combined with the greater radiation, decreased *N. dombeyi* survival. It is concluded that the best performance of both species occurs in radiation conditions close to 50 %, which would correspond to forests of these species with 8-10 m² ha⁻¹ of basal area.

Keywords: light, leaf area, biomass, Andean cypress, coihue.

RESUMEN

El ciprés y el coihue son especies del bosque Andino-Patagónico, que crecen en formaciones puras o mixtas. Ambas poseen un importante rol ecológico en la región y potencial productivo. Sin embargo, el conocimiento sobre cómo la humedad y la radiación condicionan su desarrollo temprano es limitado. En este estudio se determinó, la respuesta de ciprés y coihue ante el efecto conjunto de diferentes niveles de radiación (95, 46 y 9 %) y humedad edáfica (100 - 80, 50 - 70 y 20 - 40 %) en supervivencia y crecimiento, bajo condiciones de vivero durante dos temporadas de crecimiento. También se midieron los efectos de estos factores en los siguientes caracteres funcionales: espesor y fuerza tensil foliar, área foliar específica, área foliar total, razón área foliar / área de albura al cuello, peso seco de los distintos compartimentos (hojas, ramas y raíces), y longitud de entrenudos. Ambas especies mostraron respuestas similares en supervivencia y desarrollo inicial, aunque coihue mostró en términos generales, mayor crecimiento y menor supervivencia que ciprés. El nivel de radiación intermedia y alta favorecieron el crecimiento de ambas especies. Los niveles de humedad no tuvieron efectos significativos en el crecimiento, pero si mostraron efectos en algunos de los caracteres funcionales, en general interactuando con la radiación. También, el menor nivel de humedad combinado con la mayor radiación, disminuyó la supervivencia de coihue. Se concluye que el mejor desempeño temprano de ambas especies ocurre en condiciones de radiación cercanas a 50 %, que se corresponderían con bosques de estas especies de 8-10 m² ha⁻¹ de área basal.

Palabras clave: luz, área foliar, biomasa, *Austrocedrus*, *Nothofagus*.

INTRODUCCIÓN

Los regímenes de radiación y humedad edáfica son factores micro-ambientales que condicionan en gran medida los patrones de supervivencia y desarrollo de la re-

generación de las especies forestales. La modificación del ambiente lumínico induce cambios en las plantas, a nivel fisiológico, morfológico y/o anatómico de sus raíces, tallos y hojas. Estos cambios permiten maximizar el crecimiento o la supervivencia, dependiendo de su tolerancia a la som-

bra. Especies que no toleran la sombra pueden crecer más en altura, en ocasiones en detrimento del sistema radical, comprometiendo a corto plazo su supervivencia, especialmente en sitios con déficit hídrico estacional (Chen *et al.* 1996). Los cambios en las características a nivel de individuo con potencial para afectar su desempeño ecológico (caracteres funcionales, Violle *et al.* 2007), brindan información sobre las respuestas de las especies a condiciones ambientales. Este conocimiento permite la selección de especies adecuadas para un sitio en actividades de plantación productivas y/o de restauración, mejorando la resiliencia del ecosistema y su resistencia. También permite la planificación de la regeneración natural, al tener un mayor entendimiento de cómo las especies interactúan entre sí y con su entorno (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

En los bosques Andino-Patagónicos crecen el ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. *et* Bizzarri), conifera) y el coihue (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.), latifoliada), ambas especies de importancia ecológica y forestal (Donoso *et al.* 2022). Prosperan en formaciones puras o mixtas, dependiendo de la posición en el marcado gradiente ambiental Oeste-Este que caracteriza a la vertiente oriental de los Andes patagónicos. El ciprés y el coihue suelen ser consideradas intolerantes a la sombra (Donoso 1981). Sin embargo, sus requerimientos de radiación pueden variar durante los estadios del desarrollo, dependiendo de otros factores ambientales (Caselli *et al.* 2019, 2021, 2022). El coihue presenta dificultad para regenerar bajo dosel cerrado (Veblen 1989), aunque puede desarrollarse bajo dosel en bosques maduros con sotobosque ralo (Caselli *et al.* 2021, 2023). Por otro lado, la afinidad del coihue por sitios abiertos se reduce en sitios secos (Weinberg y Ramírez 2001, Caselli *et al.* 2022), y en fondos de valle, asociado a su susceptibilidad a heladas (Donoso *et al.* 2013). Por su parte, el ciprés es más tolerante a la sombra que el coihue, lo que le permite persistir mucho más tiempo bajo dosel, y más resistente a las condiciones de déficit hídrico (Caselli *et al.* 2019). El establecimiento del ciprés en sitios secos ocurre en pequeños claros, bajo dosel cerrado o bajo arbustos, ya que necesita cierta protección durante los primeros años (Letourneau 2006, Urretavizcaya y Defossé 2013). En estos sitios, la supervivencia de ciprés estaría más condicionada por la alta radiación y elevadas temperaturas que por la humedad edáfica (Gyenge *et al.* 2007). Estos antecedentes sugieren la existencia de interacciones entre la humedad y la radiación solar, que condicionan la supervivencia y desarrollo de ambas especies. Sin embargo, este tópico ha sido escasamente estudiado.

El objetivo de este trabajo es identificar las posibles interacciones entre la radiación solar y la humedad de suelo, y su efecto sobre la supervivencia y desarrollo inicial de ciprés y coihue, en condiciones de vivero. A partir del conocimiento generado, se pretende aportar en la definición de pautas de manejo de la regeneración para el gradiente de precipitación en el que estas especies se desarrollan.

Este conocimiento también resulta de suma importancia para predecir los impactos del cambio climático, y poder formular medidas de adaptación, como la elección de los sitios más adecuados para la plantación de estas especies con fines productivos y de restauración.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El ensayo se realizó en el CIEFAP Esquel (42° 55' 50 " S, 71° 21' 51" O), incluyendo dos estaciones de crecimiento (2015/2016 y 2016/2017) y una temporada invernal (2016). El clima regional es templado mediterráneo con inviernos fríos y húmedos, y veranos secos y calurosos. Durante el ensayo se registraron las temperaturas de aire (cada media hora) y la precipitación diaria (pluviómetro totalizador), y se compararon con datos de temperatura y precipitación medias mensuales históricas para Esquel (Servicio Meteorológico Nacional 1961-1990).

Diseño experimental. Los factores de estudio fueron la radiación solar, la humedad edáfica y la especie, con un diseño de parcelas partidas. Los tratamientos fueron 9, con tres niveles de radiación y tres niveles de humedad, y 2 repeticiones. Los niveles de radiación se definieron en relación a la radiación fotosintéticamente activa (PAR) bajo cielo abierto al mediodía: 95 % (radiación alta, LA), 46 % (radiación intermedia, LI) y 9 % (radiación baja, LB). Estos niveles fueron logrados a través de cubículos de 2 m³, revestidos con malla media-sombra de 50 % de transmisibilidad en una capa en el nivel LI y de 20 % de transmisibilidad en dos capas en el nivel LB. En el nivel LA no se utilizaron mallas media-sombra. La medición de PAR a cielo abierto se realizó a mediados de la primera estación de crecimiento con un ceptómetro de 80 sensores integrados. La radiación dentro de los cubículos se midió con un sensor puntual. Cada cubículo fue considerado como una parcela principal, y su disposición fue determinada al azar (figura 1). Los niveles de humedad se definieron con relación al porcentaje de humedad del sustrato a capacidad de campo: R1: 100 – 80 % de la capacidad de campo (41 - 33 % de humedad), R2: 70 – 50 % (29 - 21 % de humedad) y R3: 40 – 20 % (16 – 8 % de humedad). La capacidad de campo se determinó con el método retención hídrica (Richards 1965). Las plantas de un mismo cubículo tuvieron al mismo nivel de humedad.

Los plantines utilizados fueron cultivados en vivero a partir de semilla con el método tradicional de siembra en almácigo. Las plántulas emergidas permanecieron durante la primera temporada de crecimiento en el almácigo y luego fueron trasvasadas a bolsas de polietileno. En el caso de ciprés a bolsas de 900 cm³, donde se mantuvieron por dos temporadas de crecimiento, y en el caso de coihue, a bolsas de 600 cm³ por una temporada. El sustrato en ambos casos consistió en una mezcla de tierra negra (topsoil) (75 %) y arena volcánica (25 %). Se utilizaron 190 plantines de ciprés de 3 años y 190 de coihue de 2 años (20 plantines por

tratamiento por especie y 10 para análisis morfológico inicial). La caracterización morfológica inicial consistió en la determinación del diámetro de cuello (DAC), la altura, y el peso seco (PS) de la parte aérea y de la raíz (secadas en estufa a 103 ± 2 °C durante 48 h). Las diferencias en edad y tamaño de las plantas de las dos especies se debieron a la necesidad de contar con lotes homogéneos de plantines de parámetros morfológicos adecuados.

