

Influencia de factores bióticos y abióticos en el crecimiento de la regeneración pre- y post-cosecha en un bosque de *Nothofagus pumilio*

Influence of biotic and abiotic factors on the growth of pre- and post-harvest regeneration in a *Nothofagus pumilio* forest

Guillermo Martínez Pastur ^{a*}, Juan Manuel Cellini ^b, Marcelo Daniel Barrera ^b,
María Vanessa Lencinas ^a, Rosina Soler ^a, Pablo Luis Peri ^c

*Autor de correspondencia: ^a Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Houssay 200 (9410) Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina, gpastur@conicet.gov.ar

^b Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Laboratorio de Investigación de Sistemas Ecológicos y Ambientales (LISEA), Diagonal 113 n° 469 (1900) La Plata, Buenos Aires, Argentina.

^c Universidad Nacional de la Patagonia Austral (UNPA), Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), cc 332 (9400) Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina.

SUMMARY

To propose new silvicultural practices, it is necessary to understand the involved ecosystem processes and the impact that they produce. The proposed practices generated several questions related to remnant tree stability, the seedling bank, seed production, regeneration dynamic and the influence of biotic and abiotic damages. The objective was to determine the influence of biotic (forest structure, seedling bank, seed production and browsing by *Lama guanicoe*) and abiotic factors (damages by freezing or drought) in the growth of pre- and post-harvest regeneration in a *Nothofagus pumilio* stand under shelterwood cutting over 20 years. Monitoring surveys of forest structure and regeneration dynamics were conducted in ten permanent plots. Results showed that the remaining overstory trees reduce their basal area after harvesting (22.3 to 10.7 m² ha⁻¹), varying their crown cover/basal area ratio (1.1 to 6.5). Also, this study suggest that: (i) recruitment, survival and growth of pre- and post-harvest regeneration is a result of the interaction of several factors, e.g. pre-existing seedling bank, post-harvest seeding production, and the biotic and abiotic damages, being more sensitive during the first four years; (ii) pre- and post-harvest plants are the responsible for generating the future forests; and (iii) abiotic factors (freezing or drought) produce higher growth loss than that produced by biotic ones (browsing). In this sense, permanent plots for long-term monitoring allow identifying the risk factors of the proposed silvicultural practices.

Key words: shelterwood cutting, stability of remnant forest, regeneration dynamics, growth, *Lama guanicoe*.

RESUMEN

Para definir nuevas prácticas silvícolas es necesario conocer los procesos ecosistémicos involucrados y los impactos que generan. Las propuestas implementadas generaron diversos interrogantes relacionados al dosel remanente, el banco de plántulas, la producción de semillas, la dinámica de la regeneración, y la influencia de daños bióticos y abióticos. El objetivo fue determinar la influencia de factores bióticos (estructura forestal, banco de plántulas, producción de semillas y ramoneo por *Lama guanicoe*) y abióticos (daños por heladas y desecamientos) en el crecimiento de la regeneración pre- y post-cosecha en un rodal de *Nothofagus pumilio* intervenido mediante una corta de protección luego de 20 años. Se realizaron monitoreos de estructura forestal y la dinámica de la regeneración en 10 parcelas permanentes. Los resultados determinaron que el dosel remanente disminuyó paulatinamente su área basal después de la cosecha (22,3 a 10,7 m² ha⁻¹), variando su relación cobertura/área basal (1,1 a 6,5) indicando una recuperación. También surgió que: (i) el establecimiento, supervivencia y crecimiento de la regeneración pre- y post-cosecha fue el resultado de la interacción de varios factores, e.g. banco de plántulas pre-existentes, producción de semillas post-cosecha, y los daños bióticos y abióticos, siendo más sensibles durante los primeros cuatro años; (ii) las plantas pre- y post-cosecha son las responsables de generar el bosque futuro; y (iii) los daños abióticos (heladas y desecamientos) produjeron mayor pérdida de crecimiento que los bióticos (ramoneo). En este sentido, las parcelas permanentes de monitoreo a largo plazo permitieron identificar factores de riesgo en las propuestas silvícolas implementadas.

