



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado

Facultad de Ciencias Forestales-Programa de Magister en Ciencias Forestales

**EFFECTOS DEL RÉGIMEN LUZ Y LA VEGETACIÓN COMPETITIVA EN EL ESTABLECIMIENTO Y CRECIMIENTO DE SEIS ESPECIES CON DIFERENTES RANGOS DE TOLERANCIA A LA SOMBRA Y DISEÑOS DE PLANTACIÓN PURA Y EN MEZCLA, EN EL SECANO COSTERO DE LA REGIÓN DEL BIOBÍO, CHILE.**

**Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Forestales**

**LUIS ALBERTO SANDOVAL MEDINA**

**CONCEPCIÓN-CHILE**

**2018**

Profesor Guía: Dr. Manuel Sánchez Olate

Dpto. de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales

Universidad de Concepción

**EFFECTOS DEL RÉGIMEN LUZ Y LA VEGETACIÓN COMPETITIVA EN EL ESTABLECIMIENTO Y CRECIMIENTO DE SEIS ESPECIES CON DIFERENTES RANGOS DE TOLERANCIA A LA SOMBRA Y DISEÑOS DE PLANTACIÓN PURA Y EN MEZCLA, EN EL SECANO COSTERO DE LA REGIÓN DEL BIOBÍO, CHILE.**

**Comisión Evaluadora:**

Profesor Guía: Manuel Sánchez Olate  
(Profesor guía) Ingeniero Forestal, Dr.

---

Rolando Rodriguez Leiva  
(Profesor co-guía) Ingeniero Forestal, Dr.

---

Burkhard Müller-Using  
(Comisión evaluación) Ingeniero Forestal, Dr.

---

Director de Postgrado:  
Regis Teixeira Mendonça  
Ingeniero Químico, Dr.

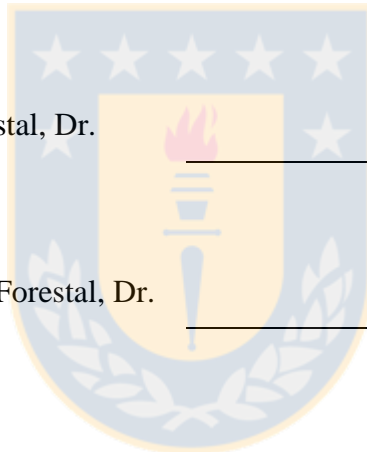
---

Decano Facultad de Ciencias Forestales:

---

Jorge Cancino Cancino  
Ingeniero Forestal, Dr.

---



## AGRADECIMIENTOS

Mis agradecimientos a todos quienes ayudaron en la realización de esta tesis, también a quienes estuvieron a mi lado durante todo el período de estudios, que tan necesario fueron.

Al profesor Rolando Rodríguez, por todo el apoyo prestado antes y durante el transcurso de mis estudios, al profesor Burkhard Muller-Using, por darme la oportunidad de continuar con esta investigación, la cual se enmarca en un convenio de la Facultad de Ciencias Forestales de Universidad de Concepción y CONAF, cuyo objetivo, además de restaurar parte de áreas degradadas en la Reserva Nacional Nonguén, fue generar conocimiento respecto al comportamiento de diversas especies arbóreas plantadas bajo dosel, A mi profesor guía por su disposición, confianza y oportunos comentarios. A todos los profesores, compañeros y administrativos, con los que compartí y me apoyaron en esta etapa, todos ellos de alguna forma contribuyeron a llegar hasta aquí.

Al equipo de Guardaparques de la Reserva Nacional Nonguén, administrador y encargado Áreas Silvestres Protegidas Provincial, por su cooperación, apoyo y cuidado del ensayo.



**TABLA DE CONTENIDOS**

Índice de tablas.....	v
Índice de figuras.....	vi
Resumen.....	vii
Abstract .....	viii
Introducción.....	1
Material y métodos.....	8
Resultados .....	15
Discusión.....	25
Conclusiones.....	33
Bibliografía.....	34
Apéndice.....	42



## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Valores para Biomasa de Vegetación competitiva (Ton/ por ha), crecida en el periodo 2014 a 2016, compitiendo por recurso en plantación bajo dosel, creciendo en forma pura.....	15
Tabla 2: Fuente de variación, Valor-p para el ANOVA de una sola vía de la transmisividad de la radiación solar indirecta (TRSI), efecto de la vegetación competitiva (VCB) sobre la supervivencia de plantas, incremento en diámetro de cuello (Dac) e incremento en altura (H) y su interacción para <i>C. macrocarpa</i> , <i>N. obliqua</i> , <i>N. nervosa</i> y <i>P. menziessii</i> , creciendo bajo dosel de <i>E. globulus</i> y <i>A. melanoxylon</i> en el secano costero de la Región Biobío, Chile.	16
Tabla 3. Valores medios para el diámetro de cuello (Dac) y altura (H) para <i>C. macrocarpa</i> , <i>N. obliqua</i> , <i>N. nervosa</i> , y <i>P. menziessii</i> , en respuesta a TRSI y vegetación competitiva, creciendo bajo dosel de <i>E. globulus</i> y <i>A. melanoxylon</i> en el secano costero de la Región Biobío, Chile.....	17
Tabla: 4. Parámetros estimados ( $\pm$ error estándar) del modelo base de Michaelis-Menten TCR de área basal en función de TRSI para <i>C. macrocarpa</i> , <i>N. obliqua</i> , <i>N. nervosa</i> , y <i>P. menziessii</i> , creciendo bajo dosel de <i>E. globulus</i> y <i>A. melanoxylon</i> en el secano costero de la Región Biobío, Chile. ....	18
Tabla 5: Valores para Biomasa de Vegetación competitiva (Ton/ por ha), crecida en el periodo 2014 a 2016, compitiendo por recurso en plantación bajo dosel, creciendo en mezcla.....	20
Tabla 6. Fuente de variación, valor-p, para ANOVA en respuesta a la transmisividad de la radiación solar indirecta (TRSI) y la especie sobre la sobrevivencia, incremento en el diámetro de cuello e incremento en altura para <i>N. obliqua</i> , <i>N. nervosa</i> , <i>L sempervirens</i> y <i>P. saligna</i> , creciendo bajo dosel de <i>E. globulus</i> y <i>A. melanoxylon</i> , en el secano costero de la Región del Biobío, Chile.....	21
Tabla 7. Valores medios de incremento para el diámetro de cuello (Dac) y altura (H) para <i>N. obliqua</i> , <i>N. nervosa</i> , <i>L sempervirens</i> y <i>P. saligna</i> , creciendo bajo dosel de <i>E. globulus</i> y <i>A. melanoxylon</i> , en el secano costero de la Región del Biobío, Chile.....	21
Tabla 8. Parámetros estimados ( $\pm$ error estándar) de la base del modelo de Michaelis-Menten para TCR en área basal de <i>N. nervosa</i> , <i>N. obliqua</i> , <i>L. sempervirens</i> y <i>P. saligna</i> creciendo bajo dosel de <i>E. globulus</i> en respuesta a TRSI, en el secano coterero de la Región del Biobío, Chile.....	23

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Área de estudio: Ubicación de la Reserva nacional Nonguén, dentro de Zonas Agroecológicas de la VIII Región del Biobío, (Del Pozo y Del Canto, 1999).....	7
Figura 2: Descripción de ensayo en terreno, con las 2 experiencias: plantaciones puras y en mezclas.....	8
Figure 3: Simulación de la humedad de agua en el suelo en el tiempo, durante el período del estudio de 4 años, contrastada con los patrones de precipitación, en el secano costero de la Región del Biobío, Chile.....	14
Figure 4: Comportamiento del estrés hídrico durante el período de estudio de 4 años, en el secano costero de la Región Biobío, Chile.....	14
Figura 5: Efecto de la transmisividad de la radiación solar indirecta sobre la supervivencia de plantas para <i>C. macrocarpa</i> , <i>N. obliqua</i> , <i>N. nervosa</i> y <i>P. menziesii</i> , en el período de estudio, creciendo bajo dosel de <i>E. globulus</i> en el secano costero de la Región del Biobío, Chile. ....	17
Figura 6: Valores observados (rombos) y valores del modelo (líneas) para la tasa de crecimiento en área basal de <i>C. macrocarpa</i> , <i>N. obliqua</i> , <i>N. nervosa</i> , y <i>P. menziesii</i> , creciendo bajo dosel de <i>E. globulus</i> y <i>A. melanoxylon</i> , en respuesta a la transmisividad de la radiación solar indirecta (TRSI) creciendo bajo dosel de <i>E. globulus</i> y <i>A. melanoxylon</i> en el secano costero de la Región Biobío, Chile.....	19
Figura 7. Efecto de la transmisividad de la radiación solar indirecta sobre la supervivencia de plantas para <i>N. nervosa</i> , <i>N. obliqua</i> , <i>L. sempervirens</i> y <i>P. saligna</i> en el período de estudio, creciendo bajo dosel de <i>E. globulus</i> en el secano costero de la Región del Biobío, Chile.....	22
Figura 8. Valores observados (rombos) y valores del modelo (líneas) para la tasa de crecimiento en área basal de <i>N. nervosa</i> , <i>N. obliqua</i> , <i>L. sempervirens</i> y <i>P. saligna</i> creciendo bajo dosel de <i>E. globulus</i> en respuesta a la transmisividad de la radiación solar indirecta (TRSI) en el secano coterio de la Región del Biobío, Chile.....	24

# **EFFECTOS DEL RÉGIMEN LUZ Y LA VEGETACIÓN COMPETITIVA EN EL ESTABLECIMIENTO Y CRECIMIENTO DE SEIS ESPECIES CON DIFERENTES RANGOS DE TOLERANCIA A LA SOMBRA Y DISEÑOS DE PLANTACIÓN PURA Y EN MEZCLA, EN EL SECANO COSTERO DE LA REGIÓN DEL BIOBÍO, CHILE.**

## **RESUMEN**

En el secano costero de la Región del Biobío, Chile, se desarrolló un estudio cuyo objetivo fue analizar el efecto de transmisividad de radiación solar y la competencia con vegetación invasora competitiva en el establecimiento y crecimiento en especies de diferente rango de tolerancia a la sombra, ya sea creciendo en forma pura, como la intolerante *Cupressus macrocarpa*, las semitolerantes *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus nervosa* y la tolerante a la sombra *P. menziesii*, y en mezclas de *N. obliqua*-*P. saligna* y *N. nervosa*-*L. sempervirens*. En el vértice de cada parcela se midió la transmisividad de la radiación solar indirecta. Se obtuvo un modelo de estrés hídrico mediante la relación humedad del suelo y temperatura ambiental. El efecto de la vegetación competitiva se obtuvo mediante 36 parcelas en que se analizó el efecto de la biomasa en la supervivencia, incremento en diámetro y altura. El estrés hídrico se asoció a los períodos de verano, entre enero y marzo, con una duración aproximada de 95 días durante los cuatro años de estudio. Todas las especies creciendo en forma pura y en mezclas, presentaron altas tasas de supervivencia, por lo cual resistieron exitosamente al estrés hídrico. A mayor intolerancia a la sombra, se registraron mayores tasas de incrementos en diámetro de cuello, altura y área basal. En mezclas, se presentó tanto el principio de productividad facilitadora, como competencia interespecífica cuya interacción obedece al principio de producción competitiva. En consecuencia, el reemplazo de la cobertura de monocultivo por un conjunto de especies, establecidas en forma pura o en mezcla, puede ser atractiva desde el punto de vista económico y puede aportar al futuro bosque atributos ecológicos y servicios ecosistémicos necesarios para la comunidad.

Palabras clave: plantaciones bajo dosel, tolerancia a la sombra, efecto de vegetación competitiva, estrés hídrico.

## ABSTRACT

In the coastal rainforest of the Biobío Region, Chile, a study was carried out with the objective to analyse the effect of solar radiation transmissivity and competence with invasive vegetation on the establishment and growth in species of different range of shade tolerance, either growing in pure form, such as the intolerant *Cupressus macrocarpa*, the semi-tolerant *Nothofagus obliqua* and *Nothofagus nervosa* and the shade tolerant *P. menziesii*, and in mixtures of *N. obliqua*-*P. saligna* and *N. nervosa*-*L. sempervirens*. At the apex of each plot the transmissivity of indirect solar radiation was measured. A hydric stress model was obtained by means of the relationship between soil moisture and environmental temperature. The effect of competitive vegetation was obtained through 36 plots in which the effect of biomass on survival, increase in diameter and height was analyzed. Water stress was associated with summer periods, between January and March, with an approximate duration of 95 days during the four years of study. All species growing in pure form and in mixtures, presented high survival rates, for which they successfully resisted water stress. A greater intolerance to the shade, there were higher rates of increases in neck diameter, height and basal area. In mixtures, the principle of facilitating productivity was presented, as well as interspecific competition whose interaction obeys the principle of competitive production. Consequently, the replacement of monoculture cover by a set of species, established in pure or mixed form, can be attractive from the economic point of view and can contribute to the future forest ecological attributes and ecosystem services necessary for the community.



## **INTRODUCCIÓN**

En Chile, la práctica de la agricultura en suelos no aptos provocó su degradación, por lo cual se recurrió a la plantación con especies de rápido crecimiento como la forma más eficaz y eficiente para controlar los procesos erosivos. Sin embargo, en esa época no se vislumbró la susceptibilidad de los ecosistemas chilenos a la invasión o la habilidad que algunas de las especies introducidas tenían para invadir sectores descubiertos y bosques naturales aledaños a las plantaciones. En este sentido, el reemplazo de una cubierta vegetal compuesta por una sola especie o con presencia de especies invasoras, puede contribuir a cumplir diversos objetivos de manejo como es la biodiversidad, belleza escénica o producción de agua (Nyland 2002). En esta perspectiva, las prácticas silvícolas pueden contribuir al reemplazo de la cubierta indeseada, ya que permite manejar las estructuras del dosel con el objetivo de regenerar y reasignar espacios de crecimiento para especies deseadas (Puettmann et al. 2008). Las preguntas sobre qué niveles de recursos o factores ambientales influyen más significativamente en la sobrevivencia de las plántulas ha sido un tema de las últimas décadas (Walters y Reich 1997, Kobe 2006).

## **PLANTACIONES PURAS BAJO DOSEL**

La luz es uno de los principales recursos para la supervivencia y el crecimiento de las plantas, por lo que la existencia de especies de plantas en un ambiente con suministro de luz variable depende de su especialización a diferentes condiciones de luz o a su capacidad para adaptar sus fenotipos a la situación predominante (Valladares 2000, Valladares y Niinemets 2008). En el caso de bosques húmedos templados, la disponibilidad de luz parece ser un importante factor que determina el establecimiento de las plántulas, la supervivencia, y el crecimiento (Canham et al. 1990). La estructura del dosel forestal varía en complejidad entre los diferentes tipos de bosque, aunque existe una relación fundamental entre la estructura del dosel y los factores ambientales que regulan el crecimiento de árboles del dosel inferior (Lieffers et al. 1999). Las interacciones entre la horizontalidad y la distribución vertical del follaje pueden alterar considerablemente el dosel y, por lo tanto, el desarrollo de las plántulas arbóreas bajo este. El conocimiento de estas relaciones da a los silvicultores la capacidad de formular y evaluar prácticas silvícolas que manipulan la estructura forestal con la intención de promover el crecimiento y evitar la

mortalidad en la regeneración natural o artificial de plántulas establecidas bajo dosel (Lhotka y Loewenstein 2015).