Dos semanas antes de comenzar el ensayo, los plantines fueron trasvasados a macetas de 5 litros de capacidad, con sustrato compuesto por tierra negra y arena volcánica, similar al inicialmente utilizado. Dentro de cada cubículo los plantines de ciprés y coihue se distribuyeron al azar. Al inicio del ensayo todas las plantas se regaron hasta capacidad de campo y luego, cada 2 a 3 días, se utilizó una muestra de macetas por especie y tratamiento ($n = 18$) para calcular, por el método gravimétrico, el agua a reponer para cada nivel de humedad fijado. Para evitar que las plantas recibieran agua adicional por lluvia, a todos los cubículos se les colocó un polietileno transparente. Una vez al mes las macetas fueron redistribuidas al azar dentro de su cubículo para evitar efectos de cualquier condición local. Durante el otoño e invierno, las plantas se mantuvieron en los cubículos sin el polietileno, y recibieron la misma cantidad de agua.

Variables respuesta. La supervivencia, el incremento periódico en DAC, altura y volumen del tallo (forma cónica *sensu* Avery y Burkhart 2015) de todos los plantines de ciprés y coihue, y los caracteres funcionales de una muestra ($n = 6$) por tratamiento, luego de dos temporadas de crecimiento, fueron las variables respuesta. Para abordar el posible efecto de la edad y del tamaño inicial sobre los resultados, además de los valores absolutos de los incrementos, se utilizaron los incrementos relativos como variables de respuesta.

Los caracteres funcionales analizados fueron: el espesor foliar, la fuerza tensil necesaria para romper la hoja por tracción, el área foliar específica, el área foliar total, la razón área foliar/área de albura al cuello, la longitud de entrenudos del brote anual, el PS aéreo total y el PS de las

hojas, del tallo y de las ramas, así como los pesos secos de la raíz total, de raíces finas (< 2 mm) y de raíces gruesas (> 2 mm) en dos secciones (superior: primeros 10 cm, e inferior: más de 10 cm de profundidad). Todos los pesos secos se determinaron luego de someter las muestras a estufa a 103 ± 2 °C durante 48 h.

Para la medición de los caracteres funcionales, cada plantín elegido al azar fue llevado a laboratorio. Se midió el DAC en dos direcciones perpendiculares y se determinó el área de albura al cuello, como un círculo de diámetro igual al promedio de las dos mediciones. La longitud del brote anual se dividió por el número de entrenudos para determinar la longitud de entrenudos.

Para determinar el espesor foliar, la fuerza tensil y el área foliar específica de cada plantín, se seleccionaron 6 hojas sanas de distintas ramas. Se midió el espesor foliar en la zona ubicada entre el ápice y la base de la hoja con un micrómetro digital (precisión 0,001 mm). Luego, se escanearon en fresco para la determinación del área foliar específica, se realizó la medición de la fuerza tensil, y se obtuvo el PS en balanza de precisión (0,0001 g). La fuerza tensil se determinó mediante un dispositivo (Hendry y Grime 1993) que permite someter una sección de la hoja de ancho conocido (precisión 0,01 mm) a una fuerza de tracción conocida (Newton). La imagen fue procesada con el software ImageJ versión 1.47v, para determinar el área de cada hoja (precisión 0,001 cm²). El área foliar específica se obtuvo dividiendo el área foliar (cm²) por el PS (g).

Para determinar el área foliar total se seleccionaron tres submuestras representativas de aproximadamente 80 hojas (parte superior, media e inferior) del plantín, y se procesaron de igual manera que para determinar el área foliar específica. El resto de las hojas del plantín se removieron, y se obtuvo el PS (precisión 0,0001 g). Se estimó el área foliar de las hojas restantes, con la relación área foliar/PS de las submuestras, y el PS de las hojas restantes. Sumando las áreas foliares de todas las hojas, se determinó el área foliar total de la planta.

Luego, el plantín fue cortado a la altura del cuello, separando la parte aérea de la radical. Se cortaron las ramas en su base, y junto con el tallo, se obtuvo el peso seco



Figura 1. Disposición de los cubículos donde se encontraban las plantas en cada combinación de nivel de radiación y humedad.

Layout of the cubicles where the plants with each combination of radiation level and humidity were located.

(precisión 0,01 g). Se eliminó el suelo adherido a las raíces con sucesivos remojos y lavados en agua corriente. Luego se dividió en dos secciones (más y menos de 10 cm de profundidad), y en cada una se separaron las raíces de más de 2 mm de diámetro, para obtener los pesos secos (precisión 0,01 g) de las 4 fracciones.

Análisis estadístico. La comparación de las características morfológicas de los plantines se realizó mediante análisis de varianza (ANVA) y de ANVA no paramétrico cuando, aún luego de hacer transformaciones de las variables, no se cumplieron los supuestos de normalidad (Test de Shapiro-Wilks) y de homogeneidad de varianza (Test de Levene). Se utilizó el test de Tukey y el test de Kruskal-Wallis (no paramétrico) para detectar diferencias significativas entre medias ($P \leq 0,05$).

El incremento en DAC, altura y volumen y los caracteres funcionales al final del ensayo, se analizaron con modelos mixtos considerando la especie, el nivel de radiación y el de humedad como efectos fijos y el cubículo como efecto aleatorio, dado que las observaciones de un mismo cubículo no son independientes entre sí, siendo la planta la unidad experimental. El modelo básico utilizado fue el siguiente:

Variable~Efectosfijos (Intercepto + Especie + Humedad + Radiación + Especie: Humedad + Humedad: Radiación + Especie: Luminosidad + Especie: Humedad: Luminosidad), Efecto aleatorio (cubículo). Se verificó que los datos cumplieran con los supuestos de normalidad, mediante la prueba de Shapiro-Wilks, y de homocedasticidad, mediante análisis de residuales. Se hicieron correcciones a los modelos para cumplir los supuestos y de no logarlo, se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos con distribución Gamma con los mismos efectos fijos y aleatorios. La evolución temporal de la supervivencia se analizó con modelos mixtos, sumando el factor tiempo como un efecto fijo y analizando las medidas repetidas en el tiempo (semanas), siendo la unidad experimental el grupo de plantas de la misma especie de cada cubículo. Para modelar la autocorrelación en el tiempo se utilizó el modelo autorregresivo de orden 1. En todos los análisis se utilizó un nivel de significancia de $P \leq 0,05$. La comparación de medias se realizó mediante el test LSD de Fisher (least – significant - difference). La comparación entre modelos se hizo mediante el test LRT (likelihood – ratio - test). En caso de interacciones significativas entre factores, se realizaron los contrastes para detectar cuales fueron significativamente diferentes. Los análisis se realizaron mediante el software Infostat (Di Rienzo *et al.* 2017).

RESULTADOS

Caracterización morfológica de los plantines. Las plantas de ambas especies presentaron dimensiones iniciales significativamente distintas (cuadro 1), con excepción del volumen.

Cuadro 1. Caracteres morfológicos promedio y error estándar al inicio del ensayo. Medias con letras en común no son significativamente diferentes ($P > 0,05$).

Mean morphological characters and standard error at the beginning of the trial. Means with letters in common are not significantly different ($P > 0.05$).

Parámetro	Ciprés	Coihue
Diámetro de cuello (mm)	3,6 (0,1) a	3,0 (0,1) b
Altura (cm)	13,1 (0,5) b	22,5 (1,5) a
Volumen (cm ³)	0,6 (0,03) a	0,7 (0,1) a
Peso seco aéreo (g)	1,6 (0,2) a	1,1 (0,1) b
Peso seco radical (g)	1,6 (0,1) a	0,8 (0,1) b

Condiciones ambientales de crecimiento. La primera estación de crecimiento (2015 - 2016) fue cálida y seca. La temperatura máxima, media y mínima fueron superiores en 2,5 °C, 0,5 °C y 2,2°C a los respectivos valores históricos (20,2 °C, 13,5 °C, y 6,4 °C). La precipitación acumulada en el período fue 39,6 % menor que el promedio histórico (52,5 vs 87 mm), sin embargo, la precipitación en febrero fue mayor (47,5 vs 17,9 mm). Las temperaturas en los distintos niveles de radiación registraron, gran parte de los días, valores por encima de los 30 °C, con máximas de 45 °C. También se registraron temperaturas diarias mínimas por debajo de 0 °C. Entre marzo y noviembre, se registraron 7 eventos de heladas fuertes con temperaturas menores a -2 °C, y 35 días con temperaturas mínimas por debajo de 0 °C (datos de Valle Chico, Red Hidrológica Nacional Argentina).

La segunda estación de crecimiento (2016 - 2017) fue relativamente fresca y húmeda. La temperatura máxima, media y mínima de la temporada fueron 2,9 °C, 1,2 °C, y 1,2°C inferiores a los valores históricos, respectivamente. La precipitación acumulada en el período fue 14,9 % mayor que el promedio histórico (100 vs 87 mm).

Supervivencia. Al final de la primera temporada, la supervivencia de ambas especies fue similar para todos los tratamientos, con un mínimo de 85 % (figura 2). Durante la época invernal, hubo mayor mortalidad de coihue creciendo con radiación alta y menor humedad, pero las diferencias no fueron significativas. Durante la segunda temporada de crecimiento, la supervivencia estuvo afectada por las interacciones especie-tiempo ($P = 0,001$), especie-humedad ($P = 0,0003$) y especie-radiación ($P = 0,009$). La supervivencia de coihue y ciprés fue similar hasta la semana 11, luego la de ciprés fue mayor que la de coihue (figura 2). La supervivencia del coihue con el nivel R3 fue menor que en R1, y que la del ciprés en todos los niveles de humedad. La radiación no mostró efectos en la supervivencia de ciprés, mientras que en coihue las plantas de LI sobrevivieron más que las de LA.