Palabras clave: cortas de protección, estabilidad del dosel remanente, dinámica de la regeneración, crecimiento, *Lama guanicoe*.

INTRODUCCIÓN

La regeneración de los bosques naturales se establece y desarrolla a través de diferentes estrategias (e.g. sexual o asexual) a lo largo de etapas sucesionales donde se combinan competencias inter- e intra-específicas, y donde la disponibilidad de los recursos (e.g. agua, nutrientes o luz), el clima y el forrajeo representan las principales limitantes que modelan las estructuras forestales resultantes (Soler *et al.* 2012, Martínez Pastur *et al.* 2013a). Los bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp. *et* Endl.) Krasser (lenga) en Tierra del Fuego se encuentran entre los bosques con estructura y dinámica más sencillas y predecibles de los bosques templados sudamericanos: (i) están conformados por una sola especie forestal y, en general, con un único estrato arbóreo; (ii) poseen un banco de plántulas que sobrevive bajo dosel (e.g. 10 a 15 años) y que se renueva periódicamente, o bien se establece abundantemente tras un cambio en las condiciones del dosel; (iii) el establecimiento de la regeneración se realiza en un amplio rango de condiciones ambientales, desde pequeñas aberturas en el dosel hasta sectores en laderas de alta montaña con remoción del suelo debido a un deslizamiento; y (iv) donde la misma especie actúa como umbrófila y heliófila, siendo la especie pionera y clímax de este ecosistema (Richter y Frangi 1992, Martínez Pastur *et al.* 2007, Soler *et al.* 2015). En consecuencia, las prescripciones silvícolas propuestas para los bosques dominados por esta especie son muy variadas, desde cortas de selección en grupo hasta talas rasas (Gea-Izquierdo *et al.* 2004). Estos métodos se basan en un equilibrio entre la apertura del dosel para favorecer el ingreso de luz y la llegada de precipitación al suelo del bosque (Martínez Pastur *et al.* 2007), y la mantención de una cobertura arbórea para la protección y la generación de semillas (Martínez Pastur *et al.* 1999, Gea-Izquierdo *et al.* 2004, Cellini 2010), y con fines de conservación en las áreas manejadas (e.g. retención dispersa) (Martínez Pastur *et al.* 2013a). En este contexto, el ciclo de floración, producción de semillas, establecimiento y crecimiento de la regeneración natural está influenciada por factores bióticos y abióticos a lo largo de dicho proceso (Martínez Pastur *et al.* 2013ab). Dentro de los factores bióticos, los más importantes son la predación de flores y frutos (e.g. aves e insectos), y en menor medida, la predación de semillas en el suelo del bosque (e.g. aves y ratones) y el ramoneo de la regeneración por parte de grandes herbívoros (e.g. *Lama guanicoe* Müller, guanaco) (Soler *et al.* 2012, Martínez Pastur *et al.* 2013a, 2016a). En relación a los factores abióticos, los más importantes se corresponden a la exposición de las semillas a bajas temperaturas durante su estratificación, o a bajas y/o altas temperaturas que pueden afectar la parte aérea de la regeneración ya establecida generando la muerte de parte de la biomasa aérea (daños por heladas o desecamiento, de ahora en adelante DHD) (Read y Hope 1989, Bannister 2007, Martínez Pastur *et al.* 2013a). Tanto el ramoneo por herbívoros como daños por DHD modifican la arquitectura

de la planta y alteran la calidad futura de las mismas. En general, en función del tiempo transcurrido desde la alteración, ambos tipos de daño suelen ser confundidos (Martínez Pastur *et al.* 2016a).