Los árboles jóvenes establecidos artificialmente, pueden crecer bajo condiciones de luz contrastantes, desde la luz solar completa en el caso de las plántulas establecidas después de una tala rasa, hasta niveles de luz muy bajos para las plántulas regeneradas naturalmente que se producen bajo cortas de protección (Mountford et al. 2006). En ambientes de alta luminosidad, la capacidad competitiva está relacionada con una serie de rasgos morfológicos y fisiológicos, lo que permite a la planta expandir rápidamente su área foliar sobre sus vecinos debido a un alto contenido de nitrógeno foliar, altas tasas de respiración, de crecimiento, de recambio de la raíz, mayor asignación de carbohidratos al crecimiento del tallo, los brotes y extensión de pecíolos (Bazzaz 1996). Sin embargo, en climas de tipo mediterráneo, las plantas suelen ser sometidas al estrés hídrico y térmico durante el verano. La escasez de precipitaciones durante esta temporada se asocia generalmente con una alta frecuencia de días claros, lo que se traduce en grandes cargas de radiación solar (Larcher 1995). El sobrecalentamiento de las hojas es invariablemente el resultado de una gran afluencia de energía absorbible combinada con una pérdida insuficiente de calor, siendo la radiación solar la fuente de energía más importante bajo condiciones naturales (Larcher 1995). Por lo tanto, algunas especies sacrifican la ganancia de carbono para la conservación del agua y la fotoprotección, adaptando la arquitectura del fuste y utilizando mecanismos fisiológicos para la disipación de energía. Estas respuestas están presumiblemente desencadenadas por la atmósfera seca junto con una radiación elevada (Larcher 1995), para la adaptación de las plantas a ambientes con incertidumbre de recursos limitantes, por ejemplo en climas de tipo mediterráneo y con múltiples tensiones co-ocurrentes (Valladares y Pearce 1997). Entre estas estrategias preventivas, los árboles juveniles que crecen bajo el dosel presentan rasgos morfológicos que responden a la sombra mediante el aumento de sus incrementos laterales de ramas a nivel de la copa, a expensas de incrementos de altura (Stanciou y O'Hara 2006). En cambio para especies intolerantes, que buscan constantemente condiciones de alta luminosidad Vanninen y Mäkelä (2000), la prioridad será el crecimiento en altura, cuando su copa es sombreada.

La luz es el recurso definitorio de adaptación a la sombra y un factor crítico que afecta los rasgos de plantas juveniles (Liefers et al. 1999), aunque las plantas juveniles están expuestas a un

conjunto a condiciones ambientales, como el movimiento del aire, temperatura, el nivel de CO<sub>2</sub>, humedad y nutrientes del suelo (Messier et al. 1999).

Al respecto, Lusk y Del Pozo (2002) analizando 12 especies chilenas de alta y baja tolerancia a la sombra del bosque templado lluvioso, encontraron que las tasas de crecimiento relativo en biomasa aérea en condiciones de altos niveles de luz, presentaron una fuerte correlación con la capacidad fotosintética y que las bajas tasas de mortalidad en condiciones de bajos niveles de luz tuvieron una fuerte correlación positiva con el punto de compensación de luz y capacidad fotosintética. Se considera que la mayor supervivencia a condiciones de poca luz, redundan en una menor tasa de crecimiento. A su vez, las plántulas de especies intolerantes a la sombra, crecen más rápido que las especies semitolerantes o tolerantes a la sombra (Walters y Reich 1997). Por tanto, la supervivencia y crecimiento en condiciones de alta o baja disponibilidad de luz puede atribuirse a diversos factores, la condición de tolerancia o intolerancia a la sombra, transmisividad de la radiación solar a través del dosel, balance de carbono, asignación de biomasa y variables ecofisiológicas como la disminución o aumento en el punto de compensación de la luz (Lusk y Del Pozo 2002).

La intensidad de la luz requerida para alcanzar el punto de compensación varía según la especie, temperatura y condiciones de humedad del suelo (Donoso 1981). Las plantas que requieren plena luz para regenerar y desarrollarse, denominadas plantas intolerantes a la sombra, pueden desarrollarse a pleno sol, hábitats abiertos y bajo la luz directa del sol. En cambio, las plantas tolerantes a la sombra, regeneran en hábitats cerrados o sombríos. Las plantas intermedias, o semitolerantes regeneran y desarrollan mejor en hábitats en situaciones intermedias de luz o sombra, como en bordes de bosques (Donoso 1981). Desde el punto de vista del establecimiento de plantaciones, diversos estudios han demostrado que existe un rango de intensidad de luz en el cual sobrevive y se desarrolla mejor una determinada especie, dando como resultado diferentes comportamientos en el patrón de crecimiento de las especies en su etapa de planta o en la adultez (Weinberger y Ramírez 2001). Por otra parte, la radiación excesiva que reciben las especies plantadas en amplios ambientes lumínicos como es el caso a campo abierto, puede provocar el cierre de estomas como método de autodefensa de la planta, lo que provoca condiciones fisiológicamente inestables para que estas especies puedan sobrevivir (Donoso 1981). Se han reportado diferentes experiencias de plantaciones bajo dosel especialmente en Europa (Madsen 1994, Tognetti et al. 1994, Aranda et al. 2001, Welander and Ottosson 1998, Valladares et al.

2002; Kerr y Haufe 2016). En la región del Biobío de Chile, se han desarrollado diversos experimentos de establecimiento de especies nativas bajo dosel, que han buscado determinar la disponibilidad de luz necesaria para una adecuada supervivencia y crecimiento. Para ello, se han utilizado diferentes esquemas de establecimiento, condiciones ambientales y de manejo cultural, (Jara, 2011; García, 2013; Gómez, 2014; Heinrichs et al. 2016), experiencias con resultados valiosos, donde se destaca la importancia del manejo del ambiente lumínico durante el establecimiento de especies nativas, como además la necesidad de controlar la vegetación competidora del sotobosque (Brandt, 2015).

Sin embargo, experiencias de plantaciones bajo dosel de cubiertas de monocultivos con especies de rápido crecimiento, presentan la dificultad que especies de relativa tolerancia a la sombra como es el caso de *A. melanoxylon* y *G. monspessulana* en nuestra área de estudio, los hace candidatos ideales para colonizar y competir con las especies deseadas nativas o exóticas (Heinrichs 2015), lo que introduce un grado de incertidumbre a esta técnica silvicultural.

## **PLANTACIONES EN MEZCLA BAJO DOSEL**

Casi todas las plantaciones forestales se establecen como monocultivos, pero la investigación ha demostrado que hay ventajas potenciales que se pueden obtener mediante el uso de mezclas de especies cuidadosamente diseñadas en lugar de monocultivos (Kelty 2006). Se ha encontrado una mayor productividad a nivel de rodal en mezclas con dos tipos de interacciones entre especies: i) uso complementario de recursos entre especies que surge del desarrollo de un dosel estratificado (y posiblemente estratificación de raíces); ii) mejora y facilita la nutrición de una especie de madera valiosa, que crece en mezcla con una especie fijadora de nitrógeno (Kelty 2006). Estas mezclas también pueden mejorar el rendimiento económico a través de mayores tasas de crecimiento de árboles individuales y el suministro de múltiples productos comerciales o de subsistencia. Se han utilizado mezclas de plantaciones más complejas entre 5-70 especies para la restauración ecológica de tierras degradadas; estas grandes cantidades de especies de diferentes etapas de sucesión se combinan para reducir la necesidad de una serie de plantaciones secuenciales (Kelty 2006).

Existen evidencias que las mezclas pueden suministrar muchos servicios ambientales, económicos y socioculturales, así como proporcionar bienes y servicios de una manera similar o

incluso mejor que los monocultivos (Gamfeldt et al. 2013). La riqueza de especies de árboles puede generar una variedad de hábitats que promuevan la diversidad de especies vegetales y animales, que habitan el bosque (Paillet et al. 2010), mejorando las condiciones del humus y la fertilidad del suelo (Binkley 2003), la resistencia a las perturbaciones (Griess y Knoke, 2011) y la productividad de rodales por el crecimiento aditivo de las mezclas (Guerricke 2001, Piotto 2007, Paquette y Messier 2011). Sin embargo, estas ventajas pueden ir acompañadas del agotamiento del agua del suelo (Schume et al., 2004), pérdida de la calidad de la madera (Knoke y Seifert, 2008), aumento de los costos de cosecha (Hanewinkel, 2001) u otros inconvenientes que presentan las mezclas en comparación con rodales puros. Por otra parte, las ventajas o desventajas que presentan mezclas o rodales puros pueden incluso cambiar espacialmente (Forrester, 2013) y temporalmente (Lebourgeois et al., 2013; Río et al., 2014) dependiendo de las condiciones prevalecientes del sitio. Necesariamente se necesita una mejor comprensión de las especies respecto de sus rasgos estructurales y funcionales y la dependencia de estos con los rasgos de las condiciones ambientales, lo que parece indispensables para desarrollar un nuevo modelo de producción eficiente que pueden obtenerse de múltiples especies y los recursos que pueden obtener en los ambientes propios de estas especies (Forrester, 2013; Richards et al., 2010). Como la mayoría de los procesos están basados en funciones y servicios de los ecosistemas (por ejemplo, interceptación del agua, interceptación de la luz, hábitats de los animales, calidad de la madera, o estética del paisaje), la sustentabilidad ecológica de una mezcla dependerá de las especies y cómo éstas se estructuran en un ambiente dado, para lo cual se requiere de un análisis más profundo para un resultado exitoso en el establecimiento y manejo silvícola de mezclas de especies (Pretzsch 2014).

Por tanto, se ha creído conveniente analizar la manipulación del dosel de una plantación de *E. globulus* Labill y con un dosel inferior de *Acacia melanoxylon* R.Br., mediante raleo para favorecer el ingreso de luz y reasignar espacios de crecimiento para el establecimiento y desarrollo de especies tolerantes, semitolerantes e intolerantes que permitan a futuro reemplazar bosques exóticos puros o invadidos por especies indeseadas por especies que tengan atributos ecológicos económicos y. que sean aceptables desde el punto de vista social.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio corresponde a la Reserva Nacional Nonguén, situada a 12 km de la ciudad de Concepción, región del Biobío cuya superficie es de 3.054 ha (Figura 1). Su localización geográfica está dada por las coordenadas 39° 35'S; 72° 05'W, inserta en la zona denominada secano costero. El uso actual del suelo es mayoritariamente bosque nativo (79 %), seguido de plantaciones forestales (13 %) y exóticas asilvestradas (4 %). Su clima es templado marítimo con influencia mediterránea, con una temperatura media anual es de 9,1 °C, y la máxima anual llega comúnmente a los 20 °C. El promedio en verano es de 17 °C, mientras que en invierno se llega a una media de 8 °C. El promedio de las precipitaciones anuales es 1110 mm. El período entre mayo y agosto corresponde al de mayor nivel de agua caída. Esto hace que la humedad relativa promedio en el área de estudio llegue a un 66,5 %. La altitud va de los 72 a los 458 msnm. Los suelos proceden principalmente de la disgregación y alteración de rocas metamórficas e intrusivas, característicos de la serie San Esteban. En los sectores que aún mantienen una cobertura de bosque nativo, posee importante aporte de nutrientes orgánicos, sus pendientes son moderadas a fuertes (EULA-Chile 2002).

El ensayo fue establecido por la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Concepción, durante el año 2012, cuyo objetivo fue destacar los beneficios de los bosques seminaturales para restaurar las tierras degradadas como una alternativa económica a las plantaciones de plantaciones. Además de mejorar el conocimiento sobre el comportamiento de las especies seleccionadas, con diferentes grados de tolerancia a la sombra, en cuanto a sobrevivencia y desarrollo, bajo dosel.

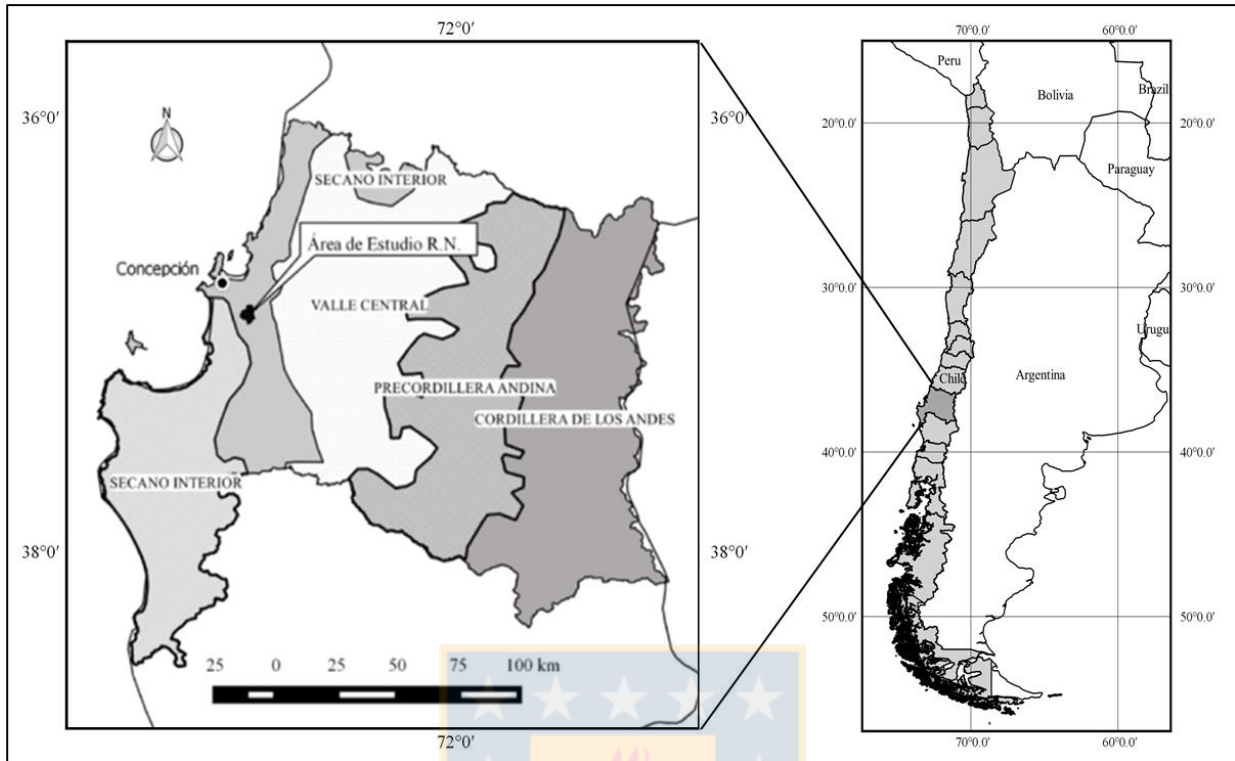


Figura 1: Área de estudio: Ubicación de la Reserva nacional Nonguén, dentro de Zonas Agroecológicas de la VIII Región del Biobío. Fuente: Del Pozo y Del Canto, (1999).

## DISEÑO EXPERIMENTAL

Durante el año 2012, se realizó un raleo fuerte del dosel superior y una limpieza de la totalidad del sotobosque, donde se extrajeron especies arbóreas y arbustivas y herbáceas, dejando cerca del 9% de la densidad original ( $400 \text{ Arb. ha}^{-1}$  y un área basal aproximada de  $20 \text{ m}^2$ ). En formas de establecimientos puros, el diseño experimental correspondió a 2 bloques completamente aleatorios de  $120 \times 20 \text{ m}$ , con una separación de 5 m entre bloques, ya que el terreno no era homogéneo en su pendiente. En cada bloque se instalaron 24 parcelas con un tamaño de  $100 \text{ m}^2$ . Las especies ensayadas fueron *Cupressus macrocarpa* Hartw. ex Gord., *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst., *Nothofagus nervosa* (P. et E.) Oerst. y *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. En formas de establecimientos en mezclas el diseño experimental correspondió a 1 bloque de  $120 \times 20 \text{ m}$ , en que se establecieron dos mezclas: *N. obliqua*-*P. saligna* y *N. nervosa*-*L. sempervirens*, con 3 repeticiones, para cada mezcla (Figura 2).