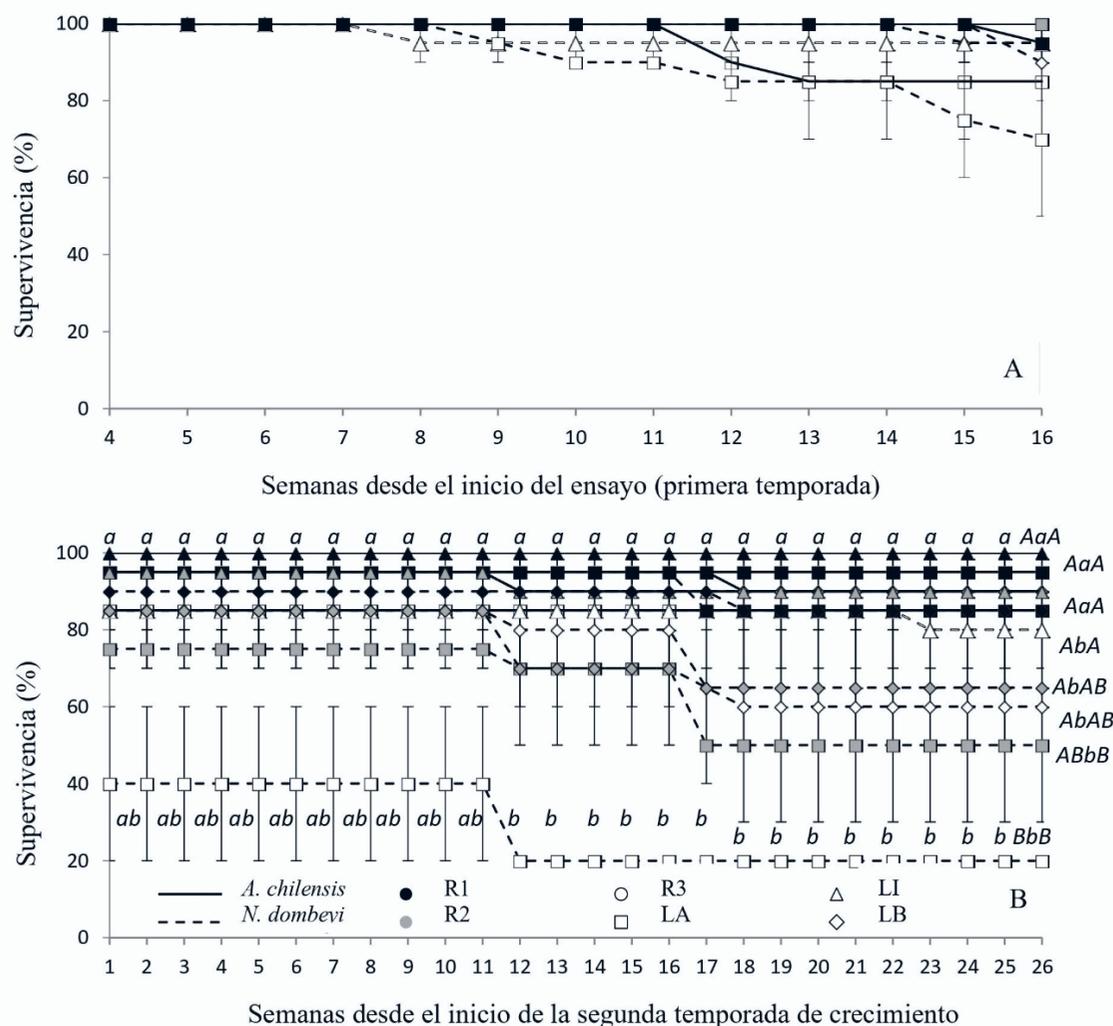


Figura 2. Supervivencia (%) de coihue (*N. dombeyi*) y ciprés (*A. chilensis*) durante la primera (A) y segunda (B) temporada de crecimiento. Radiación: 95 % (LA), 46 % (LI), y 9 % (LB). Humedad: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) y 20 – 40% (R3). Medias con letras en común no son significativamente diferentes ($P > 0,05$): minúscula efecto interacción especie-tiempo, primera mayúscula efecto de la interacción especie-humedad y segunda mayúscula efecto de la interacción especie-radiación (ambas mayúsculas solo se indican al final de la temporada porque no hay variación en el tiempo).

Survival (%) of *N. dombeyi* and *A. chilensis* during the first (A) and second (B) growing season. Radiation: 95 % (LA), 46 % (LI), and 9 % (LB). Moisture: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) and 20 – 40 % (R3). Means with letters in common are not significantly different ($P > 0.05$): lower case: species-time interaction effect, first capital letter: species-humidity interaction effect and second capital letter: species-radiation interaction effect (both capital letters are only indicated at the end of the season because there is no variation over time).

Crecimiento inicial. Al final del ensayo se detectaron efectos de la interacción radiación-especie en el incremento absoluto y relativo en DAC y en volumen, y en el incremento relativo en altura (cuadro 2), mientras que no se detectaron efectos significativos de la humedad edáfica (cuadro 2).

El incremento en DAC relativo y absoluto de ambas especies fue mayor en LI y LA, y fue significativamente superior en coihue que en ciprés en todos los tratamientos (figura 3). El incremento en altura no tuvo variaciones significativas entre tratamientos en ninguna de las especies (cuadro 2), con excepción del incremento relativo de ciprés, en el que se destaca un menor crecimiento en LA.

El coihue creció en altura consistentemente más que ciprés en los niveles LI y LA, pero tendió a asemejarse a ciprés en LB en crecimiento relativo. El incremento periódico absoluto en altura de coihue fue de 15,8 cm ($\zeta = 0,7$) y el incremento periódico relativo fue de 79,0 % ($\zeta = 3,9$), en comparación con 6,0 cm ($\zeta = 0,4$) y 45,2 % ($\zeta = 3,4$) del ciprés, respectivamente.

El incremento en volumen del ciprés, tanto relativo como absoluto, fue significativamente mayor en LA y LI. El coihue presentó mayor crecimiento absoluto en LA, y tuvo una variación similar al ciprés en el crecimiento relativo. También aquí el coihue creció más que el ciprés.

Cuadro 2. *P*-valores de los efectos de la radiación y humedad edáfica sobre el incremento absoluto (IA) y relativo (IR) en diámetro de cuello, altura y volumen de ciprés y coihue. Radiación: 95 % (LA), 46 % (LI) y 9 % (LB). Humedad de suelo: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) y 20 – 40 % (R3). Ac: ciprés. Nd: coihue. *analizado con modelos generalizados mixtos.

P-values of the effects of radiation and soil moisture on the absolute (AI) and relative (IR) increase in neck diameter, height and volume of *A. chilensis* and *N. dombeyi*. Radiation: 95 % (LA), 46 % (LI) and 9 % (LB). Soil moisture: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) and 20 – 40 % (R3). Ac: *A. chilensis*. Nd: *N. dombeyi*. *analyzed with generalized mixed models.

Factor	Diámetro de cuello		Altura		Volumen	
	IA (mm)	IR (%)	IA (cm)	IR (%)*	IA (cm ³)	IR (%)
<i>Especie</i>	< 0,0001					
<i>Radiación</i>	0,107					
<i>LAvsLI</i>						
<i>LAvsLB</i>						
<i>LlvsLB</i>						
<i>Humedad</i>	0,102	0,294	> 0,999	0,841	> 0,999	> 0,999
<i>R1vs R2</i>						
<i>R1vsR3</i>						
<i>R2vsR3</i>						
<i>RadiaciónXEspecie</i>	0,001	0,0001	0,280	0,007	< 0,0001	0,048
<i>Ac LAvsLI</i>	> 0,999	0,167		0,001	> 0,999	> 0,999
<i>Ac LAvsLB</i>	< 0,0001	< 0,0001		< 0,0001	0,013	0,002
<i>Ac LlvsLB</i>	< 0,0001	< 0,0001		> 0,999	< 0,0001	0,001
<i>Nd LAvsLI</i>	0,055	0,855		> 0,999	< 0,0001	0,182
<i>Nd LAvsLB</i>	< 0,0001	< 0,0001		> 0,999	0,061	0,001
<i>Nd LlvsLB</i>	< 0,0001	< 0,0001		> 0,999	< 0,0001	< 0,0001
<i>LA AcvsNd</i>	< 0,0001	< 0,0001		< 0,0001	0,001	0,001
<i>LI AcvsNd</i>	< 0,0001	< 0,0001		< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
<i>LB AcvsNd</i>	< 0,0001	< 0,0001		0,322	0,003	< 0,0001
<i>RadiaciónXHumedad</i>	> 0,999	> 0,999	> 0,999	0,784	> 0,999	> 0,999
<i>HumedadXEspecie</i>	> 0,999	> 0,999	0,188	0,056	0,537	> 0,999
<i>RadiaciónXEspecieXHumedad</i>	0,543	> 0,999	> 0,999	0,335	> 0,999	> 0,999

Caracteres funcionales. Los caracteres funcionales arrojaron resultados variables para cada parámetro. Los pesos secos total, de raíz y aéreo de ciprés y coihue fueron afectados por la radiación, con los mayores valores en LI. Ciprés presentó mayor peso seco total que coihue, así como también mayor peso aéreo y de raíces (figura 4).