Para elaborar nuevas prácticas silvícolas para los bosques de lenga, que generen menores impactos sobre los procesos ecosistémicos, es necesario, primero, responder los interrogantes que han generado en los últimos años la implementación de las diferentes propuestas silvícolas aplicadas en estos bosques (Gea-Izquierdo *et al.* 2004, Rosenfeld *et al.* 2006, Martínez Pastur *et al.* 2013b, 2016a, Torres *et al.* 2015), entre ellos: (i) la estabilidad del dosel remanente, donde la mayoría de las propuestas incluyen dejar una determinada proporción de árboles después de la corta; (ii) la necesidad de la existencia de un banco de plántulas pre-cosecha para poder regenerar los rodales intervenidos; (iii) la influencia de los ciclos de producción de semillas en la regeneración de los rodales intervenidos (Martínez Pastur *et al.* 2013b, Torres *et al.* 2015); y (iv) el impacto del ramoneo del guanaco y la influencia que genera en el establecimiento y crecimiento de la regeneración (Martínez Pastur *et al.* 2016a).

Muchos de estos interrogantes solo se pueden responder adecuadamente a partir de monitoreos en parcelas permanentes de largo plazo. En Patagonia Sur se ha establecido una red de parcelas permanentes (Red PEBANPA, Parcelas de Ecología y Biodiversidad de Ambientes Naturales en Patagonia Austral) (Peri *et al.* 2016), donde, entre otros objetivos, se busca definir estrategias de cosecha más efectivas en términos de conservación y producción (Martínez Pastur *et al.* 2016b). Estas parcelas han sido establecidas considerando el análisis de los bosques antes y después de los impactos generados por la cosecha (before-after with control-impact, BACI) (Lencinas *et al.* 2011), así como un seguimiento de los factores que pueden influir en la supervivencia y el crecimiento de la regeneración.

En este contexto, el objetivo principal de este trabajo es determinar la influencia de factores bióticos (estructura forestal, banco de plántulas, producción de semillas y ramoneo por guanaco) y abióticos (daños por heladas y desecamientos) en el crecimiento de la regeneración pre- y post-cosecha en un rodal de lenga intervenido mediante una corta de protección luego de 20 años. Se plantean las siguientes hipótesis de trabajo: (i) la dinámica de la regeneración post-cosecha es influenciada por la estructura forestal remanente, que cambia a lo largo de los años debido a micro-volteos y al crecimiento de las copas de los árboles y al crecimiento del bosque secundario; (ii) la estructura del banco de plántulas post-cosecha no solo está definida por el banco de plántulas pre-existentes, sino que está fuertemente influenciada por el establecimiento de nuevas plántulas durante años de producción de semillas extraordinarios; (iii) las plántulas establecidas post-cosecha son más vulnerables a daños bióticos y abióticos durante los primeros años de establecimiento, variando la tasa de supervivencia con los años; y (iv) las plántulas

post-cosecha establecidas son afectadas diferencialmente por el ramoneo y los daños abióticos (DHD) alterando las tasas de crecimiento futuras de los renovales afectados.

MÉTODOS

Sitio de estudio y estructura forestal. El estudio se realizó en un bosque puro de *N. pumilio* en la estancia San Justo - Tierra del Fuego (54° 06' S, 68° 37' O) de clase de sitio II-III, determinada a partir del promedio de los 60 árboles más altos por hectárea (Martínez Pastur *et al.* 2002). El rodal contaba con 61,5 m² ha⁻¹ de área basal (AB) y fue intervenido en el año 1997 mediante una corta de protección, dejando el 40 % del AB remanente como retención dispersa (RD) (24,4 m² ha⁻¹ AB) con un distanciamiento máximo entre árboles de 9 m. No se llevaron a cabo intervenciones silvícolas posteriores. Los monitoreos y mediciones se llevaron a cabo en una superficie de 2 ha, donde se dividió la superficie en 10 áreas contiguas de 40 x 50 m cada una. En cada una de las áreas se caracterizó la estructura forestal anterior y posterior a las intervenciones, y en forma periódica a lo largo de 20 años desde la corta. Se midieron los diámetros a la altura del pecho (DAP) de cada uno de los individuos arbóreos, que permitió calcular el AB y el volumen total con corteza (VTCC) empleando el modelo propuesto por Martínez Pastur *et al.* (2002). Asimismo, en el centro de cada parcela se determinó periódicamente el porcentaje de cobertura de copas (CC) mediante un densiómetro de espejo cóncavo a una altura de 1,3 m de altura por sobre el nivel del suelo (Lencinas *et al.* 2011). Estas mediciones se realizaron durante el mes de enero. Los años donde evaluaron las diferentes variables de la estructura forestal aparecen indicados en el cuadro 1.