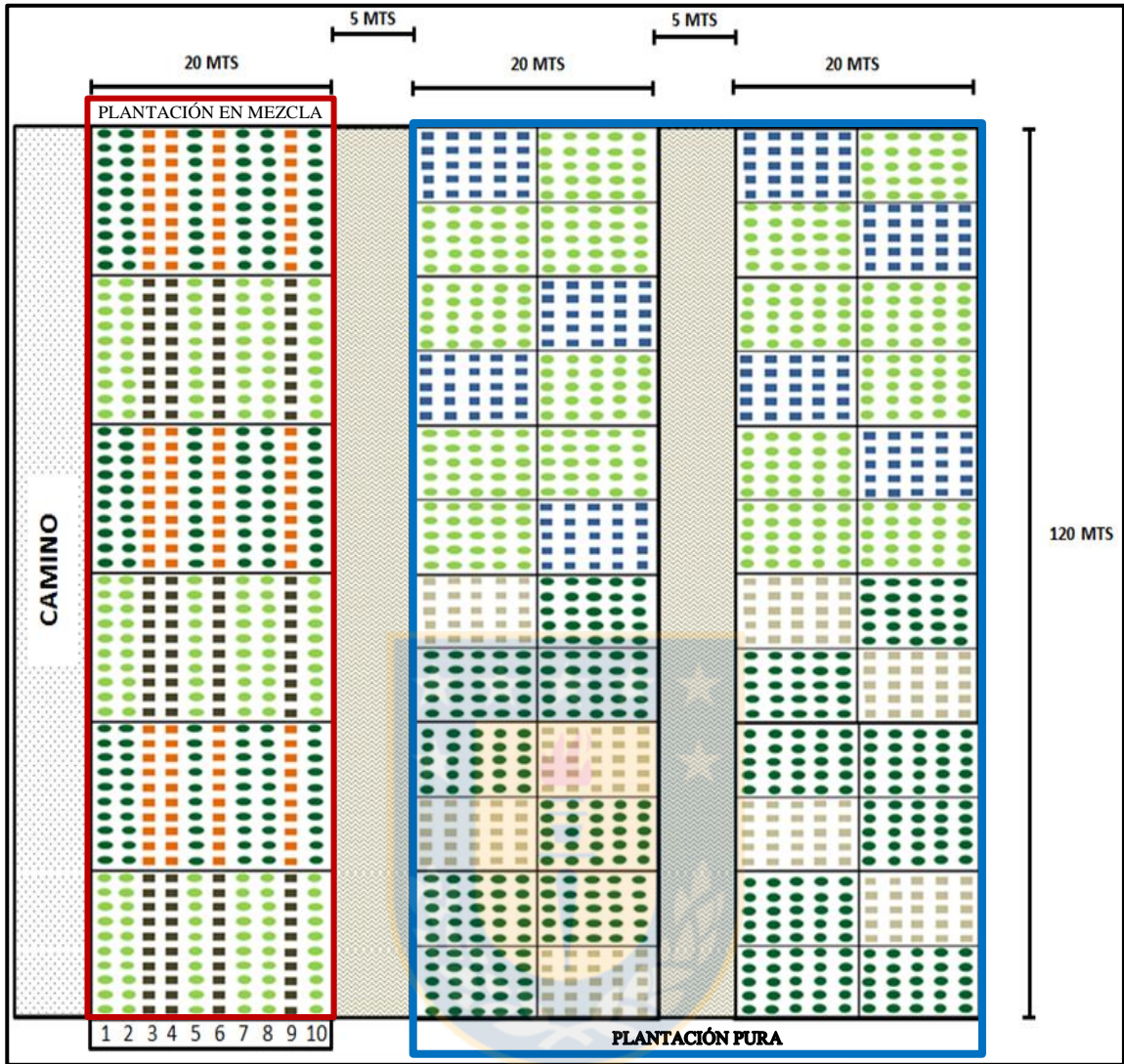


Figura 2: Descripción de ensayo en terreno, con las 2 experiencias: plantaciones puras y en mezclas. Fuente: Elaboración propia.



## MEDICIONES

Las mediciones fueron realizadas durante tres temporadas en plantas vivas, en los años 2013, 2014 y 2016. En cada planta fue medido el diámetro y altura por temporada y se contaron las muertas. Para caracterizar el ambiente lumínico al interior de cada parcela, se midió en el vértice de la parcela, la transmisión de radiación solar directa (TRSD), transmisión de radiación solar indirecta o difusa (TRSI) y transmisión de radiación solar global (TRSG), a la altura de 2 y 0,4 m, utilizando una cámara fotográfica hemisférica Solariscope (Behling SOL300, versión 1.0).

Las mediciones se realizaron en el mes de noviembre, con un cielo nuboso, durante la madrugada desde las 6:00 a 9:00 am, condición ideal para la toma de fotografías hemisféricas, evitando el reflejo de la luminosidad en las copas y los fustes de los árboles. La cámara entregó 7 fotografías en cada obturación y 252 imágenes en total. Para elegir la mejor imagen, se seleccionó de acuerdo con el criterio que minimiza la presencia del color rojo en la imagen y la nitidez de la cobertura vegetal.

Para evaluar el efecto de la vegetación competitiva, se midió la cantidad de biomasa por hectárea producida en igual periodo de tiempo (2014-2016), para lo cual se utilizaron 2 muestras de 1 m<sup>2</sup> por parcela tomadas aleatoriamente en que se cortó la totalidad de la vegetación competitiva, los que fueron trozados y luego pesadas en fresco. En total se utilizaron 36 muestras en el ensayo. De cada muestra se extrajo una sub-muestra para análisis en laboratorio. En laboratorio, estas muestras fueron secadas en horno a 65 °C durante 48 horas o hasta peso constante. El peso seco de cada una de las muestras, se obtuvo mediante una balanza analítica, y utilizando un factor de expansión se obtuvo el peso seco por hectárea.

La medición de humedad del suelo a 20 cm fue realizada por sensores de medición EC-20 que emiten sus niveles a data logger EM-5B (Decagon Devices, Inc., Pullman, WA, USA). El data logger registró cada dos horas la información de humedad y temperatura del suelo. El instrumento de registro poseía puertos en los que se conectan los sensores y se extrajeron los datos por medio de un computador quedando a disposición para análisis. Las mediciones comprendieron el período de 1 de enero de 2012 hasta el 27 de noviembre de 2013. Los valores de temperatura de aire se obtuvieron de la estación meteorológica de la ciudad de Concepción distante 16 km del área de estudio. Las mediciones en formas puras y en la mezcla, se tomaron simultáneamente.

## ÍNDICES ANUALES DE ESTRÉS HÍDRICO

Puesto que las mediciones de humedad no cubren el período completo del estudio, los índices de déficit hídrico se estimaron entre 2012 y 2016 utilizando un modelo predictivo de la disponibilidad de agua en el suelo mediante la relación de la humedad medida en el suelo entre el año 2012 y 2013 con la temperatura del aire (Lakshmi et al., 2003). El modelo es el siguiente:

- Modelo predictivo del agua en el suelo (%)

$$W_{suelo} = int + \sum_{i=1}^{12} \alpha_i M_i + \sum_{i=1}^{12} \beta_i M_i T \quad (1)$$

Dónde:  $W_{suelo}$  es la disponibilidad de agua en el suelo;  $int$ ,  $\alpha_i$ ,  $\beta_i$ ; parámetros del modelo y  $M$  es el mes.

- Índice anual de estrés hídrico ( $f_{sw}$ ) es calculado por (Landsberg y Gower, 1997):

$$f_{sw} = \frac{1}{1 + [(1 - A_{sw} / \max A_{sw}) / SW_{const}]^{SWpower}} \quad (2)$$

Donde  $f_{sw}$  estrés hídrico,  $A_{sw}$  agua disponible en el suelo,  $\max A_{sw}$  máxima disponibilidad de agua en el suelo,  $SW_{const}$  estrés hídrico relacionado con la reducción de la disponibilidad de agua en el suelo y  $SWpower$  valor del exponente que toma valores para los distintos tipos de suelos. En este estudio se adoptó un valor de 0.55 para  $SW_{const}$  y 6 para  $SWpower$  que corresponde a la serie San Esteban de textura franco-limosa (CIREN, 1999).

## ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se analiza el efecto de la luz y de la vegetación competidora en la sobrevivencia y los incrementos en el Dac y H de las seis especies, con un análisis estadístico forma separada, considerando uno para las plantaciones puras y otro para plantaciones en mezcla. Para analizar el efecto de la luz y de la vegetación competidora en los incrementos en el Dac y H de las especies, sólo se utilizaron las 36 plantas centrales de la parcela, dejando 2 hileras (4 metros), de área

buffer con igual tratamiento, para evitar el efecto de borde (Bravo et al., 2012) y todas las plantas de la parcela para evaluar la supervivencia.

## PLANTACIONES PURAS

Para analizar el efecto de la luz y de la vegetación competidora en los incrementos en el Dac y H de las cuatro especies, se utilizó un modelo de ANOVA. El modelo general fue:

$$y_{ijk} = u + \beta_{ij} + \beta_{ij} * Sp_{jk} + W_{jk} + ISF_{ij} + W_{jk} * Sp_{jk} + ISF_{jk} * Sp_{jk} + \varepsilon_{ijk} \quad (3)$$

Dónde:

$y_{ijk}$  respuesta de las plantas a la supervivencia y al incremento en diámetro y altura.

$i, j, k$  i-ésima observación en la planta del j-ésimo bloque y de la k-ésima parcela, respectivamente

$Sp$  las especies *N. obliqua*, *P. saligna*, *N. nervosa* y *L. sempervirens*.

$W$  biomasa del sotobosque

$ISF$  radiación solar indirecta

$\varepsilon_i$  errores aleatorios para las diferentes variables de respuestas.

Se analizó la tasa de crecimiento del área basal relativa (TCR) utilizando el diámetro de cuello, utilizada como respuesta variable utilizando el modelo propuesto Pacala et al., (1994), que se calculó de la siguiente manera:

$$TCR = \frac{\ln d_1 - \ln d_2}{t_1 - t_0} \quad (4)$$

Donde  $TCR$  es la tasa de crecimiento del área basal, como respuesta del modelo,  $d_0$  y  $d_1$  estimada por el diámetro de cuello de las plantas al inicio ( $t_0$ ) y al final ( $t_1$ ) de la temporada de crecimiento, respectivamente. Se consideró que el área basal que utiliza el diámetro de cuello de la planta como una medida que integra el balance de carbono, que se ha demostrado como sensible a la disponibilidad de luz (Pacala et al., 1994; Finzi y Canham 2000; Soto et al., 2015).

Por otra parte, esta ecuación redujo la variación interna de los datos y aumentó la normalidad de los datos (MacFarlane y Kobe 2006).

El modelo que relaciona la tasa de crecimiento de las plantas y la transmisividad de la radiación solar indirecta fue la ecuación (5) de Michaelis-Menten (*sensu* Pacala et al., 1994), que se ha usado ampliamente en estudios similares (Pacala et al. 1994; Coates y Burton 1999; Drever y Lertzman 2001; Kobe 2006; Soto et al., 2015). Los parámetros del modelo se interpretan fácilmente y permiten estadísticas de prueba de diferencias interespecíficas en respuestas al crecimiento como una función de los niveles de luz (*sensu* Pacala et al., 1996; Coates y Burton 1999). El modelo Michaelis-Menten es el siguiente:

$$RTCR_i = \frac{\alpha L_i}{(\alpha/\beta) + L_i} + \varepsilon_i \quad (5)$$

Donde  $TCR_i$  y  $L_i$  son la tasa de crecimiento relativo del diámetro basal y el nivel de luz para el  $i$ th, respectivamente,  $\alpha$  y  $\beta$  son parámetros estimados, y  $\varepsilon_i$  es el término de error aleatorio, que se supuso normalmente distribuida, con una media igual a cero y varianza  $\sigma_\varepsilon^2$ .

La determinación de la significancia de los efectos de las especies en estos modelos se realizó incorporando variables *dummy* asociadas a cada parámetro (Hardy, 1993). En una situación hipotética con datos disponibles de  $z$  especies, se requiere incorporar  $z-1$  variables *dummy* para identificar los datos de  $z-1$  de esas especies. En el caso de datos provenientes de las cuatro especies utilizadas en este estudio, por ejemplo el modelo (2) con variables *dummy* adquiere la estructura (3).

$$RGR_i = \frac{(\alpha + \delta_1 \times (N. obliqua = 1) + \delta_2 \times (N. nervosa = 1) + \delta_3 \times (C. macrocarpa = 1)) \times L_i}{(\alpha + \delta_1 \times (N. obliqua = 1) + \delta_2 \times (N. nervosa = 1) + \delta_3 \times (C. macrocarpa = 1) / \beta) + L_i} + \varepsilon_i \quad (6)$$

Donde  $\alpha$  son los parámetros de los modelos para aquella zona no marcada mediante variables *dummy*;  $\delta_{1,2,3}$  representan la diferencia entre los parámetros obtenidos en la  $i$ -ésima especie y los valores respectivos obtenidos del ajuste para la zona cuyos datos no fueron marcados ( $\alpha$ ). La especie no marcada correspondió a *P. menziesii*.

## PLANTACIONES EN MEZCLAS

Para analizar el efecto de la luz y de la vegetación competidora en los incrementos en el Dac y H de las cuatro especies, se utilizó un modelo de ANOVA. Para construir el modelo de ANOVA sólo se utilizaron las 36 plantas centrales de la parcela y todas las plantas de la parcela para evaluar la supervivencia. El modelo general fue:

$$y_{ijk} = u + \beta_{ij} + \beta_{ij} * Sp_{jk} + TRSI_{jk} * Sp_{jk} + \varepsilon_{ijk} \quad (3)$$

Dónde:

$y_{ijk}$  respuesta de las plantas a la supervivencia y al incremento en diámetro y altura.

$i, j, k$  i-ésima observación en la planta del j-ésimo bloque y de la k-ésima parcela, respectivamente.

$Sp$  las especies.

$TRSI$  transmisividad de la radiación solar indirecta.

$\varepsilon_i$  errores aleatorios para las diferentes variables de respuestas.

La distribución normal de los errores y la homogeneidad de varianza se evaluaron gráficamente. En los datos con residuos que no se ajustaron a los supuestos de normalidad y/o homogeneidad de varianzas se utilizaron transformaciones logarítmicas. Todos los análisis se realizaron por separado para cada especie. Todas las pruebas estadísticas se realizaron mediante el software SAS v. 9.4.

## RESULTADOS

### HUMEDAD DEL SUELO Y ESTRÉS HÍDRICO

El modelo utilizado presentó una varianza explicada de humedad por la temperatura del aire de 68,1% ( $R^2 = 0,681$ ), un valor de precisión utilizando el error medio cuadrático medio ( $REMC$ ) de 30.1 % y sesgo de la diferencia agregada ( $DIFA$ ) de 3.21%. Los estadísticos del modelo indican

que es posible predecir adecuadamente el contenido de humedad del suelo, para todo el período considerado (Figura 2).

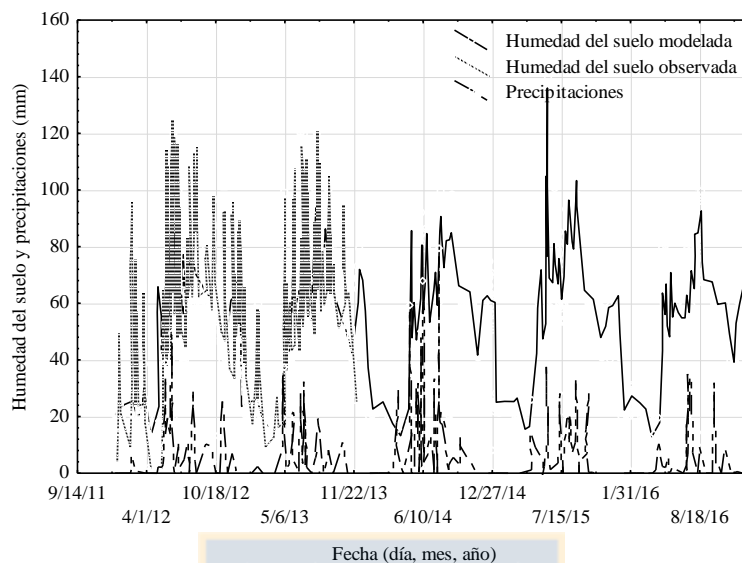


Figure 3: Simulación de la humedad de agua en el suelo en el tiempo, durante el período del estudio de 4 años, contrastada con los patrones de precipitación, en el secano costero de la Región del Biobío, Chile. Fuente: Elaboración propia.