En cuanto a la distribución del peso seco aéreo, el ciprés presentó la mayor biomasa en sus hojas, con mayor proporción respecto al tallo en relación al coihue ($P < 0,0001$), y sin diferencias para los niveles de radiación ni de humedad en ninguna de las especies (figura 5).

El peso seco de la raíz superior en ciprés se distribuyó de manera similar en raíces finas y gruesas, mientras que para coihue predominaron las raíces gruesas en LI y LA (figura 6 A y B). Ambas especies mostraron menor peso seco de raíz superior en LB.

La raíz inferior se compuso principalmente por raíces finas en ambas especies (figura 6 C, D), destacándose en ciprés su desarrollo en R3 en LI y LA. En LB la producción de raíces a más de 10 cm de profundidad fue prácticamente nula para ambas especies. En los niveles LI y LA, la producción de raíces finas de coihue fue similar a la de los primeros 10 cm, sin diferencias entre los niveles de humedad.

El área foliar total de ciprés (220 - 700 cm²) fue significativamente mayor ($P > 0,0001$) que el de coihue (100 - 420 cm²). Ninguna de las dos especies mostró diferencias en el área foliar entre niveles de radiación y humedad (figura 7A).

El área foliar específica del coihue fue significativamente mayor que la del ciprés ($P = 0,022$; figura 7B). Además, se observó interacción radiación - humedad ($P = 0,004$),

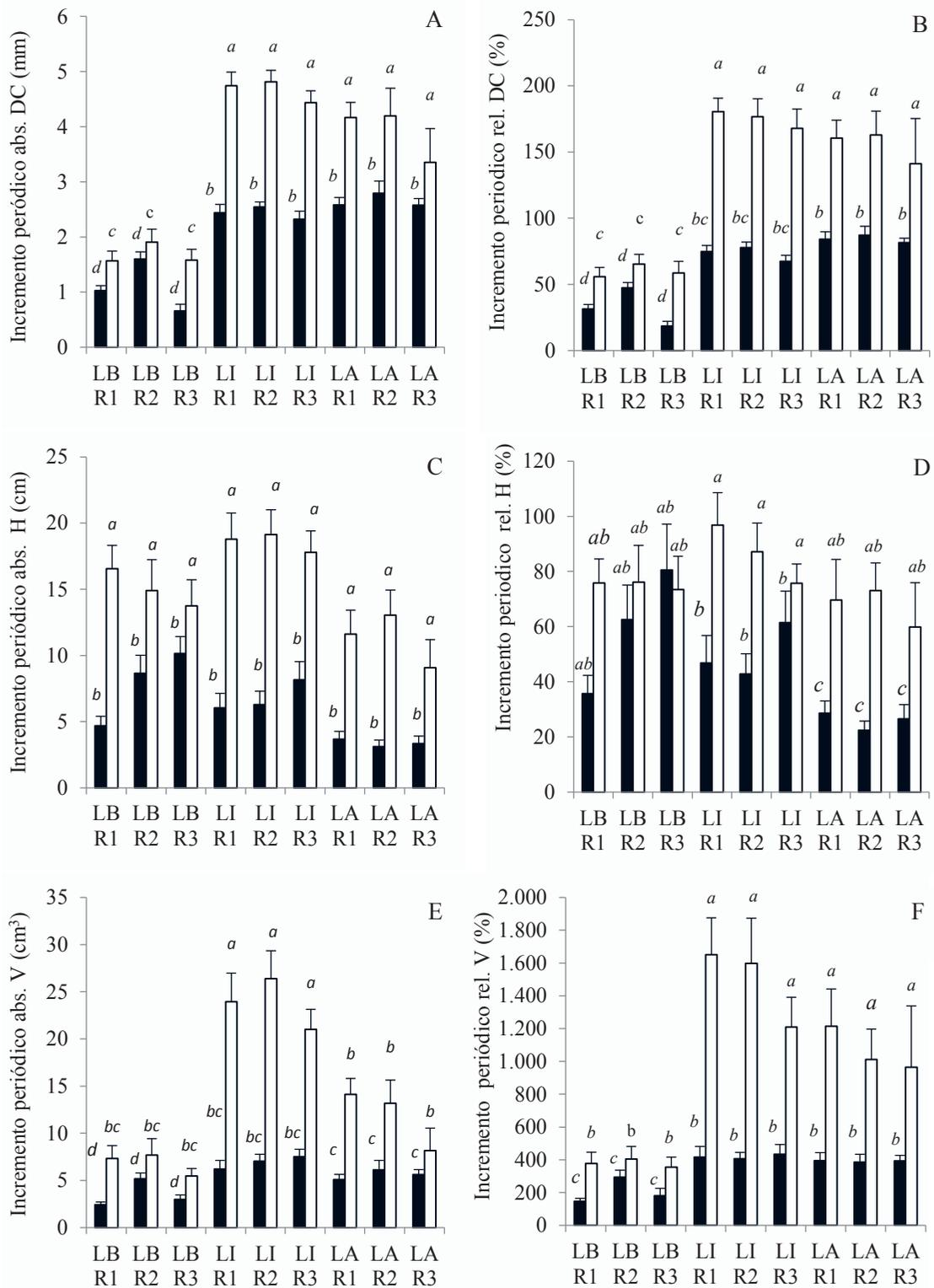


Figura 3. Incremento periódico absoluto (A, C, E) y relativo (B, D, F) en diámetro de cuello (DC) (A, B), altura (H) (C, D) y volumen (V) (E, F) de ciprés (negro) y coihue (blanco) por tratamiento y error estándar en los dos años del ensayo. Radiación: 95 % (LA), 46 % (LI) y 9 % (LB). Humedad edáfica: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) y 20 – 40 % (R3). Medias con letras en común no presentaron diferencias significativas ($P > 0,05$).

Absolute (A, C, E) and relative (B, D, F) periodic increment in collar diameter (DC) (A, B), height (H) (C, D) and volume (V) (E, F) of *A. chilensis* (black) and *N. dombeyi* (white) by treatment and standard error in the two years of the essay. Radiation: 95 % (LA), 46 % (LI) and 9 % (LB). Soil moisture: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) and 20 – 40 % (R3). Means with letters in common did not present significant differences ($P > 0.05$).

siendo mayor el área foliar específica en R3 que en R1 en LB, siendo el resto similares entre sí.

La razón de área foliar/área de albura al cuello fue significativamente mayor en ciprés que en coihue ($P < 0,0001$; figura 7C). A su vez, se observó interacción radiación-humedad ($P = 0,019$), destacándose en R2 y R3 una mayor razón en LB respecto a LA.

La longitud de entrenudos del brote anual resultó mayor en coihue respecto a ciprés en todos los tratamientos ($P = 0,0008$; figura 7D). Pese a que no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos, se destaca en coihue una tendencia a menor longitud de entrenu-

dos en LA, y en ciprés una mayor longitud de entrenudos en R3.

El ciprés presentó mayor espesor foliar que coihue en la mayoría de los tratamientos, con un promedio de 0,33 vs 0,22 mm en coihue. Los niveles de radiación y humedad afectaron de manera ligeramente diferente al espesor foliar de las dos especies ($P = 0,036$; figura 8A). El coihue no presentó diferencias significativas en el espesor foliar asociadas a la humedad en ninguno de los niveles de radiación, mientras que el ciprés mostró en LI, menor espesor en R2. En el nivel R3, ambas especies mostraron menor espesor foliar en LB respecto a LA.

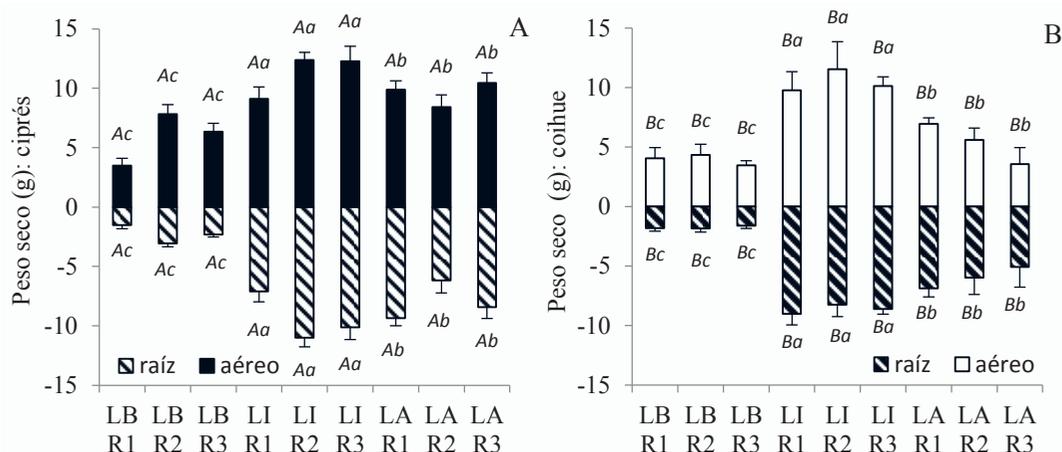


Figura 4. Peso seco (g) aéreo (relleno completo) y de raíz (rayas diagonales) para ciprés (A) y coihue (B). Radiación: 95 % (LA), 46 % (LI) y 9 % (LB). Humedad de suelo: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) y 20 – 40 % (R3). Medias con letras en común no son significativamente diferentes ($P > 0,05$); mayúsculas: especie; minúsculas: radiación.

Dry weight (g) aboveground (complete infill) and belowground (diagonal stripes) for *A. chilensis* (A) and *N. dombeyi* (B). Radiation: 95 % (LA), 46 % (LI) and 9 % (LB). Soil moisture: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) and 20 – 40 % (R3). Means with letters in common are not significantly different ($P > 0.05$): upper case: species; lower case: radiation.

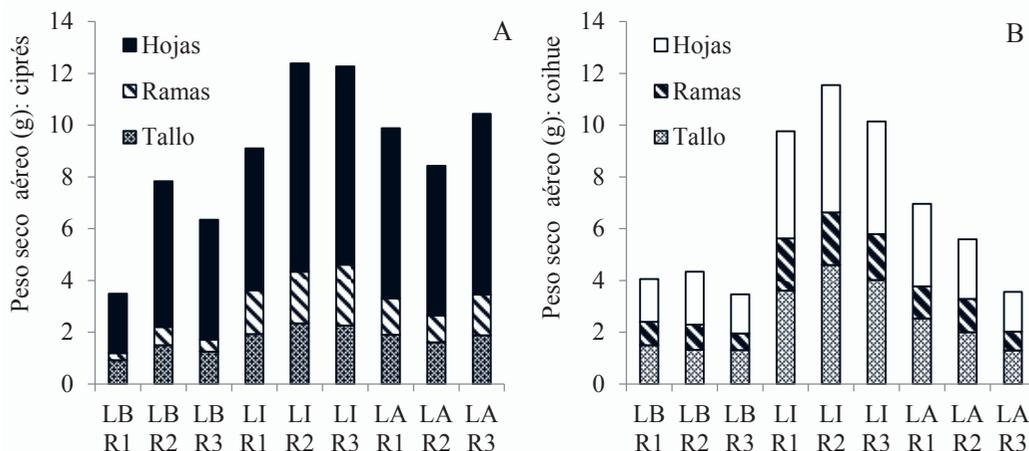


Figura 5. Peso seco aéreo (g) de hojas, ramas y tallo para ciprés (A) y coihue (B). Radiación: 95 % (LA), 46 % (LI) y 9 % (LB). Humedad de suelo: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) y 20 – 40 % (R3).

Above ground dry weight (g) of leaves, branches and stem for *A. chilensis* (A) and *N. dombeyi* (B). Radiation: 95 % (LA), 46 % (LI) and 9 % (LB). Soil moisture: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) and 20 – 40 % (R3).

La fuerza tensil necesaria para romper la hoja por tracción mostró diferencias entre las especies debidas a la radiación ($P < 0,0001$) y a la humedad ($P = 0,0002$; figura 8B). La fuerza tensil fue similar para ciprés en todos los niveles de radiación, mientras que para coihue fue mayor en LI y LA. A su vez esta fue similar entre todos los niveles de humedad en ambas especies, mostrando diferencias entre las especies en R1 y R2, en favor de coihue.

DISCUSIÓN

En condiciones semi-controladas en vivero, la radiación y la humedad edáfica afectan el comportamiento de coihue y ciprés de manera similar. La humedad edáfica puede condicionar la supervivencia mientras que la radiación, en cambio, controla principalmente el crecimiento. Los caracteres funcionales varían asociados a la humedad y a la radiación, reflejando cierta plasticidad en ambas especies.

Efectos de la radiación y la humedad edáfica sobre la supervivencia. La respuesta a la radiación de ciprés y coihue, varía respecto al estado hídrico del suelo, como ha sido observado en otras especies, sin embargo, los efectos sobre la supervivencia solo son significativos en el coihue. El estrés hídrico limita la capacidad de la planta de emplear fotosintéticamente la radiación que absorbe, alterando la tolerancia a la sombra (Valladares *et al.* 2004). Nuestro estudio muestra que la supervivencia del coihue a alta radiación puede verse restringida frente a una humedad edáfica baja (< 40 % respecto a capacidad de campo), mientras que puede ser alta aún con 9 % de radiación, si el contenido de humedad del suelo es mayor al 50 % respecto a capacidad de campo. La dificultad de coihue para regenerar bajo dosel cerrado ha sido atribuida a su alta demanda de radiación (Veblen 1989), sin embargo, sería la falta de humedad, y no la falta de radiación, el condicionante principal para la supervivencia y desarrollo del

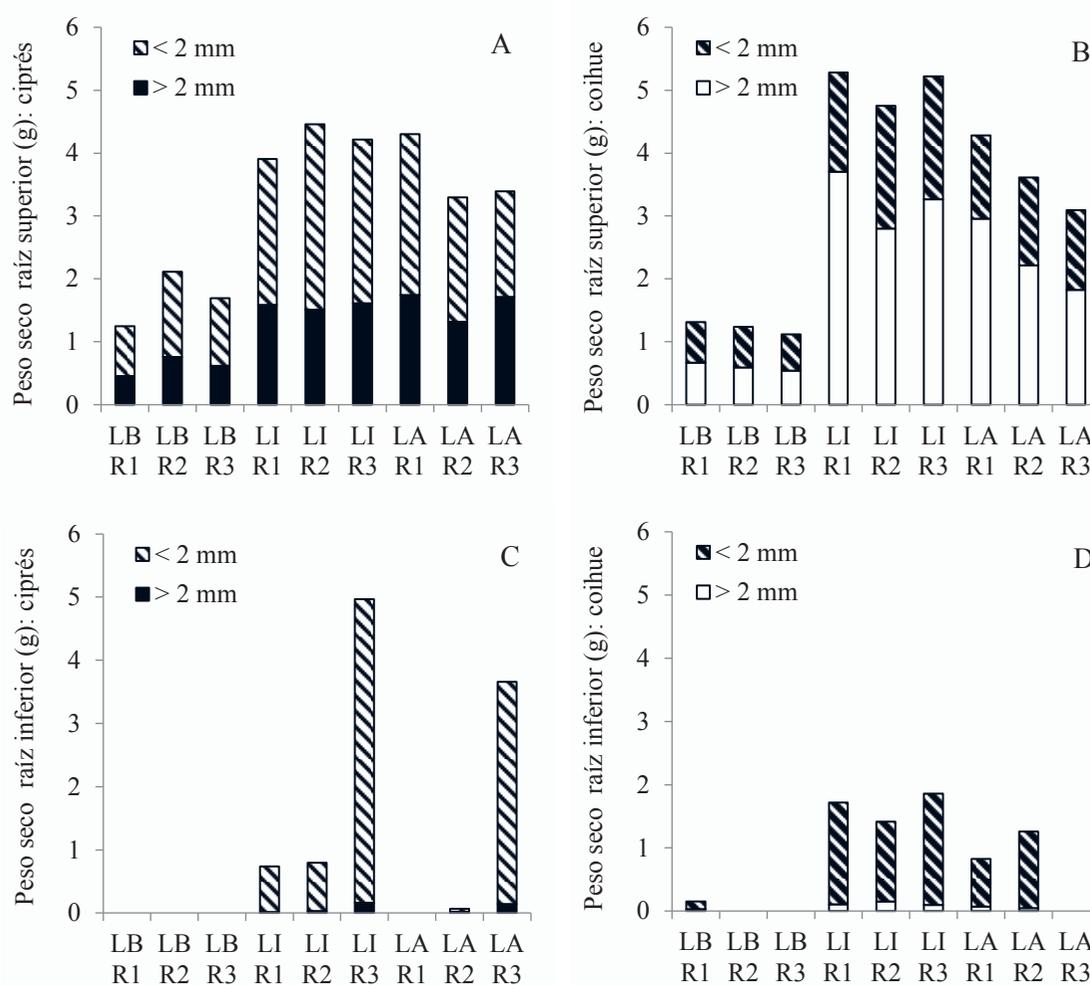


Figura 6. Peso seco de los primeros 10 cm (A,B) y por debajo de 10 cm (C,D) de la raíz (g) y particionado en raíces finas (< 2 mm) y gruesas (> 2 mm) ciprés (A,C) y coihue (B,D). Radiación: 95 % (LA), 46 % (LI) y 9 % (LB). Humedad de suelo: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) y 20 – 40 % (R3).