El estrés hídrico varió entre 0,74 (2014) y 0,75 (2015) y no presentó diferencias entre los años considerados en el estudio. El estrés hídrico se presenta entre los meses de enero y marzo, pleno verano en el hemisferio sur. Durante el período de estudio el estrés hídrico varió entre 91 y 95 días del año (Figura 4).

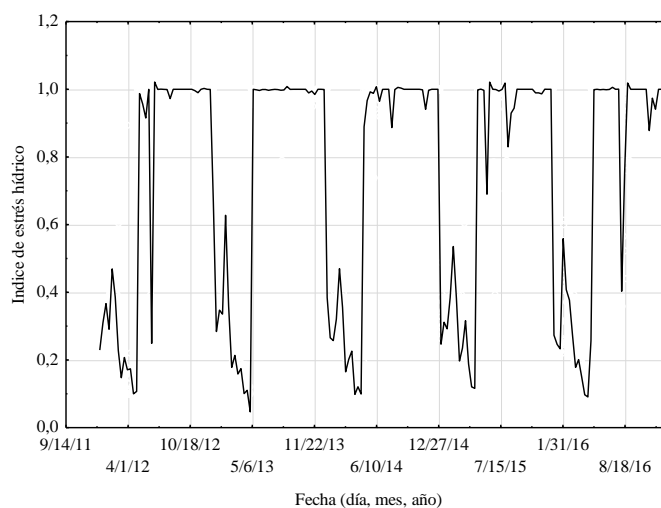


Figure 4: Comportamiento del estrés hídrico durante el período de estudio de 4 años, en el secano costero de la Región Biobío, Chile. Fuente: Elaboración propia.

## EFFECTO DE LA VEGETACIÓN COMPETITIVA Y LUZ EN LA SUPERVIVENCIA DE PLANTAS, INCREMENTO EN DIÁMETRO A LA ALTURA DE CUELLO Y ALTURA EN LAS DIFERENTES ESPECIES, CRECIENDO EN FORMA PURA.

### Incremento en H y Dac

El modelo de análisis de varianza utilizado indicó que el incremento en DAC se ve afectado por la interacción entre la vegetación competitiva desarrollada en el periodo 2014 a 2016, la cual presenta valores de 4,42 a 40,61 ton ha<sup>-1</sup>. (Tabla 1); mientras que la H, además de la vegetación competitiva, está afectada por TRSI (Tabla 2).

Tabla 1: Valores para Biomasa de Vegetación competitiva (Ton/ por ha), crecida en el periodo 2014 a 2016, compitiendo por recurso en plantación bajo dosel, creciendo en forma pura. Fuente: Elaboración propia.

Parcela	Especie	Biomasa (ton ha <sup>-1</sup> )	Parcela	Especie	Biomasa (ton ha <sup>-1</sup> )
7	<i>C. macrocarpa</i>	9.73	13	<i>C. macrocarpa</i>	5.90
7	<i>N. obliqua</i>		13	<i>N. obliqua</i>	
8	<i>C. macrocarpa</i>	4.42	14	<i>C. macrocarpa</i>	4.60
8	<i>N. obliqua</i>		14	<i>N. obliqua</i>	
9	<i>C. macrocarpa</i>	9.92	15	<i>C. macrocarpa</i>	8.24
9	<i>N. obliqua</i>		15	<i>N. obliqua</i>	
10	<i>P. menziessii</i>	9.30	16	<i>P. menziessii</i>	5.23
10	<i>N. nervosa</i>		16	<i>N. nervosa</i>	
11	<i>P. menziessii</i>	17.66	17	<i>P. menziessii</i>	40.61
11	<i>N. nervosa</i>		17	<i>N. nervosa</i>	
12	<i>P. menziessii</i>	7.34	18	<i>P. menziessii</i>	10.18
12	<i>N. nervosa</i>		18	<i>N. nervosa</i>	

Tabla 2: Fuente de variación, Valor-p para el ANOVA de una sola vía de la transmisividad de la radiación solar indirecta (TRSI), efecto de la vegetación competitiva (VCB) sobre la supervivencia de plantas, incremento en diámetro de cuello (Dac) e incremento en altura (H) y su interacción para *C. macrocarpa*, *N. obliqua*, *N. nervosa* y *P. menziessii*, creciendo bajo dosel de *E. globulus* y *A. melanoxylon* en el secano costero de la Región Biobío, Chile. Fuente: Elaboración propia.

Fuente	G.l.	Supervivencia	Incremento en DAC	Incremento en H
		Valor-p	Valo-p	Valor-p
Especie	3	0,6341	0,9345	0,5705
TRSI	1	0,4598	0,3819	0,0001*
VCB	1	0,1769	0,0016*	0,0116
TRSI*Especie	3	0,4990	0,7558	0,8449
VCB*Especie	3	0,3744	0,0002*	0,0298*

La especies son *N. obliqua*, *N. nervosa*, *C. macrocarpa* y *P. menziessii*; TRSI es la transmisividad de la radiación solar indirecta y G.l. son los grados de libertad. El símbolo \* indica diferencias significativa ( $p < 0,05$ ).

### Supervivencia

Aún es muy escaso el tiempo para evaluar la magnitud del efecto de la vegetación competitiva, solo dos años, por lo que sólo se analizó su efecto en respuesta a TRSI. La alta tasa de supervivencia de plantas para las diferentes especies ensayadas no fue afectada por la vegetación competitiva o la luz (Tabla 2) y no se presentaron diferencias significativas entre las diferentes especies en las tasas de supervivencia (test de Tukey), las que variaron entre 87,5 y 94,4 % (Fig. 5).



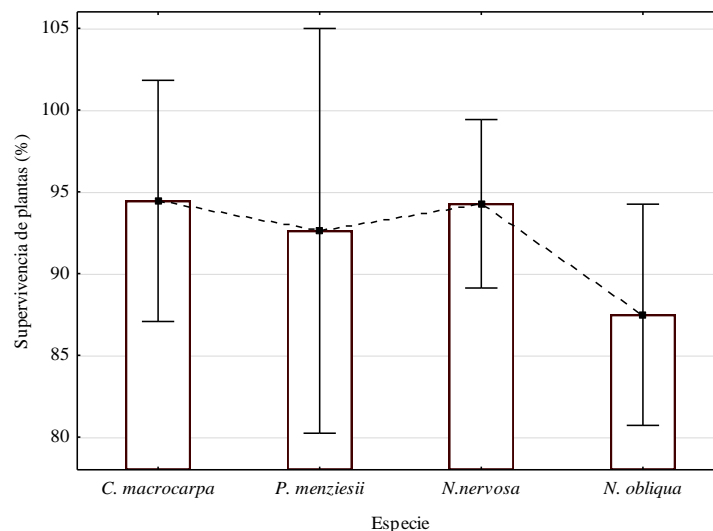


Figura 5: Efecto de la transmisividad de la radiación solar indirecta sobre la supervivencia de plantas para *C. macrocarpa*, *N. obliqua*, *N. nervosa* y *P. menziesii*, en el período de estudio, creciendo bajo dosel de *E. globulus* en el secoano costero de la Región del Biobío, Chile. El símbolo ■ es la media de la supervivencia (test de Tukey) y la barra es el error estándar. Fuente: Elaboración propia.

Se observó que solo *C. macrocarpa* presenta diferencias significativas en el incremento tanto en Dac como H (Tabla 3). El Dac observado en *C. macrocarpa* fue significativamente mayor entre un 63 % y 69 % mayor que *N. nervosa*, *N. obliqua* y *P. menziesii*. En tanto que el incremento en H, para las mismas especies, fue significativamente mayor entre un 49 y 63% (Tabla 3).

Tabla 3. Valores medios para el diámetro de cuello (Dac) y altura (H) para *C. macrocarpa*, *N. obliqua*, *N. nervosa*, y *P. menziessii*, en respuesta a TRSI y vegetación competitiva, creciendo bajo dosel de *E. globulus* y *A. melanoxylon* en el secoano costero de la Región Biobío, Chile. Fuente: Elaboración propia.

Especie	Dac (cm)	H (cm)
<i>C. macrocarpa</i>	1,13268 <sup>a</sup>	110,830 <sup>a</sup>
<i>N. nervosa</i>	0,40974 <sup>b</sup>	50,149 <sup>b</sup>
<i>N. obliqua</i>	0,40420 <sup>b</sup>	56,473 <sup>b</sup>
<i>P. menziesii</i>	0,35073 <sup>b</sup>	43,741 <sup>b</sup>

En las columnas, valores con letras distintas, difieren significativamente (Test de Tukey con  $p < 0,05$ ).

## Efecto de la luz en TCR

En el modelo Michaelis-Menten  $\alpha$  representa la tasa de crecimiento asintótico a altos niveles de luz y  $\beta$  es la tasa de crecimiento asintótico a bajos niveles luz (*sensu* Pacala et al., 1996). El ajuste del modelo y los parámetros de  $\alpha$  y  $\beta$  estimados para todas las especies fueron significativos (Tabla 4). La precisión del modelo alcanzó un nivel aceptable para su uso en este estudio ( $DIFA < 0.3\%$  y  $RMSE < 32\%$ ).

Tabla: 4. Parámetros estimados ( $\pm$  error estándar) del modelo base de Michaelis-Menten TCR de área basal en función de TRSI para *C. macrocarpa*, *N. obliqua*, *N. nervosa*, y *P. menziessi*, creciendo bajo dosel de *E. globulus* y *A. melanoxylon* en el secano costero de la Región Biobío, Chile. Fuente: Elaboración propia.

Parámetro	Estimador	Error estándar	Valor-t	Valor-p	$\sigma^2$	DIFA (%)	RMSE (%)
$\alpha$	0,606	0,0897	6,76	<.0001	0.2621	0.3	32
$\beta$	0,6985	0,1780	3,92	0.0003			
$\delta_1 \times C. macrocarpa = 1$	1,1962	0,1612	7,42	<.0001			
$\delta_2 \times N. obliqua = 1$	0,275	0,1393	1,97	0.0547			
$\delta_3 \times N. nervosa = 1$	0,2283	0,1287	1,77	0.083			

Los parámetros del modelo son  $\alpha$  y  $\beta$  son;  $\delta_1, \delta_2, \delta_2, \delta_3$  son variables dummy;  $\sigma^2$  error estándar residual;  $DIFA$ , diferencia agregada y  $RMSE$  error cuadrático medio.

Se observó una amplia dispersión del crecimiento en función de la luz (Figura 6). El modelo de crecimiento asintótico a los niveles de luz que fueron observados en este estudio, estimó a partir de la Tabla 4 que el parámetro  $\alpha$  fue mayor en *C. macrocarpa* (1,802), seguida de *N. obliqua* (0,881), *N. nervosa* (0,834) y menor en *P. menziessi* (0,606) (Tabla 3; Fig.6).

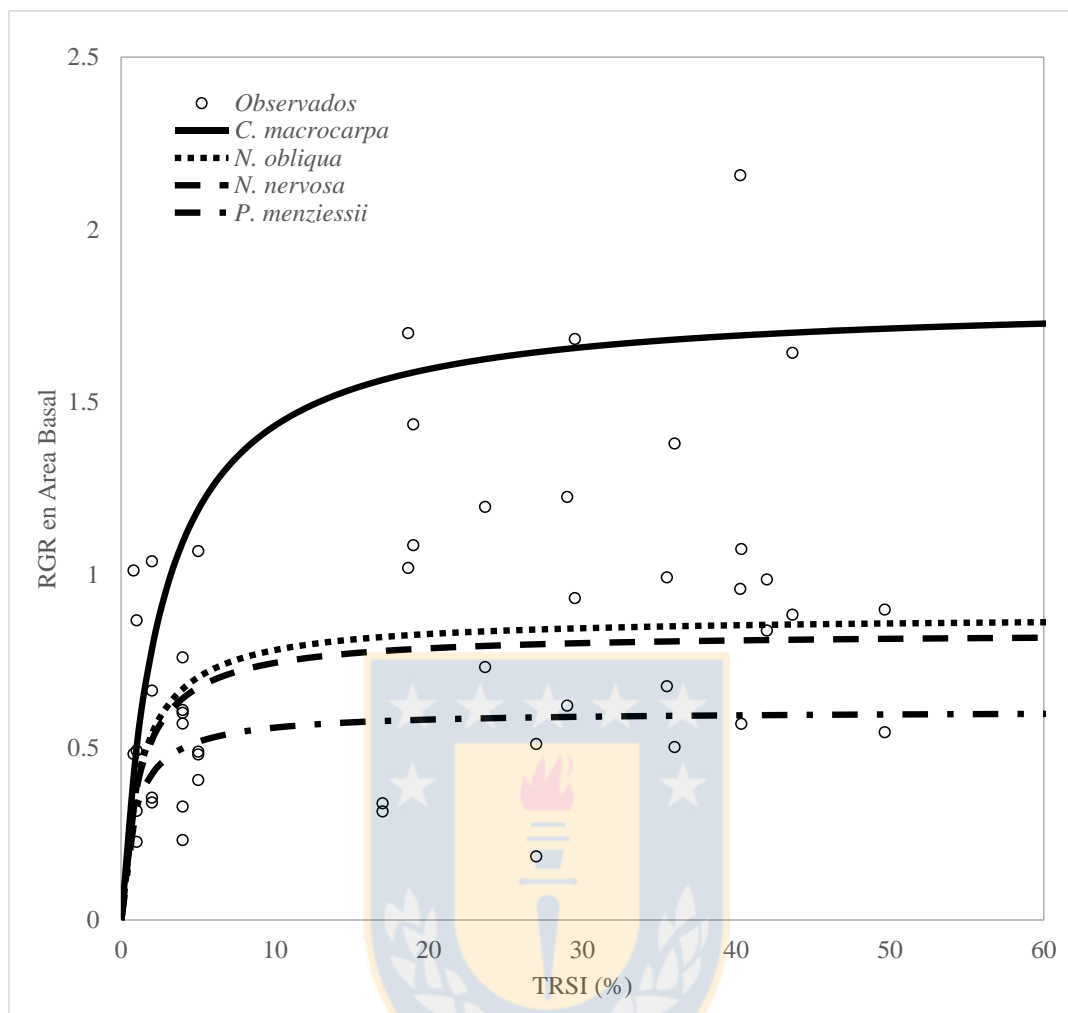


Figura 6: Valores observados (rombos) y valores del modelo (líneas) para la tasa de crecimiento en área basal de *C. macrocarpa*, *N. obliqua*, *N. nervosa*, y *P. menziesii*, creciendo bajo dosel de *E. globulus* y *A. melanoxylon*, en respuesta a la transmisividad de la radiación solar indirecta (TRSI) creciendo bajo dosel de *E. globulus* y *A. melanoxylon* en el secoano costero de la Región Biobío, Chile. Fuente: Elaboración propia.

A su vez, empleando el mismo modelo de crecimiento asintótico, los niveles de luz en la cual el valor máximo de *TCR* fue de 50 % de TRSI en *C. macrocarpa*, para las especies semitolerantes *N. nervosa* fue de 34 % y *N. obliqua* 35 % de TRSI, finalmente para *P. menziesii* fue de 9 % de TRSI (Figura 6).