Dry weight of the first 10 cm (A, B) and below 10 cm (C, D) of the root (g) and partitioned into fine (< 2 mm) and thick (> 2 mm) roots *A. chilensis* (A, C) and *N. dombeyi* (B, D). Radiation: 95 % (LA), 46 % (LI) and 9 % (LB). Soil moisture: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) and 20 – 40 % (R3).

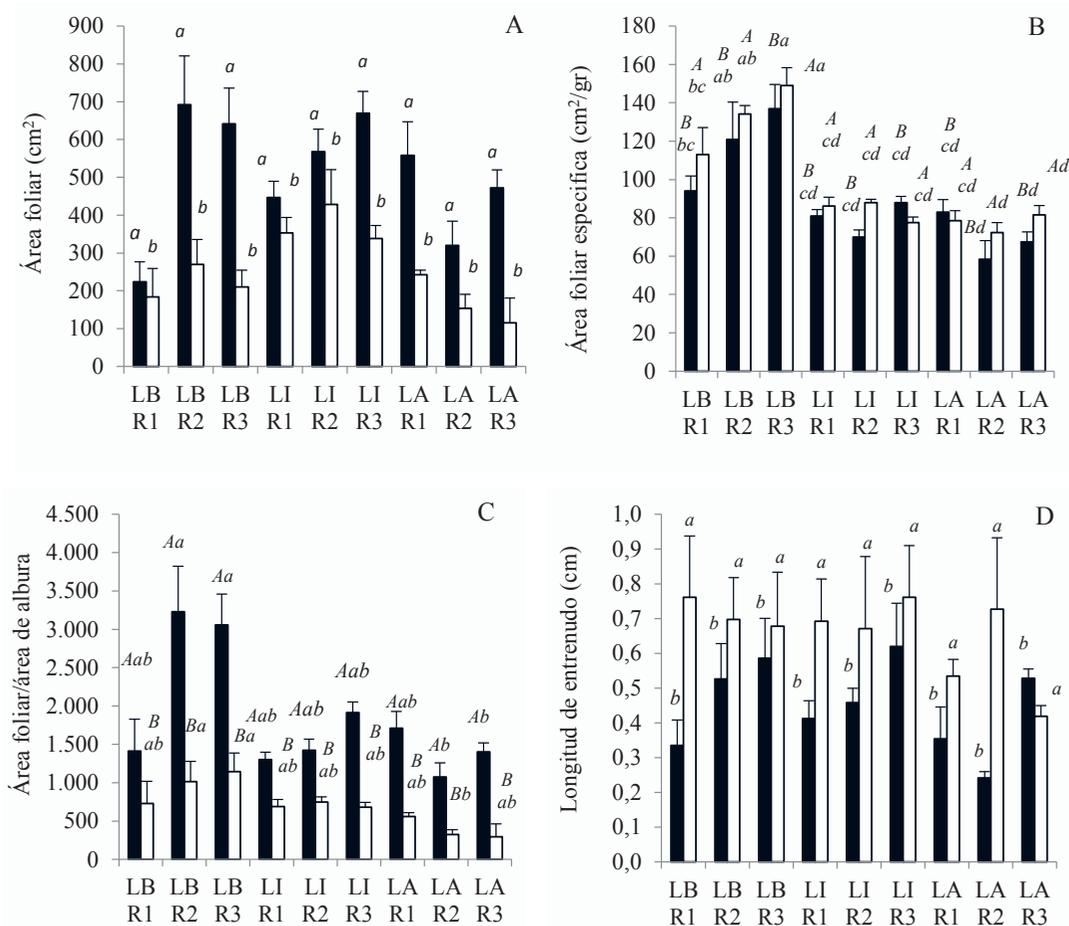


Figura 7. Área foliar total (A; cm²), área foliar específica (B; cm² gr⁻¹), razón de área foliar / área de albura al cuello (C) y longitud de entrenudos del brote anual (D; cm) para ciprés (negro) y coihue (blanco). Radiación: 95 % (LA), 46 % (LI) y 9 % (LB). Humedad de suelo: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) y 20 – 40 % (R3). Medias con letras en común no son significativamente diferentes ($P > 0,05$): en B, mayúscula: especie; minúscula interacción radiación-humedad; en C, mayúscula: especie y minúscula: interacción radiación - humedad.

Total leaf area (A; cm²), specific leaf area (B; cm² gr⁻¹), leaf area ratio/sapwood area at the neck (C) and internode length of the annual shoot (D; cm) for *A. chilensis* (black) and *N. dombeyi* (white). Radiation: 95 % (LA), 46 % (LI) and 9 % (LB). Soil moisture: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) and 20 – 40 % (R3). Means with letters in common are not significantly different ($P > 0.05$): in B, uppercase: species and lowercase: radiation-humidity interaction effect; in C, uppercase: species and lowercase: radiation-humidity interaction effect.

coihue bajo alta cobertura, como se ha mostrado para otras especies (Valladares *et al.* 2004). La mayor susceptibilidad a la sequía del coihue (Veblen *et al.* 1996), se corrobora en nuestro estudio.

Durante el invierno se registra una notable mortalidad y daño de coihues del mayor nivel lumínico. Esto puede atribuirse al efecto de las fuertes heladas que ocurrieron ese invierno. La sensibilidad de coihue frente a las heladas, ya había sido reportada por Soto *et al.* (2009), Donoso *et al.* (2013) y Pafundi *et al.* (2016).

Puede indicarse que la falta de cobertura condiciona la supervivencia inicial del coihue y marginalmente, la de ciprés, observándose el mejor desempeño de ambas especies con el 50 % de la radiación en relación a cielo abierto (LI). Estos valores de radiación se encuentran en bosques de estas especies con áreas basales entre 8 y 10 m² (Caselli, datos no publicados). Respecto a la humedad, cuando la

misma se encuentra por encima del 8 % (20 % respecto a la capacidad de campo), no afecta la supervivencia del ciprés, pero condiciona negativamente la de coihue, que requería un nivel mínimo de 30 %. En bosques de ciprés y coihue con áreas basales mayores a 30 m², la radiación que llega al suelo puede ser menor al 15 % respecto a cielo abierto, pudiendo presentar problemas para sostener la regeneración de coihue cuando la humedad edáfica desciende por debajo de ese umbral, por ejemplo, durante veranos secos.

Efectos de la radiación y la humedad edáfica sobre el crecimiento. En nuestro estudio la humedad del suelo se mantuvo por encima del 8 %, y no se asocia al crecimiento en ninguna de las dos especies, siendo la radiación el factor condicionante. La radiación y el agua son dos factores que interaccionan especialmente en ambientes secos (Vallada-

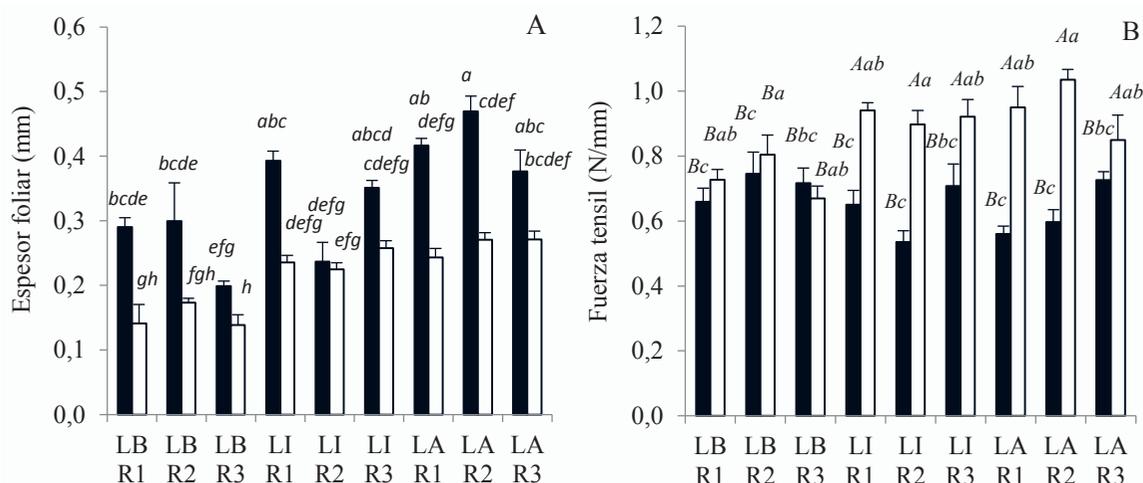


Figura 8. Espesor foliar (A; mm) y fuerza tensil necesaria para romper la hoja por tracción (B, N mm⁻¹) para ciprés (negro) y coihue (blanco). Radiación: 95 % (LA), 46 % (LI) y 9 % (LB). Humedad de suelo: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) y 20 – 40 % (R3). Medias con letras en común no son significativamente diferentes ($P > 0,05$): en B, mayúscula: interacción especie-radiación y minúscula: interacción especie-humedad.

Leaf thickness (A; mm) and tensile force necessary to break the leaf by traction (B, N mm⁻¹) for *A. chilensis* (black) and *N. dombeyi* (white). Radiation: 95 % (LA), 46 % (LI) and 9 % (LB). Soil humidity: 80 – 100 % (R1), 50 – 70 % (R2) and 20 – 40 % (R3). Means with letters in common are not significantly different ($P > 0.05$): in B, uppercase letter: species-radiation interaction effect and lowercase: species-humidity interaction.

res y Percy 1997). Sin embargo, en años con temporadas de crecimiento muy secas, podría esperarse un efecto negativo sobre el crecimiento.