**EFFECTO DE LA VEGETACIÓN COMPETITIVA Y LUZ EN LA SUPERVIVENCIA DE PLANTAS, INCREMENTO EN DIÁMETRO A LA ALTURA DE CUELLO Y ALTURA EN LAS DIFERENTES ESPECIES, CRECIENDO EN MEZCLAS.**

## Incremento en H y Dac

El modelo de análisis de varianza utilizado indicó que el incremento en Dac fue afectado por la especie y por la transmisividad de la radiación solar indirecta (Tabla 4). Aún es muy escaso el tiempo para evaluar la magnitud del efecto de la vegetación competitiva que en el periodo 2014 a 2016, presenta valores de 14,14 a 61,01 ton ha<sup>-1</sup> (Tabla 5), solo dos años, por lo que solo se analizó su efecto (Tabla 6).

Tabla 5: Valores para Biomasa de Vegetación competitiva (Ton/ por ha), crecida en el periodo 2014 a 2016, compitiendo por recurso en plantación bajo dosel, creciendo en mezcla. Fuente: Elaboración propia.

Parcela	Especie	Biomasa de Vegetación competitiva Ton/ por ha.
1	<i>L sempervirens</i>	27.15
1	<i>N. nervosa</i>	
2	<i>P. saligna</i>	14.14
2	<i>N. obliqua</i>	
3	<i>L sempervirens</i>	29.31
3	<i>N. nervosa</i>	
4	<i>P. saligna</i>	16.77
4	<i>N. obliqua</i>	
5	<i>L sempervirens</i>	25.79
5	<i>N. nervosa</i>	
6	<i>P. saligna</i>	61.01
6	<i>N. obliqua</i>	

Tabla 6. Fuente de variación, valor-p, para ANOVA en respuesta a la transmisividad de la radiación solar indirecta (TRSI) y la especie sobre la sobrevivencia, incremento en el diámetro de cuello e incremento en altura para *N. obliqua*, *N. nervosa*, *L sempervirens* y *P. saligna*, creciendo bajo dosel de *E. globulus* y *A. melanoxylon*, en el secano costero de la Región del Biobío, Chile. Fuente: Elaboración propia.

Fuente	G.L.	Sobrevivencia	Dac	Incremento en H
		Valor-p		
Especie	3	<0,0001*	0,0001*	0,0044*
TRSI	1	0,0123*	<0,0001*	0,1344

Especies son *N. obliqua*, *N. nervosa*, *L. sempervirens* y *P. saligna*; TRSI es la transmisividad de la radiación solar indirecta y G.l. son los grados de libertad. El símbolo \* indica diferencias significativas a  $p < 0,05$ .

El incremento en Dac observado en *P. saligna* fue significativamente mayor que en *L. sempervirens*, aunque no presentó diferencias significativas con *N. obliqua* y *N. nervosa*. El incremento en H, para las mismas especies, fue significativamente mayor en *N. nervosa* que *L. sempervirens*, aunque no presentó diferencias significativas con respecto a *N. obliqua* y *P. saligna* (Tabla 7).

Tabla 7. Valores medios de incremento para el diámetro de cuello (Dac) y altura (H) para *N. obliqua*, *N. nervosa*, *L sempervirens* y *P. saligna*, creciendo bajo dosel de *E. globulus* y *A. melanoxylon*, en el secano costero de la Región del Biobío, Chile. Fuente: Elaboración propia.

Especie	Incremento Dac (mm)	Incremento H (cm)
<i>N.obliqua</i>	3,42 <sup>ab</sup>	31,02 <sup>a</sup>
<i>N. nervosa</i>	3,36 <sup>ab</sup>	37,16 <sup>a</sup>
<i>L. sempervirens</i>	1,98 <sup>b</sup>	17,50 <sup>b</sup>
<i>P. saligna</i>	3,70 <sup>a</sup>	27,63 <sup>ab</sup>

En las columnas con letras diferentes indican diferencias significativas a  $p < 0,05$  (Test de Tukey).

## Supervivencia

Se observó una alta tasa de supervivencia de plantas para las diferentes especies ensayadas fue afectada significativamente por la luz (Tabla 6) en que *N. nervosa* presentó diferencias significativas con respecto a *N. obliqua*, *P. saligna* y *L. sempervirens* (test de Tukey;  $p < 0,05$ ), las que variaron entre 79,4 y 95,5 % (Fig. 7). Esta sobrevivencia es la media del período de análisis (2013-2016), la que no presentó diferencias significativas con respecto de la última medición en 2016.

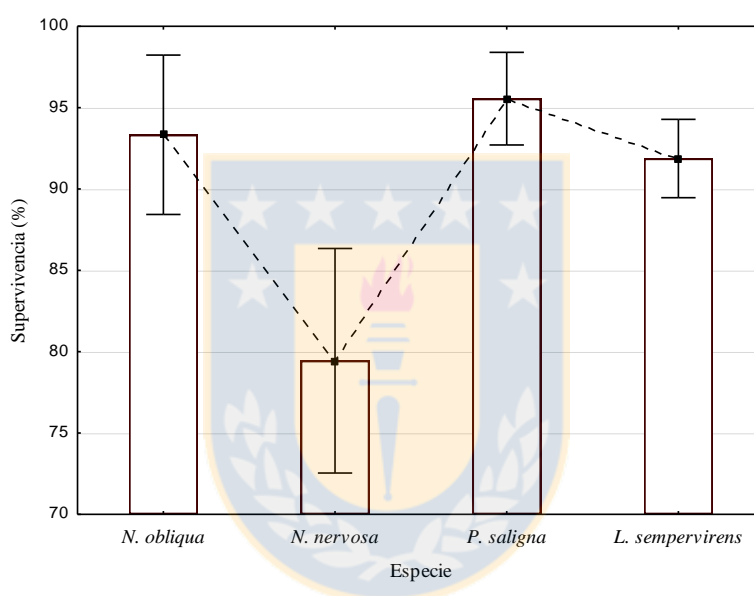


Figura 7. Efecto de la transmisividad de la radiación solar indirecta sobre la supervivencia de plantas para *N. nervosa*, *N. obliqua*, *L. sempervirens* y *P. saligna* en el período de estudio, creciendo bajo dosel de *E. globulus* en el secano costero de la Región del Biobío, Chile. El símbolo ■ es la media de la supervivencia (test de Tukey  $p < 0,05$ ) y la barra es el error estándar. Fuente: Elaboración propia.

## Efecto de la luz en TCR

Se observó una amplia dispersión del crecimiento en función de la luz (Figura 6). El ajuste del modelo y los parámetros estimados fueron significativos (Tabla 3). La precisión del modelo alcanzó valores de  $DIFA < 0.47\%$  y  $RMSE < 27\%$ .

El modelo de crecimiento asintótico para las diferentes especies que conformaron las mezclas a los niveles de luz que fueron observados en este estudio, se estimaron a partir de la Tabla 8, en que el parámetro  $\alpha$  fue significativamente mayor en *N. obliqua* (0,64) respecto de *N. nervosa* (0,54), *P. saligna* (0,53) y menor en *L. sempervirens* (0,52).

Tabla 8. Parámetros estimados ( $\pm$  error estándar) de la base del modelo de Michaelis–Menten para TCR en área basal de *N. nervosa*, *N. obliqua*, *L. sempervirens* y *P. saligna* creciendo bajo dosel de *E. globulus* en respuesta a TRSI, en el secano coterero de la Región del Biobío, Chile. Fuente: Elaboración propia.

Parámetro	Estimador	Error estándar	Valor t	Valor-p	$\sigma^2$	DIFA (%)	RMSE (%)
$\alpha$	0,5318	0,0858	6,20	<0,001	0,26	0,47	27
$\beta$	0,0475	0,0139	3,42	0,0029			
$\delta_1 \times L. sempervirens = 1$	-0,0113	0,1059	-0,11	0,9163			
$\delta_2 \times N. nervosa = 1$	0,0105	0,1071	0,10	0,9233			
$\delta_3 \times N. obliqua = 1$	0,1164	0,1156	1,01	0,3264			

$\alpha$  y  $\beta$  son los parámetros del modelo;  $\delta_1$ ,  $\delta_2$ ,  $\delta_3$  son las variables *dummy*;  $\sigma^2$  error estándar residual; *DIFA*, diferencia agregada y *RMSE* error cuadrático medio.

A su vez, empleando el mismo modelo de crecimiento asintótico, los niveles de luz para un valor máximo de TCR fue de 31 % de TRSI en *N. obliqua*, para *N. nervosa* fue de 29 %, siendo el mismo valor para *P. saligna* y *L. sempervirens* con valores de 28 % de TRSI (Figura 8).

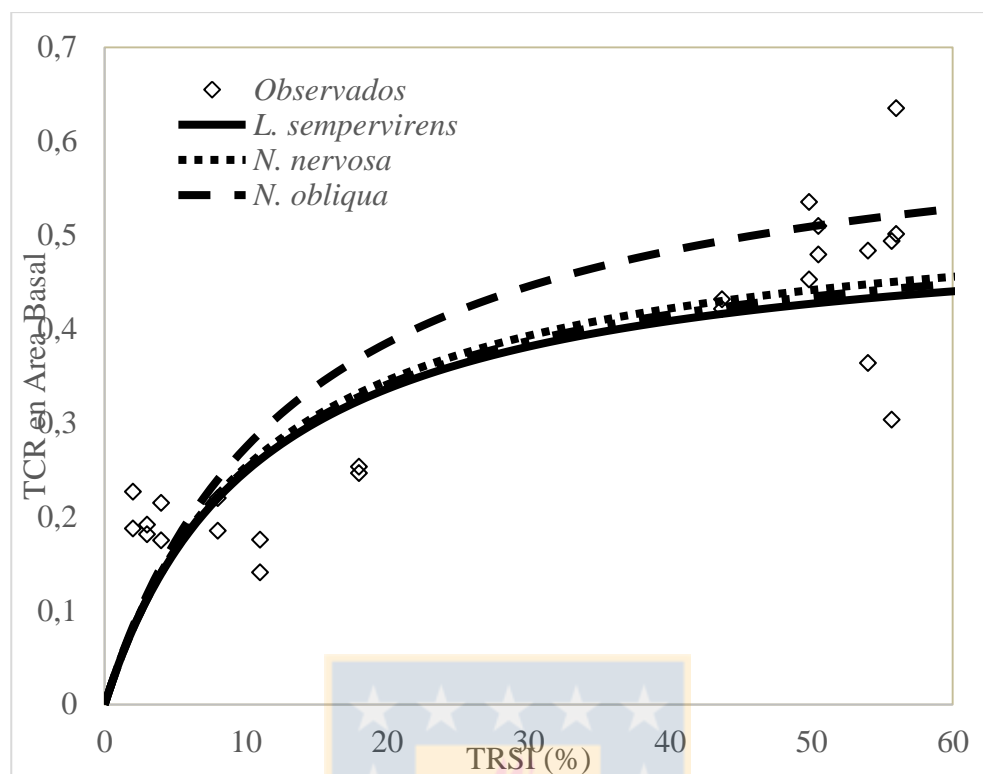


Figura 8. Valores observados (rombos) y valores del modelo (líneas) para la tasa de crecimiento en área basal de *N. nervosa*, *N. obliqua*, *L. sempervirens* y *P. saligna* creciendo bajo dosel de *E. globulus* en respuesta a la transmisividad de la radiación solar indirecta (TRSI) en el secano cotoero de la Región del Biobío, Chile. Fuente: Elaboración propia.

## DISCUSIÓN

### HUMEDAD DEL SUELO Y ESTRÉS HÍDRICO

En climas de tipo mediterráneo, las plantas suelen ser sometidas al estrés térmico durante el verano. La escasez de precipitaciones en verano se asocia generalmente con una alta frecuencia de días claros con grandes cargas de radiación solar (Larcher 1995). Además, disminuye la humedad del suelo y aumenta la temperatura ambiental, factores que juegan un rol fundamental en la silvicultura (Gao et al. 2013) y particularmente en la sobrevivencia de las plantas después de ser establecidas y en su crecimiento. En este estudio, la humedad del suelo pudo ser predicha razonablemente por la temperatura del aire (Hasfurther y Burman 1974, Perreault et al. 2102), como se ha mostrado también en este estudio (Fig. 3). Como en diversas áreas del mundo la



humedad del suelo es crítica en un período marcadamente estacional (Longobard y Khaertdinova, 2015) y en nuestro estudio el estrés hídrico se asocia a los períodos de verano, entre enero y marzo, con una duración aproximada de 95 días, aunque suelen presentarse lluvias ocasionales que reducen dicho estrés (Fig. 4), lo que es típico de la zona mediterránea de Chile. En este estudio, no se encontraron variaciones significativas en la época y el período de estrés hídrico interanual, en los cuatro años de estudio (Fig. 4).

### **EFFECTO DE LA VEGETACIÓN COMPETITIVA Y LUZ EN LA SUPERVIVENCIA DE PLANTAS, INCREMENTO EN DIÁMETRO A LA ALTURA DE CUELLO Y ALTURA EN LAS DIFERENTES ESPECIE, CRECIENDO EN FORMA PURA**

En este estudio, las tasas de supervivencia no fueron afectadas significativamente por el régimen de luz, la vegetación competitiva y condiciones de estrés hídrico, ya que todas las especies establecidas presentaron bajas tasas de mortalidad durante las cuatro temporadas de crecimiento (Fig. 5). Se ha reportado que la especie exótica pionera e intolerante a la sombra *C. macrocarpa*, las plántulas sobreviven mejor a plena luz en el suelo mineral desnudo, siendo muy sensibles a la falta de luz, incluso perdiendo su follaje cuando crece a la sombra (Esser 1994, Rodríguez y Rodríguez 2014). La especie exótica semitolerante *P. menziesii*, con bajos niveles de luz presenta altas tasas de supervivencia, lo cual puede ser explicado porque las plántulas pueden estar asignando preferentemente los hidratos de carbono al desarrollo radicular y permitir la supervivencia (Kobe 1999, Canham et al. 1990). En ambientes mediterráneos del sur de Chile, donde las condiciones climáticas son más extremas, la sombra parcial que brinda el dosel superior mejora la supervivencia de especies de *Nothofagus* (Donoso et al. 2013, Soto et al. 2014).

Estudios anteriores también han sugerido que algunos abrigos de la vegetación vecina (Álvarez y Lara 2008, Soto et al. 2009) o del sotobosque parcialmente abierto (Donoso y Soto 2010, Donoso et al. 2013, Soto et al. 2014), proporcionan una protección que mejora la supervivencia de las plantas de *Nothofagus*. Por tanto, en este estudio se encontró que para un mismo nivel de luz y en condiciones de clima mediterráneo, la condición de tolerancia a la sombra no afecta la supervivencia de plantas y para ello las especies adoptan diferentes estrategias para sobrevivir en un ambiente de estrés hídrico y competencia con la vegetación circundante, para para una misma

condición de sombra (Givnish 1984, Sack et al. 2003). Estos resultados coinciden con otras especies que pueden sobrevivir a la tolerancia a la sombra y estrés hídrico (Lawson y Michler 2014), para lo cual las plantas presentan adaptaciones funcionales, morfológicas o fisiológicas (Sack et al. 2004).

El incremento por especie en Dac estuvo significativamente correlacionado con la vegetación competitiva y H, además estuvo correlacionado con la luz (Tabla 1). La especie exótica intolerante a la sombra *C. macrocarpa* presentó un incremento en Dac y H que fue significativamente mayor que las especies semitolerantes nativas *N. nervosa*, *N. obliqua* y la especie tolerante exótica *P. menziesii* (Tabla 2). El hecho que la altura esté correlacionada con la luz y la vegetación (Tabla 2), sugiere que la especie intolerante para competir mejor, destina recursos a la elongación del fuste, ya que el crecimiento en altura es la principal prioridad (Lundqvist y Valinger 1996, Vanninen y Mäkelä 2000). Este comportamiento, es característico de especies intolerantes a la sombra, en que la necesidad por alcanzar el dosel superior determina que el crecimiento en altura tenga una mayor prioridad (Naidu et al. 1998). En cambio, las adaptaciones de especies semitolerantes a la luz y en competencia con vegetación circundante es reducir la tasa de crecimiento (Percy 2007, Jarčuška y Barna. 2011), aumentando los incrementos laterales de ramas a nivel de la copa, a expensas de incrementos en altura (Stanciou y O'Hara 2006), adaptaciones fisiológicas en el caso de *P. menziesii* en que la tasa neta de asimilación de CO<sub>2</sub> en el punto de saturación de luz aumenta con el incremento de luz (Bond et al. 1999) u otros aspectos de su ecofisiología para utilizar mejor los recursos disponibles del suelo y destinarlos al incremento en altura (Meziane y Shipley 1999, Mailly y Kimmins 1997).

En sitios limitados de agua, el crecimiento de las plantas y la capacidad competitiva se relacionan con rasgos morfológicos y fisiológicos, diseñados para reducir la pérdida de agua y aumentar la eficiencia del uso del agua, la disminución de la conductancia estomática, baja conductividad hidráulica del fuste y adaptando la hoja, disminuyendo el área superficial transpirante a través de su morfología (Balandier et al. 2006). Además, existen importantes gradientes verticales en el suelo tanto en la disponibilidad de nutrientes como de agua, en que los nutrientes generalmente se concentran en gran parte en la capa superior del suelo, mientras que la disponibilidad de agua generalmente aumenta con la profundidad (Sands y Mulligan 1990), lo que permite a las plantas en condiciones de estrés hídrico hacer adaptaciones mecánicas o fisiológicas del sistema radicular, incrementando las raíces finas para explorar por agua a niveles más profundos

(Santantonio y Hermann 1985, Bréda et al. 2006). En consecuencia, en este estudio las diferentes especies no sufrieron un impacto mayor en el crecimiento en su competencia con la vegetación circundante, ya que su eliminación en los dos primeros años, eliminó esta competencia. Sin embargo, como ha sido reportado el rebrote de vegetación a partir de tocones, especialmente de *E. globulus* y *A. melanoxylon*, le permitió a los vástagos alcanzar una altura que compitió por luz con las especies establecidas (Tabla 1) (Balandier et al. 2006).

Una cuestión fundamental es la respuesta de la plasticidad del crecimiento de las especies a la luz, ya que las diferencias de las especies se expresan en los parámetros del modelo Michaelis-Menten (Tabla 3; Figura 4). En este estudio, se observó claramente un orden de tolerancia a la sombra en las diferentes especies en relación con el aumento de TCR (Tabla 3; Figura 4). Las especies con un parámetro de luz asintótica más alta ( $\alpha$ ) y TCR más alta, se considera que son más intolerantes a la sombra que los valores de parámetros de luz más bajos para el caso de especies semitolerantes o tolerantes a la sombra (Pacala et al. 1994; Kobe 1999). El valor más alto lo obtuvo la especie intolerante *C. macrocarpa*, que para competir mejor por luz extiende sus largas ramas y oblicuamente ascendentes y además se adapta bien a diferentes tipos de suelos (Rodríguez y Rodríguez 2014). En el caso de las especies semitolerantes a intolerante a la sombra, *N. obliqua* y la especie semitolerantes *N. nervosa* no presentaron diferencias significativas en el parámetro de crecimiento asintótico con los diferentes niveles de luz (Tabla 3; Figura 4) lo que concuerda con lo reportado por Soto et al. (2015), quienes en su estudio no encontraron diferencias significativas del parámetro de luz asintótica para *N. nervosa* y *N. dombeyi*. Sin embargo, estos resultados no concuerdan con estudios previos en que *N. nervosa* crece en condiciones de baja luminosidad relativa, evaporación reducida y temperaturas ambientales (aire y suelo) moderadas (Weinberger y Ramírez, 2001). En cambio, se ha reportado que *N. obliqua* se comporta como una típica especie que requiere altos niveles de luz, prefiriendo sitios expuestos, con alta luminosidad y evaporación (Weinberger y Ramírez 2001). En el caso de la especie tolerante *P. menziesii*, presentó los valores más bajos en el parámetro de luz asintótica. Se ha reportado que *P. menziesii* es una especie tolerante a la sombra, ya que su fotosíntesis no estaría limitada por la luz (Bassow y Bazzaz 1997) e incluso ha mostrado tolerancia a la sombra aún creciendo bajo dosel de *Populus sp.* (Dickman 2009). En consecuencia, especies exigentes de luz se caracterizan por un crecimiento rápido para superar los árboles vecinos, mientras que las tolerantes se caracterizan por un crecimiento lento y de baja mortalidad que les permite persistir

en ambientes de baja luminosidad (Kobe, 1995). Sin embargo, se ha reportado que el crecimiento de *P. menziesii* es muy sensible a condiciones de sequía, ya que la conductancia estomática en *P. menziesii* disminuye más fuertemente que especies competidoras como *Fagus sylvatica*, por la cual la producción primaria neta disminuye más fuertemente, debido a que las especies competidoras pueden distribuir mejor las raíces finas y por tanto, *P. menziesii* disminuye la tasa de crecimiento en competencia por agua en el suelo (Reyer et al. 2010) En este estudio, *P. menziesii* se comportó como una especie tolerante a la sombra y su crecimiento dependió más bien de la disponibilidad de agua en el suelo (Figura 4).

Las implicancias silvícolas, de acuerdo con los resultados alcanzados por este estudio, indican que es factible el reemplazo de cultivos monoespecíficos, por un conjunto de especies que también pueden ser atractivas desde el punto de vista económico, pero que aportan al bosque futuro atributos ecológicos y servicios ecosistémicos. La intervención mediante raleos, que bajen la densidad a 400 árboles ha<sup>-1</sup>, posibilita el establecimiento de nuevas especies. Sin embargo, si en el raleo la vegetación invasora es sólo cortada, rebrotará a partir de tocones y competirá por agua y luz con las especies establecidas. Por ello, la limpia sistemática del terreno para eliminar la competencia parece ser necesaria, al menos hasta el cierre de copas de las especies establecidas.

### **EFFECTO DE LA VEGETACIÓN COMPETITIVA Y LUZ EN LA SUPERVIVENCIA DE PLANTAS, INCREMENTO EN DIÁMETRO A LA ALTURA DE CUELLO Y ALTURA EN LAS DIFERENTES ESPECIE, CRECIENDO EN MEZCLA**

La alta tasa de supervivencia observada en todas las especies durante los 4 años posteriores al establecimiento, no concuerdan con la mayoría de los estudios de campo que informaron que los rodales forestales se caracterizan generalmente por fuertes tasas de mortalidad durante las primeras etapas de su desarrollo (Fuentes et al. 2011, Donoso y Soto 2010, Donoso et al. 2013). En este estudio, el raleo y la eliminación de la competencia con especies arbustivas y herbáceas fue eliminada en las dos primeras temporadas de crecimiento, en contraste con la situación prevaleciente en condiciones naturales. Sin embargo, en las mezclas *N. obliqua-P. saligna* y *N. nervosa-L. sempervirens*, se produjo una fuerte competencia intraespecífica y la alta tasa de supervivencia podría atribuirse directamente a la fuerte capacidad competitiva de las especies que

constituyeron las mezclas, tal como ha sido sugerido para mezclas de *Fagus sylvatica* y *Acer pseudoplatanus* (Collet et al. 2014). Después de la eliminación del sotobosque, el rebrote especialmente de *A. melanoxylon* que alcanzó en dos años la altura de las especies establecidas explican que aunque las especies presentaran altas tasas de supervivencia, fueron afectadas por el régimen de luz, que pudieran haber afectado especialmente a *N. nervosa* en la cual se observó diferencias significativas en relación a las restantes especies, durante las cuatro temporadas de crecimiento (Tabla 4; Figura 5). Estos resultados difieren con lo reportado por Fuentes et al. (2011) en competencia con *A. dealbata*, ya que *N. obliqua* presenta bajas tasas de supervivencia debido a sus requisitos ecológicos, por su intolerancia a la sombra y su baja resistencia a la sequía, lo que puede limitar su capacidad para competir con árboles exóticos u otros árboles nativos resistentes a la sequía. Estos resultados tan disímiles, pudieran explicarse principalmente porque las especies adoptan diferentes estrategias para sobrevivir en un ambiente de estrés hídrico y competencia con la vegetación circundante y bajo condiciones de sombra (Givnish 1984, Sack et al. 2003). Por el contrario, aunque *N. nervosa* presentó tasas de supervivencia significativamente menores (Figura 5), igualmente fue alta (79%), lo que pudiera explicarse porque es una especie semitolerante a la sombra (Donoso 1981), por lo cual aprovecha la protección natural de individuos en el dosel superior (Donoso 1993). A su vez, la alta supervivencia de *P. saligna* y *L. sempervirens* no fue afectada por la competencia en las mezclas con *Nothofagus*, siendo especies siempreverdes y de tolerancia media a la sombra, mostraron resistencia a las condiciones de estrés hídrico lo que podría relacionarse con adaptaciones mecánicas o fisiológicas del sistema radicular, incrementando las raíces finas para explorar por agua a niveles más profundos (Bréda et al. 2006).

El hecho que las especies de *Nothofagus*, independiente del tipo de mezcla, presentaran los mayores incrementos en Dac correlacionado con la luz y H (Tabla 5), se explicaría porque *N. obliqua*, es una especie considerada como pionera y oportunista en áreas recientemente abiertas por disturbios (Veblen et al. 1996, Donoso 2013) como es la oportunidad de mayor luz debido al raleo del dosel superior. Esta condición se explica por sus características autoecológicas, como la intolerancia a sombra y crecimiento inicial rápido. El alto incremento de *N. nervosa*, en Dac y H revela que puede aprovechar la luz que ingresa a través del dosel y la protección natural de individuos en el dosel superior (Donoso 1993), lo que brinda una condición de media a alta luminosidad, con una protección vertical dada por la densidad residual de árboles de *E. globulus*.

En general, se ha reportado que la relación entre incremento en altura en plantas jóvenes y grado de tolerancia juega un papel importante en las plantaciones mixtas (Menalled et al. 1998). En este sentido, las especies intolerantes crecen rápidamente en altura, ya que asignan más crecimiento al tallo, ramas y tienen copas con baja densidad de área foliar, como es el caso en este estudio de *N. obliqua* y *N. nervosa* (Hagggar y Ewel 1995, Canham et al. 1994, Sheil et al. 2006, Hosseini et al. 2010). Estas especies, pueden formar un estrato superior del dosel que puede absorber una parte importante de luz transmitida que permite sombrear especies tolerantes las que forman una estrato inferior con mayor densidad del área foliar, como *L. sempervirens*. En efecto, *L. sempervirens* se considera una especie que se adapta fácilmente a zonas templadas y de humedad media (Ramírez y Figueroa 1985); sin embargo, cuando sus copas están bajo dosel, en plantaciones jóvenes (alrededor de 15 años), la competencia se produce principalmente por la luz (Uteau y Donoso 2009), por lo cual sacrifican el incremento en H y Dac para sobrevivir. El incremento en Dac y H de *P. saligna* no presentó diferencias significativas con su especie competidora en la mezcla con *N. obliqua* (Tabla 5), lo que se ajusta al principio de productividad facilitadora, en que el crecimiento en Dac y H de una especie compitiendo en mezcla puede beneficiarse del crecimiento de la otra especie (Vandermeer 1988). Este principio se ha observado en plantaciones forestales en mezclas a través de la combinación de una especie fijadora de N respecto de una especie que no fija N (Rougi-Moghaddam 2014) En el caso de la mezcla *P. obliqua*-*P. saligna*, este principio puede tener sustento, ya que se ha fundamentado que todas las especies de la familia *Podocarpaceae*, realizan la formación de nódulos radicales fuertemente colonizados por el hongo micorrízico vesículo-arbuscular, además de un extraordinario desarrollo de micelio extrarradical (Godoy 1993), lo que pudiera contribuir a mejorar el estatus nutricional del suelo, beneficiando a ambas especies de la mezcla.

En cuanto a la plasticidad, se observó que el crecimiento en las mezclas, tendió a un orden de tolerancia, lo que se infiere de los parámetros del modelo Michaelis-Menten (Pacala et al. 1994, Kobe 1999) (Tabla 6; Figura 6). La especie con el valor más alto de  $\alpha$  y TCR en área basal, fue *N. obliqua*. En cambio, las especies semitolerantes a la sombra, *N. nervosa*, *P. saligna* y *L. sempervirens* no presentaron diferencias significativas en el modelo de crecimiento asintótico a los niveles de luz que fueron observados en este estudio, presentando un comportamiento de especies semitolerantes a tolerantes a la sombra. La importancia en la diferencia en las tasas de TCR, pudiera ser muy relevante, ya que si las especies son demasiado similares en sus requisitos,

el mejor competidor eventualmente pudiera excluir a todos los demás y la mezcla se perderá (Chesson 2000). Por el contrario, también se pudiera observar a futuro una coexistencia inestable si las especies son equivalentes en requerimientos de luz y nutrientes, por lo cual mostrarán interferencias y habilidades similares para la competencia. De esta forma, dos especies con crecimiento y características similares de requerimientos por luz, agua y nutrientes tienen competencia interespecífica en la mezcla, que es igual a la competencia intraespecífica en rodales puros (Vandermeer 1989), entonces comenzará el proceso de reemplazo de las especies que permitan la coexistencia a largo plazo de la mezcla (Collet 2014). Para dilucidar estos aspectos, será necesario continuar a futuro con la eliminación de la vegetación competidora y observar la competencia en estas mezclas, cuando se haya producido el cierre de copas, en que las características de la competencia serán marcadamente diferentes (Chesson 2000).

Sin embargo, es necesario destacar que en el caso de *Nothofagus*, es mayor el incremento en Dac y H cuando se establecen en rodales puros (Tabla 2), con respecto a los rodales mixtos (Tabla 5). En efecto, el incremento en Dac en *N. obliqua* fue 15,4% mayor y 45,1% en el incremento en H, establecidas en forma pura que en mezcla. A su vez, en *N. nervosa* el incremento en Dac fue un 18% mayor y el incremento en H fue un 26% mayor, en el establecimiento en forma pura respecto de la plantación en mezcla. A su vez, los valores máximos de TCR fueron similares, los que se aproximaron a un 35 % de TRSI, para las plantaciones establecidas en forma pura y en mezcla, para ambas especies de *Nothofagus*. Ello pudiera explicarse por varias razones. Por ejemplo, los árboles pueden crecer en forma pura o en mezcla, para lo cual pueden variar la estructura de la copa que les permita ocupar el espacio de crecimiento, o bien completar el espacio interior de las copas que dejan los árboles en competencia, pudiendo modificar la cantidad, longitud y ángulo de las ramas para aumentar la intercepción de luz (Pretzsch 2016). Asimismo, la mezcla en relación a la plantación pura puede modificar la alometría de las plantas, ya sea la proporción de la biomasa aérea o la mejora en la relación de la longitud del tallo en relación a la raíz gruesa (Pretzsch 2016), lo que pudiera explicar las diferencias en Dac y H en *N. obliqua* creciendo en forma pura o mezcla.

## CONCLUSIONES

La sustitución de la cobertura original, puede resultar exitosa en la medida que el establecimiento de plantas bajo dosel, maneje cuidadosamente la densidad del dosel superior para controlar la cantidad de luz que llegue a la plantación pura o en mezcla y la necesidad de eliminar sistemáticamente en el tiempo la vegetación competitiva.

En plantaciones puras, se presentan altas tasas de supervivencia en todas las especies, por lo cual resistieron exitosamente al estrés hídrico.

A mayor intolerancia a la sombra, se producen mayores tasas de incrementos en diámetro de cuello, altura y tasas de crecimiento en área basal.

En plantaciones en mezcla, se presenta tanto el principio de productividad facilitadora, así como competencia interespecífica cuya interacción obedece al principio de producción competitiva.