Por otro lado, con baja disponibilidad lumínica, el incremento en diámetro y en volumen de ciprés y coihue es bajo, lo que en condiciones de naturales aumentaría la probabilidad de supervivencia, dado el menor consumo de carbono, a la espera de la apertura de un claro en el dosel (Chen *et al.* 1996). El ciprés tiende a crecer más en condiciones de radiación intermedia y alta, de manera similar a lo reportado en otros estudios (Gyenge *et al.* 2007, Urretavizcaya and Defossé 2013, Caselli *et al.* 2021). Sin embargo, en nuestro estudio detectamos también una disminución significativa del desarrollo relativo en altura cuando comparamos plantas de alta radiación, respecto a radiación intermedia y baja. Esta limitación del crecimiento podría deberse a que, para evitar el estrés hídrico, el ciprés cierra sus estomas en respuesta a altas demandas evaporativas como las que tienen lugar bajo cielo abierto (Gyenge *et al.* 2007). El coihue tiende a mayor crecimiento en condiciones de luminosidad intermedia, aunque también en alta radiación, coincidiendo con lo reportado en condiciones semi-controladas, por Müller-Using y Schlegel (1980). Para lograr similares condiciones en bosque naturales se debería disminuir el área basal de los rodales a regenerar hasta 8-10 m² ha⁻¹, mejorando a su vez la supervivencia.

Efectos de la radiación y la humedad edáfica sobre los caracteres funcionales. Ambas especies, creciendo bajo distintos niveles de radiación muestran diferencias morfológicas apreciables a simple vista. Hojas delgadas y blandas,

mayor área foliar específica, poca biomasa en raíces y una tasa de respiración baja se han asociado tradicionalmente a ejemplares creciendo a la sombra (Valladares *et al.* 2004). En nuestro estudio el área foliar específica es mayor a menor disponibilidad de radiación, tanto en ciprés como en coihue, coincidiendo con los resultados en otras especies (Niinemets 1998). A su vez, con baja disponibilidad de humedad, el área foliar específica de ambas especies es mayor, probablemente como una estrategia para compensar la ya disminuida capacidad fotosintética. Por otro lado, un mayor peso por unidad de área foliar en ambientes luminosos permite la concentración de más compuestos fotosintéticos por unidad de área, y un menor sombreado dentro de la planta, propiciando que las hojas tomen ventaja del mayor potencial fotosintético a la vez que limitan la evapotranspiración (Niinemets 2001). Esta última estrategia resulta de gran importancia en el contexto del cambio climático, ya que se espera que las condiciones de humedad limitantes sean más frecuentes en la zona de distribución natural de estas especies.

Dado que el área foliar específica es determinada en función del contenido de materia seca y el espesor de la hoja (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), el mecanismo descrito anteriormente se asocia de similar manera al espesor de la hoja. La reducción del área foliar específica en las hojas más expuestas a la radiación, responde a un cambio interno en el espesor de la lámina de la hoja debido a que estas presentarían una mayor cantidad de tejido del mesófilo en empalizada (Uemura *et al.* 2000). Esto resulta en una tendencia a mayor espesor en las hojas más expuestas a la radiación en comparación con las de sombra (Sprugel *et*

al. 1996), como puede observarse en nuestro estudio con ciprés y coihue. Este mayor espesor foliar, generaría a su vez un efecto positivo sobre la eficiencia del uso de agua (Mediavilla *et al.* 2001). En condiciones de baja humedad, a su vez, la diferencia en espesor foliar de ciprés y coihue entre plantas que crecieron con baja y alta radiación, es más grande, dando lugar a un área foliar específica mayor. A su vez, un mayor espesor y fuerza tensil foliar conferirían a las plantas mayor resistencia ante condiciones adversas como el viento, otorgando mayor resistencia mecánica. Sin embargo, el mayor espesor foliar del ciprés no le otorga mayor fuerza tensil frente a coihue, y es esta última especie la que presenta mayor fuerza tensil al aumentar la radiación.

La humedad y la radiación también alteran la razón entre el área foliar y el área de albura de estas especies. Una disminución en la humedad causa un aumento en la proporción de área foliar respecto al área de conducción en el cuello, al comparar las plantas de ambas especies creciendo a baja radiación, respecto a alta. Esto implicaría que una misma unidad de tejido de conducción debe abastecer a una mayor cantidad de hojas, lo que a su vez puede ser contraproducente en situaciones de sequía.

Los rasgos que presentan los ejemplares de sombra, en comparación con los de sol, también se han asociado a las especies tolerantes frente a las intolerantes (Valladares *et al.* 2004), pero en nuestro estudio solo algunos de ellos son evidentes comparando al ciprés (más tolerante a la sombra) con el coihue. El comportamiento interespecífico ante el efecto de la radiación, no es siempre encontrado cuando se comparan especies tolerantes e intolerantes, siendo las evidencias contradictorias en distintos estudios (Niinemets y Kull 1994, Walters y Reich 1999). Estas discrepancias son, en parte, debidas a que la misma tolerancia a la sombra puede alcanzarse mediante diferentes combinaciones de rasgos (Valladares *et al.* 2004). En este caso, el ciprés muestra menor área foliar específica que coihue, coincidiendo con los resultados de la revisión de literatura realizada por Walters y Reich (1999), que indica que especies tolerantes muestran menores áreas foliares específicas que las intolerantes. También el ciprés presenta mayor espesor de la hoja, coincidiendo con los resultados del estudio de Sack *et al.* (2003), donde se comparan especies mediterráneas tolerantes e intolerantes. Estos resultados, aparentemente contraintuitivos, se explican entendiendo que la tolerancia a la sombra se basa en la capacidad de sobrevivir durante largo tiempo, con bajo consumo, para lo cual hojas gruesas y ricas en compuestos secundarios, disminuirían las pérdidas por herbivoría, siendo más adecuadas para este fin, que hojas que sean fotosintéticamente más eficientes (Valladares *et al.* 2004). La menor área foliar específica de ciprés le conferiría ventajas frente al coihue en entornos desfavorables, como una mayor eficiencia en el uso del agua y mayor resistencia a la sequía y a altas temperaturas. Sin embargo, en entornos más favorables, la mayor área foliar específica de coihue le permitiría una mayor captura de carbono, aumentando la capacidad de

mitigación del cambio climático de ese ecosistema, y una mayor producción forestal.

Si bien la asignación de biomasa a las raíces puede ser altamente plástica a lo largo de gradientes de radiación y agua (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), ambas especies muestran patrones similares en el desarrollo de raíces de los primeros 10 cm para los niveles de humedad, y solo se destacaron diferencias en la radiación baja. En estas condiciones se observa una menor producción de raíces y menor proporción respecto a la biomasa total, ya que se asigna más biomasa a la parte aérea, modificando también la razón entre el área foliar y el área de albura. Esta tendencia es similar a la observada por Letourneau (2006) y por Pafundi *et al.* (2014) en experimentos de sombreado con ciprés. Si bien una mayor inversión en la raíz podría tener consecuencias favorables para el crecimiento y supervivencia en condiciones de sequía en el campo, no supondría ninguna ventaja en macetas donde la cantidad de agua en el suelo no suele aumentar con la profundidad (Valladares y Percy 1997). Por debajo de los 10 cm, sin embargo, se observa gran desarrollo de raíces finas de ciprés en el nivel humedad más bajo cuando la radiación es mayor al 45 %, probablemente adoptando una estrategia para maximizar la captura de agua y disminuir el estrés hídrico (Chen *et al.* 1996), mecanismo que no se detecta en coihue. Por su parte, los niveles de radiación intermedios parecen favorecer la producción de biomasa aérea y radical en ambas especies, equilibrando los efectos de los extremos de luminosidad y propiciando un desarrollo balanceado de la planta, característica muy deseable en condiciones de campo.

CONCLUSIÓN

En futuras acciones, ya sea de restauración ecológica con objetivos de conservación o producción, deberá tenerse en cuenta que ambas especies pueden tener un buen desempeño si la humedad del suelo se mantiene por encima del 8 %, siendo en ese caso, la radiación el factor limitante del crecimiento. Sin embargo, el coihue puede presentar menor supervivencia cuando se encuentra en alta radiación y con humedad baja, por lo que no sería adecuado plantarlo en sitios abiertos al Este de su distribución (sitios xéricos) y ser cuidadosos en la selección de sitios méxicos con estas condiciones, prefiriendo aquellos con exposición sur, para disminuir posibles efectos de sequías estacionales. La humedad puede modificar, en conjunto con la radiación, algunos de los caracteres funcionales de estas especies, como el área foliar específica y la razón entre el área foliar y el tejido de conducción en el tallo, lo que alteraría aspectos como la eficiencia en el uso de agua, la resistencia a la sequía y la capacidad de captura de carbono. Ambas especies tienen su mejor crecimiento aéreo y un desarrollo equilibrado entre la parte aérea y radical, cuando crecen en condiciones de radiación cercanas al 50 % respecto a cielo abierto, por lo que son esas las condiciones más adecuadas para su plantación, así como para propiciar el desarrollo de la regeneración natural.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

MC y MFU diseñaron el estudio y el análisis experimental, CEH y MC tomaron los datos en vivero, MC realizó el análisis de los resultados, MC, MFU y GAL contribuyeron con la discusión e interpretación de los resultados. MC preparó el borrador del manuscrito y los cinco autores lo revisaron y corrigieron. MC revisó la versión final.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer las sugerencias de Corina Graciano para el diseño experimental, a Liliana Conzardi por sus consejos en el manejo de las plantas y a Stefano Gianolini por su ayuda en las mediciones de este estudio.