La sustentabilidad ecológica de una mezcla depende de las especies que la conforman y cómo estas se estructuran en un ambiente dado.

El reemplazo de la cobertura de cultivos monoespecíficos por un conjunto de especies, establecidas en forma pura o en mezcla, son atractivas desde el punto de vista económico y aportan al futuro bosque atributos ecológicos y servicios ecosistémicos que facilitan su permanencia en el tiempo.



## BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez C., Lara A. 2008. Crecimiento de una plantación joven en fajas con especies nativas en la Cordillera de Los Andes de la provincia de Valdivia. *Bosque* 29: 181-191. In Spanish.
- Aranda, I., Bergasa, L.F., Gil, L., Pardos, J.A., 2001. Effects of relative irradiance on the leaf structure of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted in the understory of a *Pinus sylvestris* L. stand after thinning. *Annals of Forest Science*. 58:673–680.
- Balandier, P.C., Collet, J.H., Miller, P.E., Reynolds, P. E., Zedaker S.M. 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighboring vegetation. *Forestry*. 79(1):3–27.
- Bassow, S.L. and F.A. Bazzaz 1997. Intra- and inter- specific variation in canopy photosynthesis in a mixed deciduous forest. *Oecologia*. 109 (4): 507-515.
- Binkley, D., 2003. Seven decades of stand development in mixed and pure stands of conifers and nitrogen-fixing red alder. *Canadian Journal of Forest Research*. 33 (11):2274-2279.
- Bazzaz F.A. 1996. *Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge University Press. 320 pp.
- Bond, B.J., Farnsworth, B.T., Coulombe, R.A., Winner, W.E. 1999. Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. *Oecologia*, 120: 183–192.
- Brandt M. 2015. *Entwicklung sechs verschiedener Baumarten unter Schirm im südlichen Zentralchile nach der zweiten Vegetationsperiode*. Tesis de licenciatura en la facultad de estudios para Ciencia forestal y gestión de recursos la Universidad Técnica de Munich.
- Bréda, N., Huc R., Granier A., Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*. 63: 625–644.
- Bravo, S.D.; Espinosa, M.; Valenzuela, L.; Cancino, J.; Lasserre, J.P. 2012. Efecto del raleo en el crecimiento y algunas propiedades de la madera de *Eucalyptus nitens* en una plantación de 15 años. *Maderas. Ciencia y tecnología* 14(3):373-388.
- Canham, Ch., Denslow, J., Platt, W., Runkle, J., Spies, T., White, P. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 20: 620–63.
- Canham, C. D., Finzi, A. C., Pacala, S. W., & Burbank, D. H. 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 337-349.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 31: 343–366.
- CIREN. 1999. Estudio agrológico. VIII Región. Publicación 121. Centro de Información de Recursos Naturales, Santiago, Chile. 550 p.
- Coates, K.D., and Burton, P.J. 1999. Growth of planted tree seedlings in response to ambient light levels in northwestern interior cedar–hemlock forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*. 29: 1374–1382.
- Collet, C., Ningre, F., Barbeito, I., Arnaud, A., Piboule, A. 2014. Response of tree growth and species coexistence to density and species evenness in a young forest plantation with two competing species. *Annals of Botany*. 113(4):711-719.

- Del Pozo, L. y Del Canto, P. 1999. Áreas agroclimáticas y sistemas productivos en la VII y VIII regiones. Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA). Centro Regional de Investigación Quilamapu. Serie Quilamapu N° 113. 115p. Chillán. Chile.
- Dickman, G.J. 2009. Inhibition of conifers growing under a deciduous canopy: degrees, seasonality and causes of suppression.. A thesis submitted in partial fulfilment of the requirements for the degree of Master of Science in Biological Sciences. Montana State University. 136 pp.  
<https://scholarworks.montana.edu/xmlui/bitstream/handle/1/1176/DickmanG1209.pdf?sequence=1>. 01-12-2017.
- Donoso, C. 1981. Ecología forestal. El bosque y su medioambiente. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 369 pp.
- Donoso, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina, variación, estructura y dinámica. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 484 pp.
- Donoso, P.J., Soto, D.P., Schlatter, J.E., Buchner, C.A. 2009. Effects of early fertilization on the performance of *Nothofagus dombeyi* planted in the Coastal Range of south–central Chile. *Ciencias e Investigación Agraria*. 36: 475–486. In Spanish.
- Donoso, P.J., Soto, D.P. 2010. Plantaciones con especies nativas en el centro-sur de Chile: experiencias, desafíos y oportunidades. *Revista Bosque Nativo*. 47: 10 – 17. In Spanish.
- Donoso P., Soto, D., Coopman R., Rodriguez-Bertos S. 2013. Early performance of planted *Nothofagus dombeyi* and *Nothofagus alpina* in response to light availability and gap size in a high-graded forest in the south-central Andes of Chile. *Bosque*. 34(1): 23-32.
- Drever, R.C., K.P. Lertzman. 2001. Light-growth responses of coastal Douglas-fir and western redcedar saplings under different regimes of soil moisture and nutrients. *Canadian Journal of Forest Research*. 31: 2124–2133.
- Esser, L.L. 1994. *Cupressus macrocarpa*. In: Fire Effects Information System, [Online]. U.S.DA, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory (Producer). Available at <https://www.fs.fed.us/database/feis/plants/tree/hesmac/all.html>.
- EULA. 2002. Diagnóstico y zonificación del Parque Metropolitano Fundo Nonguén. Informe Línea de Base, Oficina Asistencia técnica, centro de Ciencias Ambientales, EULA – Chile, Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 258 pp.
- Finzi, A.C., and Canham, C.D. 2000. Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. *Forest Ecology and Management*. 131: 153–165.
- Forrester, D.I., Collopy, J.J., Beadle, C.L., Baker, T.G. 2013. Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on light interception and light-use efficiency in a young *Eucalyptus nitens* plantation. *For. Ecol. Manage.* 288, 21– 30.
- Fuentes, A., Pauchard A., Cavieres, L.A., García, R.A. 2011. Survival and growth of *Acacia dealbata* vs. native trees across an invasion front in south-central Chile. *Forest Ecology and Management*. 261:1003–1009.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusinski, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J., Bengtsson, J. 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Commun.* 4: 1340.
- Gao Z., Xub X., Wan J., Yan H., Huang W., Feng H. 2013. A method of estimating soil moisture based on the linear decomposition of mixture pixels. *Mathematical and Computer Modelling*. 58 (2013) 606–613.
- García J. 2013. Establecimiento de 3 especies nativa bajo diferentes grados de protección en el norte de la Region del Biobío: aplicación de fertilizantes y control de efectos. Memoria

para optar al título de ingeniero forestal. A cargo de Dr. Burkhard Muller-Using y Dr. Eduardo Peña, UDEC.

- Gómez E. 2014. Establecimiento, supervivencia y crecimiento de plantaciones forestales nativas sometidas a diferentes condiciones de luz, en Valle Nonguén, Región del Biobío, Chile. Memoria para optar al Título de Ingeniero Forestal., UDEC.
- Griess, V.C., Knoke, Th. 2011. Growth performance, windthrow, and insects: metaanalyses of parameters influencing performance of mixed-species stands in boreal and northern temperate biomes. *Canadian Journal of Forest Research*. 41:1141-1158.
- Givnish, T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests, in: Medina E., Mooney H.A., Vasquez-Yanes C. (Eds.), *Physiological ecology of plants of wet tropics*, W. Junk Publ. The Hague. pp. 51–84.
- Hanewinkel, M. 2001. Economic aspects of the transformation from even-aged pure stands of Norway spruce to uneven-aged mixed stands of Norway spruce and beech. *For. Ecol. Manage.* 151 (1), 181–193.
- Hasfurther, V.R, Burman R.D. 1974. Soil temperature modelling using air temperature as a driving mechanism. *Trans. ASAE (Am. Soc. Agric. Eng.)* 17: 78-81.
- Heinrichs, S., and Pauchard, A. (2015). Struggling to maintain native plant diversity in a peri-urban reserve surrounded by a highly anthropogenic matrix. *Biodiversity and Conservation*. 24(11), 2769-2788.
- Heinrichs, S., Stiehl, C., & Müller-Using, B. (2016). Can native plant species be preserved in an anthropogenic forest landscape dominated by aliens? A case study from Mediterranean Chile. *Annals of Forest Research*, 59(1), 75.
- Hosseini, S.M., Rouhi-Moghaddam, E.R., Ebrahimi, E., Rahmani, A., Tabari, M. 2010. Growth and nutrition of restored *Quercus castaneifolia* C.A. Mey versus native *Celtis australis* L. tree species: conservation perspectives of Hyrcanian forest (Iran). *Polish Journal of Ecology*, 58(1): 41-54.
- Jara S. Felipe, 2011. Supervivencia y crecimiento con especies nativas en la zona septentrional de la región del Biobío, Chile. Memoria para optar al título de ingeniero forestal. Tesis guiada por Dr. Burkhard Müller-Using y Ph. D. Rafael Rubilar, UDEC.
- Jarčuška, B., Barna, M. 2011. Plasticity in above-ground biomass allocation in *Fagus sylvatica* L. saplings in response to light availability. *Annals of Forest Science*. 54(2): 151-160.
- Kerr G. and Haufe J. 2016. Successful underplanting. A Silvicultural Guide. Edinburgh: Forestry Commission. Version 1.0. [https://www.forestry.gov.uk/pdf/UnderplantingGuideVersion10\\_11October2016.pdf/\\$FILE/UnderplantingGuideVersion10\\_11October2016.pdf](https://www.forestry.gov.uk/pdf/UnderplantingGuideVersion10_11October2016.pdf/$FILE/UnderplantingGuideVersion10_11October2016.pdf).
- Knoke, Th., Seifert, Th. 2008. Integrating selected ecological effects of mixed European beech-Norway spruce stands in bioeconomic modelling. *Ecological Modelling*. 210:487-498.
- Kobe, R. K., Pacala, S. W., Silander, J. A., and Canham, C. D. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological applications*, 5(2), 517-532.
- Kobe, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*. 80: 187–201.
- Kobe, R.K. 2006. Sapling growth as a function of light and landscape-level variation in soil water and foliar nitrogen in northern Michigan. *Oecologia*. 147: 119–133.
- Lakshmi, V, Jackson, T, J, Zehrhuhs, D. 2003. Soil moisture–temperature relationships: results from two field experiments. *Hydrological Processes*. 17: 3041–3057.
- Landsberg, J.J. and S.T. Gower. 1997. Applications of physiological ecology to forest management. Academic Press. San Diego, USA. 354 p.

- Larcher, W. 1995. Physiological plant ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Springer-Verlag, Berlin.
- Lawson S.S, Michler C.H. 2014. Afforestation, restoration and regeneration - Not all trees are created equal. *Journal of Forestry Research*. 25(1): 3-20.
- Lebourgeois, F., Gomez, N., Pinto, P., Mérian, P. 2013. Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *For. Ecol. Manage.* 303, 61–71.
- Lieffers, V., Messier C., Stadt, K., Gendron F., Comeau P. 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 29, 796–811.
- Lhotka J.M. and Loewenstein E.F. 2015. Comparing individual-tree approaches for predicting height growth of underplanted seedlings. *Annals of Forest Science*. 72:469–477.
- Longobard, A. and Khaertdinova, Elina. 2015. Relating soil moisture and air temperature to evapotranspiration fluxes during inter-storm periods at a Mediterranean experimental site. *Journal of Arid Land*. 7(1): 27–36.
- Lundqvist, L. and Valnger, E. 1996. Stem diameter growth of Scots pine trees after increased mechanical load in the crown during dormancy and (or) growth. *Annals of Botany*. 77:59-62.
- Lusk, CH., Del Pozo, A. 2002. Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: Gas exchange and biomass distribution correlates. *Austral Ecology*. 27, 173–182.
- Maas-Hebner, K.G., Emmingham, W.H., Larson, D.J., Chan, S.S. 2005. Establishment and growth of native and conifer seedlings underplanted in thinned Douglas-fir stands. *Forest Ecology and Management*. 208: 331–345.
- MacFarlane, D. W., Kobe, R. K. 2006. Selecting models for capturing tree-size effects on growth-resource relationships. *Canadian Journal of Forest Research*. 36, 1695–1704.
- Mailly, D., and Kimmins, J.P. 1997. Growth of *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga heterophylla* seedlings along a light gradient: resource allocation and morphological acclimation. *Canadian Journal of Botany*. 75: 1424-1435.
- Madsen, P. 1994. Growth and survival of *Fagus sylvatica* seedlings in relation to light intensity and soil water content. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 9: 316–322.
- Menalled, F.D., Kelty, M.J., Ewel, J.J. 1998. Canopy development in tropical tree plantations: a comparison of species mixtures and monocultures. *Forest Ecology and Management*. 104, 249-263.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.C., Claveau, Y., Kelly, C., Lechowicz, M.J. 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 29: 812–823.
- Meziane D. and Shipley, B. 1999. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrients availability. *Plant Cell and Environment*. 22 (5), 447-459.
- Mountford, E., Savill, P., Bebber, D. 2006. Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beech wood in southern England. *Forestry*. 79: 389–408.
- Nyland, R.D. 2002. Silviculture: concepts and applications. Waveland Press, Inc., Long Grove, Illinois. 682 pp.
- Naidu, S. L., DeLucia, E. H., and Thomas, R. B. (1998). Contrasting patterns of biomass allocation in dominant and suppressed loblolly pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(8), 1116-1124.

- Nilsson, U. and Albrektson, A. 1993 Productivity of trees and allocation of growth in young Scots pine trees of different competitive status. *Forest Ecology and Management*. 62, 173–187.
- Pacala, S.W, Canham, C.D., Silande, J.A., Kobe, R.K. 1994. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 24:2172-2183
- Paillet, Y., Bergés, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., de Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.-T., Schmidt, W., Standdovár, T., Tóthmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R. 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*. 24 (1): 101–112.
- Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*. 20 (1):170-180.
- Pearcy, R.W. 2007. Responses of plants to heterogeneous light environments. In: Pugnaire FI Valladares F (eds) *Functional Plant Ecology*. CRC Press, Boca Raton, pp 213–257.
- Perreault S, Chokmani, K., Nolin, M.C., Bourgeois, G. 2012. Validation of a Soil Temperature and Moisture Model in Southern Quebec, Canada. *Soil Science Society of America Journal*. 77 (2): 606-617.
- Piotto, D., 2007. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management*. 255:781–786.
- Pretzsch, H. 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*. 327:251-264.
- Pretzsch, H. 2016. “Growing mixed forests - waste or value for the future”. NordGen Forest Conference, 20.-21. Sept. 2016, Växjö, Sweden. Disponible en: <https://www.nordgen.org/ngdoc/forest/Konferanser/2016/Pretzsch.pdf>. 23/12/2017.
- Puettmann, K.J., Coates, K.D., Messier, C. 2008. A critique of silviculture: managing for complexity. Island Press, Washington. 189 pp.
- Reyer C., Lasch, P., Mohren, G.M.J., Sterck, F.J. 2010. Inter-specific competition in mixed forests of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) and common beech (*Fagus sylvatica*) under climate change – a model-based analysis. *Annals of Forest Science*. 67: 805.
- Richards, A.E., Forrester, D.I., Bausch, J., Scherer-Lorenzen, M. 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiol*. 30 (9), 1192–1208.
- Rougi-Moghaddam, E.R. 2014. Growth, development and yield in pure and mixed Forest Stands. *Int. J. Adv. Biol. Biom. Res.* 2 (10):2725-2730.
- Rodríguez, G., Rodríguez, R. 2014. Estudio taxonómico de especies presentes en el sector Los Guindos, Reserva Nacional Malleco. In: *Estudios Básicos sobre Volumetría, Crecimiento y Taxonomía en Rodales de Coníferas en la Reserva Nacional Malleco Comuna de Collipulli, IX Región de Chile*. Drake, F. y Baldini, A (Eds). Editorial Universidad de Concepción. 7-14 pp.
- Sack, L., Cowan, P.D., Jaikumar, N., Holbrook, N.M. 2003. The ‘hydrology’ of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell & Environment* 26: 1343-1356.
- Sack, L., Sreeter, C.M., Holbrook, N.M. 2004. Hydraulic analysis of water flow through leaves of sugar maple and red oak. *Plant Physiology*. 134:1824-1833.
- Sands R. and Mulligan, DR. 1990. Water and nutrient dynamics and tree growth. *Forest Ecology and Management*. 30:91-111.