FINANCIAMIENTO

Este estudio fue realizado a través de una beca interna de posgrado del CONICET y financiado por la Unidad para el Cambio Rural (UCAR), PIA 14067; y a través del Proyecto de Unidad Ejecutora CONICET-CIEFAP (4116/16).

REFERENCIAS

- Avery TE, HE Burkhart. 2015. Forest measurements. Illinois, USA. Waveland Press. 456 p.
- Caselli M, MF Urretavizcaya, GA Loguercio, GE Defossé. 2019. Light and moisture conditions suitable for establishing andean cypress and coihue beech seedlings in Patagonia: a nursery approach. *Forest Science* 65(1):27-39. DOI: <https://doi.org/10.1093/forsci/fxy032>
- Caselli M, GA Loguercio, MF Urretavizcaya, GE Defossé. 2020. Developing silvicultural tools for managing mixed forest structures in Patagonia. *Forest Science* 66(1):119-129. DOI: <https://doi.org/10.1093/forsci/fxz052>
- Caselli M, MF Urretavizcaya, GA Loguercio, GE Defossé. 2021. Effects of canopy cover and neighboring vegetation on the early development of planted *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* in north Patagonian degraded forests. *Forest Ecology and Management* 479(1):118543. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118543>
- Caselli M, MF Urretavizcaya, GA Loguercio, GE Defossé. 2022. Weed control and use of tree shelters: Improving restoration success of degraded north Patagonian Forests. *New Forests* 54:179-200. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-022-09912-2>
- Caselli M, GA Loguercio, MF Urretavizcaya, GE Defossé. 2023. Relación entre el índice de área foliar del dosel y el crecimiento de los renovales de coihue y de ciprés de la cordillera. *Ecología Austral* 32:136-150. DOI: <http://dx.doi.org/10.25260/EA.22.32.1.0.1857>
- Chen JM, K Klinka, GJ Kayahara. 1996. Effects of light on growth, crown architecture, and specific leaf area for naturally established *Pinus contorta* and *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* saplings. *Canadian Journal of Forest Research* 26:1149-1157. DOI: <https://doi.org/10.1139/x26-128>
- Di Rienzo JA, F Casanoves, MG Balzarini, L Gonzalez, M Cua-droda, CW Robledo. InfoStat versión 2017. Consultado 10 jul 2023. Disponible en: <https://www.infostat.com.ar/index.php?mod=page&id=46>
- Donoso CZ. 1981. Ecología Forestal. El bosque y su medio ambiente. Quinta edición. Santiago, Chile. Impresos Universitaria. 369 p.
- Donoso PJ, DP Soto, RE Coopman, S Rodríguez-Bertos. 2013. Respuesta temprana de plantaciones de *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus alpina* a la disponibilidad de luz y tamaño de claro en un bosque degradado en el centro sur de Los Andes de Chile. *Bosque* 34(1):23-32. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-92002013000100004>
- Donoso PJ, A Promis, GA Loguercio, HA Beltrán, M Caselli, LM Chauchard, LM Cruz, M González Peñalba, G Martínez Pastur, C Navarro, P Núñez, C Salas-Eljatib, DP Soto, A Vásquez-Grandón. 2022. Silviculture of South American temperate native forests. *New Zealand Journal of Forestry Science* 52:2 DOI: <http://dx.doi.org/10.33494/nzjfs522022x173x>
- Gyenge JE, ME Fernández, T Schlichter. 2007. Influence of radiation and drought on gas exchange of *Austrocedrus chilensis* seedlings. *Bosque* 28(3):220-225. DOI: <https://doi.org/10.4067/s0717-92002007000300006>
- Hendry GAF, JP Grime. 1993. Methods in comparative plant ecology. A laboratory manual. Chapman & Hall, London, U.K. 252 p.
- Letourneau FJ. 2006. Estudio de las interacciones positivas y negativas sobre el crecimiento de *Austrocedrus chilensis* durante una etapa inicial de desarrollo, en un matorral sucesional mésico. Tesis doctoral. San Carlos de Bariloche, Argentina. Universidad Nacional de Comahue. 182 p.
- Mediavilla S, A Escudero, H Heilmeyer. 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology* 21:251-259. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/21.4.251>
- Müller-Using B, F Schlegel. 1980. The development of Chilean *Nothofagus* seedlings in a nursery shading experiment at the University of Valdivia. *Allgemeine Forst-und Jagdzeitung* 151(4/5):79-96.
- Niinemets Ü. 1998. Adjustment of foliage structure and function to a canopy light gradient in two co-existing deciduous trees. Variability in leaf inclination angles in relation to petiole morphology. *Trees Structure and Function* 12:446-451. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004680050173>
- Niinemets Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82(2):453-469. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0453:GSCCOL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0453:GSCCOL]2.0.CO;2)
- Niinemets Ü, K Kull. 1994. Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *Forest Ecology and Management* 70(1-3):1-10. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90070-1](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90070-1)
- Pafundi L, MF Urretavizcaya, GE Defossé. 2014. Improving Survival and Growth of Planted *Austrocedrus chilensis* Seedlings in Disturbed Patagonian Forests of Argentina by Managing Understorey Vegetation. *Environmental Management* 54:1412-1420. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00267-014-0363-2>
- Pafundi L, MF Urretavizcaya, GE Defossé. 2016. Micro-environmental changes induced by shape and size of forest

- openings: effects on *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* seedlings performance in a *Pinus contorta* plantation of Patagonia, Argentina. *Forest Systems* 25(3):e075. DOI: <http://dx.doi.org/10.5424/fs/2016253-08971>
- Pérez-Harguindeguy N, S Díaz, E Garnier, S Lavorel, H Poorter, P Jaureguiberry, MS Bret-Harte, WK Cornwell, JM Craine, DE Gurvich, *et al.* 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Richards L. 1965. Physical condition of water in soil. En Black CA ed. *Methods of Soil Analysis. Part 1. Physical and Mineralogical Properties, Including Statistics of Measurement and Sampling.* Madison, USA. American Society of Agronomy, Inc. p. 128-152. DOI: <https://doi.org/10.2134/agronmonogr9.1.c8>
- Sack L, PJ Grubb, T Marañón. 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain. *Plant Ecology* 168:139-163. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1024423820136>
- Soto DP, PJ Donoso, D Uteau, A Zúñiga-Feest. 2009. Environmental factors affect the spatial arrangement of survival and damage of outplanted *Nothofagus dombeyi* seedlings in the Chilean Andes. *Interciencia* 34(2):100-105. Consultado 10 jul 2023. Disponible en: http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0378-18442009000200006&lng=en&nrm=iso&tlng=en
- Sprugel DG, JR Brooks, TM Hinckley. 1996. Effects of light on shoot geometry and needle morphology in *Abies amabilis*. *Tree Physiology* 16:91-98. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/16.1-2.91>
- Uemura A, A Ishida, T Nakano, I Terashima, H Tanabe, Y Matsumoto. 2000. Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances. *Tree Physiology* 20:945-951. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/20.14.945>
- Urretavizcaya MF, GE Defossé. 2013. Effects of nurse shrubs and tree shelters on the survival and growth of two *Austrocedrus chilensis* seedling types in a forest restoration Experiment in semiarid Patagonia, Argentina. *Annals of Forest Science* 70(1):21-30. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0234-z>
- Valladares F, RW Pearcy. 1997. Interactions between water stress, sunshade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment* 20:25-36. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-8.x>
- Valladares F, I Aranda, D Sánchez-Gómez. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. In Valladares F ed. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante.* Madrid, España. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente. p.335-369. Consultado 10 jul 2023. Disponible en: https://www.academia.edu/20641568/La_luz_como_factor_ecol%C3%B3gico_y_evolutivo_para_las_plantas_y_su_interacci%C3%B3n_con_el_agua
- Veblen TT. 1989. *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research* 19:365-371. DOI: <https://doi.org/10.1139/x89-055>
- Veblen TT, T Kitzberger, BR Burns, A Rebertus. 1996. Perturbaciones y dinámica de regeneración en bosques andinos del sur de Chile y Argentina. *Ecología de los bosques nativos de Chile*:169-198.
- Violle C, M-L Navas, D Vile, E Kazakou, C Fortunel, I Hummel, E Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Walters MB, PB Reich. 1999. Research review. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broadleaved evergreen species differ? *New Phytology* 143:143-154. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00425.x>

Recibido: 10.07.23

Aceptado: 23.12.23