- Santantonio, D. and Hermann, R.K. 1985. Standing crop, production, and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon. *Annals of Forest Science*. 42:113-142.
- Schume, H., Jost, G., Hager, H. 2004. Soil water depletion and recharge patterns in mixed and pure forest stands of European beech and Norway spruce. *Journal of Hydrology*. 289 (1):258-274.
- Sheil, D., Salim, A., Chave, J., Vanclay, J., Hawthorne, W.D. (2006). Illumination- size relationships of 109 coexisting tropical forest tree species. *Journal Ecology*. 94: 494-507.
- Soto, D.P., Donoso, P.J., Uteau, D., Zuñiga-Feest A. 2009. Environmental factors affect the spatial arrangement of survival and damage in a outplanted *Nothofagus dombeyi* plantation seedlings in the Chilean Andes. *Interciencia*. 34(2): 100-105. In Spanish.
- Soto, D.P., Donoso, P.J., Puettmann, K.J. 2014. Mortality in relation to growth rate and soil resistance varies by species for underplanted *Nothofagus* seedlings in scarified shelterwoods. *New Forest*. 45(5): 655–669.
- Soto, D.P., Donoso, P.J., Salas, C., Puettmann, K.J. 2015. Light availability and soil compaction influence the growth of underplanted *Nothofagus* following partial shelterwood harvest and soil scarification. *Canadian Journal of Forest Research*. 45: 998–1005.
- Stanciou, P.T. and O'Hara, K.L. 2006. Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forests of Romania. *European Journal of Forest Research*. 125:151–162.
- Tognetti, R., Michelozzi, M., Borghetti, M., 1994. Response to light of shade-grown beech seedlings subjected to different watering regimes. *Tree Physiology*. 14:751-758.
- Uteau, D., Donoso, P.J. 2009. Early individual growth of *Eucryphia cordifolia* and *Laurelia sempervirens* planted under different competition conditions in south-central Chile. *Ciencia e Investigación Agraria*. 36(1):85-96.
- Vanninen, P. and Mäkelä, A. 2000. Needle and stem wood production in Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees of different age, size and competitive status. *Tree Physiology*. 7: 527–533.
- Valladares, F., Wright, S.J., Lasso, E., Kitajima, K., Pearcy, R.W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*. 81: 1925–1936.
- Valladares, F. and Pearce, R.W. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment*. 20: 25-36
- Valladares, F., Chico, J.M., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E., Dreyer, E. 2002. Greater high light seedling tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees, Structure and Function*. 16:395-403.
- Valladares F. and Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 39:237-257.
- Vandermeer J, van Noordwijk M, Anderson J, Ong C, Perfecto I. 1998. Global change and multi-species agroecosystems: concepts and issues. *Agriculture Ecosystems and Environment*. 67: 1–22.
- Veblen, TH., Donoso, P., Kitzberger C, Robertus, A. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forest. En: Edit. (Veblen, R. Hill & J. Read Th.): *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*. Yale University Press, New Haven and London. Cap. 10: 293-353.

- Walters, M.B. and Reich, P.B. 1997. Growth of *Acer saccharum* seedlings in deeply shaded understory of northern Wisconsin: effects of nitrogen and water availability. *Canadian Journal of Forest Research*. 27(2): 237–247.
- Weinberger, P. and Ramírez, C. 2001. Microclima y regeneración natural de Raulí, Roble y Coigüe (*Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*). *Bosque*. 22(1):11-21. In Spanish.
- Welander, T. and Ottosson, B. 1998. The influence of shading on growth and morphology. *Forest Ecology and Management*. 151: 107–119.



**APENDICE**

**PLANTACIONES PURAS**

**Tabla 1: Supervivencia de plantas, en el periodo de estudio, para las diferentes especies, creciendo en forma pura.**

Bloque 2					Bloque 3				
Parcela	Especie	Supervivencia (%) en el periodo			Parcela	Especie	Supervivencia (%) en el periodo		
		2013	2014	2016			2013	2014	2016
7	<i>C. macrocarpa</i>	1.00	1.00	1.00	13	<i>C. macrocarpa</i>	1.00	1.00	1.00
7	<i>N. obliqua</i>	0.93	0.86	0.79	13	<i>N. obliqua</i>	0.85	0.85	0.85
8	<i>C. macrocarpa</i>	0.94	0.89	0.83	14	<i>C. macrocarpa</i>	1.00	1.00	1.00
8	<i>N. obliqua</i>	0.94	0.83	0.83	14	<i>N. obliqua</i>	1.00	1.00	0.96
9	<i>C. macrocarpa</i>	1.00	0.89	0.89	15	<i>C. macrocarpa</i>	1.00	1.00	0.94
9	<i>N. obliqua</i>	0.96	0.96	0.93	15	<i>N. obliqua</i>	1.00	0.89	0.89
10	<i>P. menziessii</i>	1.00	1.00	0.73	16	<i>P. menziessii</i>	1.00	1.00	1.00
10	<i>N. nervosa</i>	1.00	1.00	0.95	16	<i>N. nervosa</i>	0.93	0.93	0.96
11	<i>P. menziessii</i>	1.00	1.00	0.82	17	<i>P. menziessii</i>	1.00	1.00	1.00
11	<i>N. nervosa</i>	1.00	1.00	0.94	17	<i>N. nervosa</i>	1.00	1.00	1.00
12	<i>P. menziessii</i>	1.00	1.00	1.00	18	<i>P. menziessii</i>	1.00	1.00	1.00
12	<i>N. nervosa</i>	0.93	0.85	0.85	18	<i>N. nervosa</i>	1.00	1.00	0.94



**Tabla 2 : Crecimiento en diámetro a la altura de cuello (DAC), incremento en DAC y altura total y su incremento en el periodo de estudio, para las diferentes especies, creciendo en forma pura, Bloque 2.**

Parcela	Especie	Diámetro promedio (mm)			Incremento en diámetro promedio en periodo (mm)		Altura promedio (cm)			Incremento en altura promedio en periodo (cm)	
		Año 2013	Año 2014	Año 2016	2013-2014	2014-2016	Año 2013	Año 2014	Año 2016	2013-2014	2014-2016
7	<i>C. macrocarpa</i>	0.56	1.12	3.17	0.56	2.05	65.28	124.73	282.13	59.45	157.40
7	<i>N. obliqua</i>	0.56	0.72	1.01	0.16	0.29	57.19	63.09	135.95	5.90	72.86
8	<i>C. macrocarpa</i>	0.48	1.08	3.15	0.61	2.07	61.69	119.27	301.73	57.57	182.46
8	<i>N. obliqua</i>	0.57	0.89	1.45	0.32	0.56	65.90	74.46	171.77	8.56	97.31
9	<i>C. macrocarpa</i>	0.45	1.31	3.60	0.86	2.29	52.16	133.75	313.38	81.59	179.63
9	<i>N. obliqua</i>	0.63	1.01	1.64	0.39	0.62	61.72	88.08	213.84	26.37	125.76
10	<i>P. menziessii</i>	0.67	0.88	1.11	0.22	0.22	24.99	45.77	100.73	20.78	54.95
10	<i>N. nervosa</i>	0.65	1.12	1.54	0.47	0.42	59.90	77.77	152.40	17.88	74.63
11	<i>P. menziessii</i>	0.66	0.87	1.45	0.21	0.58	39.93	48.00	122.21	8.07	74.21
11	<i>N. nervosa</i>	0.73	1.15	1.38	0.42	0.23	53.14	92.21	157.24	39.07	65.02
12	<i>P. menziessii</i>	0.69	1.05	1.92	0.36	0.87	29.92	54.88	162.90	24.96	108.02
12	<i>N. nervosa</i>	0.62	1.01	1.79	0.39	0.78	57.44	81.28	208.09	23.84	126.81

**Tabla 3 : Crecimiento en diámetro a la altura de cuello (DAC), incremento en DAC y altura total y su incremento en el periodo de estudio, para las diferentes especies, creciendo en forma pura, Bloque 3.**

Parcela	Especie	Diámetro promedio (mm)			Incremento promedio en periodo (mm)		Diámetro promedio (mm)			Incremento promedio en periodo (mm)	
		Año 2013	Año 2014	Año 2016	2013-2014	2014-2016	Año 2013	Año 2014	Año 2016	2013-2014	2014-2016
13	<i>C. macrocarpa</i>	0.44	1.02	2.17	0.58	1.16	45.83	114.84	243.22	69.01	128.38
13	<i>N. obliqua</i>	0.50	0.80	1.48	0.30	0.67	50.17	70.35	148.96	20.18	78.61
14	<i>C. macrocarpa</i>	0.49	1.01	1.95	0.52	0.95	50.71	115.26	248.56	64.55	133.29
14	<i>N. obliqua</i>	0.49	0.84	1.20	0.35	0.36	52.03	84.73	165.88	32.70	81.16
15	<i>C. macrocarpa</i>	0.43	1.00	2.37	0.57	1.38	48.68	114.58	265.29	65.91	150.71
15	<i>N. obliqua</i>	0.48	0.81	1.32	0.32	0.51	49.28	82.34	177.56	33.05	95.23
16	<i>P. menziessii</i>	0.56	0.81	1.31	0.25	0.50	27.41	55.78	122.89	28.37	67.11
16	<i>N. nervosa</i>	0.53	0.97	1.46	0.44	0.49	51.40	81.48	170.54	30.08	89.06
17	<i>P. menziessii</i>	0.57	0.77	1.08	0.21	0.30	27.28	45.49	91.83	18.21	46.34
17	<i>N. nervosa</i>	0.51	0.94	1.19	0.43	0.25	53.68	83.89	131.19	30.21	47.29
18	<i>P. menziessii</i>	0.54	0.75	1.03	0.22	0.28	24.21	46.48	98.06	22.27	51.58
18	<i>N. nervosa</i>	0.47	0.77	1.08	0.30	0.31	55.63	70.36	113.53	14.73	43.17

**Tabla 4 : Valores de Transmisión de radiación solar indirecta (TRSI), en el periodo de estudio, para las diferentes especies, creciendo en forma pura.**

Parcela	Especie	Medición de luz en 2 alturas: Transmisión de radiación solar indirecta (TRSI), en %.		
		Año 2012	Año 2016	
		2 metros	2 metros	0,4 metros
7	<i>C. macrocarpa</i>	53	2	1
7	<i>N. obliqua</i>			
8	<i>C. macrocarpa</i>	63	5	0.4
8	<i>N. obliqua</i>			
9	<i>C. macrocarpa</i>	60	0.8	0.4
9	<i>N. obliqua</i>			
10	<i>P. menziessii</i>	60	1	0.5
10	<i>N. nervosa</i>			
11	<i>P. menziessii</i>	61	27	6
11	<i>N. nervosa</i>			
12	<i>P. menziessii</i>	61	4	0.4
12	<i>N. nervosa</i>			
13	<i>C. macrocarpa</i>	42	4	2
13	<i>N. obliqua</i>			
14	<i>C. macrocarpa</i>	27	2	2
14	<i>N. obliqua</i>			
15	<i>C. macrocarpa</i>	27	1	0.4
15	<i>N. obliqua</i>			
16	<i>P. menziessii</i>	33	5	0.5
16	<i>N. nervosa</i>			
17	<i>P. menziessii</i>	41	4	0.4
17	<i>N. nervosa</i>			
18	<i>P. menziessii</i>	44	17	5
18	<i>N. nervosa</i>			

## PLANTACIONES EN MEZCLA

**Tabla 5: Supervivencia de plantas, en el periodo de estudio, para las diferentes especies, creciendo en mezcla.**

Parcela	Especie	Supervivencia (%) en el periodo		
		2013	2014	2016
1	<i>L sempervirens</i>	100.0	92.5	90.0
1	<i>N. nervosa</i>	85.0	81.7	66.7
2	<i>P. saligna</i>	100.0	100.0	100.0
2	<i>N. obliqua</i>	93.3	93.3	91.7
3	<i>L sempervirens</i>	100.0	100.0	97.5
3	<i>N. nervosa</i>	86.7	85.0	85.0
4	<i>P. saligna</i>	95.0	95.0	92.5
4	<i>N. obliqua</i>	90.0	90.0	86.7
5	<i>L sempervirens</i>	90.0	87.5	82.5
5	<i>N. nervosa</i>	83.3	80.0	61.7
6	<i>P. saligna</i>	95.0	92.5	90.0
6	<i>N. obliqua</i>	95.0	95.0	91.7

**Tabla 6: Crecimiento en diámetro a la altura de cuello, su incremento y altura total y su incremento en el periodo de estudio, para las diferentes especies, creciendo en mezcla.**

Parcela	Especie	Diámetro promedio (mm)			Incremento promedio en diámetro en periodo (mm)		Altura promedio (cm)			Incremento promedio en altura en periodo (cm)	
		Año 2013	Año 2014	Año 2016	2013-2014	2014-2016	Año 2013	Año 2014	Año 2016	2013-2014	2014-2016
1	<i>L sempervirens</i>	0.41	0.63	0.98	0.23	0.17	24.40	39.45	70.07	14.93	15.42
1	<i>N. nervosa</i>	0.58	0.89	1.29	0.37	0.21	61.15	79.51	119.19	22.06	20.28
2	<i>P. saligna</i>	0.72	1.15	1.77	0.49	0.31	58.87	83.03	134.55	28.58	25.76
2	<i>N. obliqua</i>	0.53	0.88	1.24	0.43	0.19	53.23	76.08	130.68	30.82	27.96
3	<i>L sempervirens</i>	0.34	0.63	0.90	0.32	0.13	26.53	42.32	85.79	17.34	21.74
3	<i>N. nervosa</i>	0.64	1.06	1.41	0.46	0.19	70.99	92.04	158.71	26.61	35.15
4	<i>P. saligna</i>	0.77	1.21	1.76	0.50	0.31	52.61	77.98	137.06	30.39	31.75
4	<i>N. obliqua</i>	0.60	1.02	1.60	0.47	0.29	61.14	100.57	177.70	43.32	38.15
5	<i>L sempervirens</i>	0.35	0.47	0.77	0.19	0.15	19.39	30.28	74.90	13.79	21.80
5	<i>N. nervosa</i>	0.61	1.01	1.67	0.44	0.34	56.73	89.75	186.41	35.08	46.99
6	<i>P. saligna</i>	0.76	1.09	1.60	0.36	0.25	53.82	73.31	128.69	21.73	27.62
6	<i>N. obliqua</i>	0.66	1.07	1.54	0.45	0.23	61.66	99.00	181.81	41.67	41.06

**Tabla 7: Valores de Transmisión de radiación solar indirecta (TRSI), en el periodo de estudio, para las diferentes especies, creciendo en mezcla.**

Parcela	Especie	Medición de luz en 2 alturas: Transmisión de radiación solar indirecta o difusa (TRSI, %).		
		Año 2012	Año 2016	
		2 metros	2 metros	0,4 metros
1	<i>L sempervirens</i>	61	8	1.0
1	<i>N. nervosa</i>			
2	<i>P. saligna</i>	73	4	2.0
2	<i>N. obliqua</i>			
3	<i>L sempervirens</i>	73	11	1.0
3	<i>N. nervosa</i>			
4	<i>P. saligna</i>	74	2	1.0
4	<i>N. obliqua</i>			
5	<i>L sempervirens</i>	78	18	2.0
5	<i>N. nervosa</i>			
6	<i>P. saligna</i>	79	3	0.5
6	<i>N. obliqua</i>			