Dinámica de la regeneración. La regeneración pre-cosecha (año 0) se evaluó mediante 40 parcelas temporarias de 1 m² previo a las intervenciones mediante un diseño sistemático, y las mismas parcelas fueron evaluadas después de realizado el volteo y el rastreo de las trozas mediante un tractor forestal. Posterior a la finalización de la cosecha (año 4) se instaló una parcela permanente de monitoreo de la regeneración (1 m²) en el centro de cada una de las áreas de 40 x 50 m (diseño sistemático), las que fueron monitoreadas anualmente durante el mes de enero (año 4 a 20). En cada una de estas parcelas permanentes se individualizó cada plántula pre-existente (individuos que al momento de la cosecha presentaban una altura < 1,3 m) mediante sus coordenadas (x,y), midiendo la edad (E) mediante el conteo de los mucrones, la altura (A) entendida como la longitud existente entre la base y el brote apical dominante vivo extendiendo la planta, y los daños (bióticos y abióticos) recibidos durante la presente temporada de crecimiento. Los daños identificados se caracterizaron como debidos al ramoneo (RAM) cuando se observó pérdida de biomasa aérea producida por cortes o remoción, y debidos a DHD cuando se observó la muerte de parte de la

biomasa aérea sin presencia de corte o remoción (Martínez Pastur *et al.* 2016a). Mediante esta toma de datos se pudo caracterizar el banco de plántulas (pre- y post- cosecha) a lo largo de los años, y determinar los patrones de establecimiento, supervivencia y crecimiento en altura, discriminando de acuerdo al daño recibido a lo largo de la vida de cada plántulas.

Análisis de los datos. Se realizaron los siguientes análisis: (i) análisis de varianza (ANDEVA) simples de la estructura forestal (AB, VTCC, CC) y los años después de la corta, considerando al año 0 como la estructura pre-cosecha y los años subsiguientes como post cosecha (1 a 20 años); (ii) análisis de frecuencias de evolución de la altura media de las plántulas y densidad por clases de edad para determinar el crecimiento y los pulsos de incorporación de regeneración post-cosecha; (iii) cálculo de la tasa de supervivencia de las plántulas por clases de edad para el período muestreado (4 a 20 años después de la corta); (iv) ANDEVA dobles analizando la altura de las plantas y la frecuencia de la ocurrencia de daños en brotes (RAM y DHD) en función de la edad de las plántulas; (v) análisis de frecuencias de evolución de la altura media de plantas dominantes pre- y post-cosecha (se consideró la planta dominante dentro de cada parcela bajo el supuesto que será la planta futura del sector analizado), y la relación porcentual entre las mismas a lo largo de los años después de la corta; y (vi) análisis de la evolución del crecimiento en altura de plántulas establecidas post-cosecha (n = 2,000) en respuesta a la frecuencia de daños por ramoneo (0, 1, ≥ 2 eventos anuales) y DHD (0, 1, 2, ≥ 3 eventos anuales). Las ANDEVA se realizaron con un $P = 0,05$, y la prueba de Tukey ($P = 0,05$) se empleó para separar las medias.

RESULTADOS

La estructura forestal presentó variaciones significativas en las variables analizadas entre la situación original y los diferentes años luego de la cosecha (cuadro 1). El área basal original (61,5 m² ha⁻¹) se redujo luego de la intervención silvícola a 22,3 m² ha⁻¹, la que presentó una continua disminución hasta los 10,7 m² ha⁻¹ al año 17 después de la cosecha. A partir de este año, la estructura forestal del dosel superior presentó un incremento llegando a 17,0 m² ha⁻¹ al año 20 después de la cosecha, principalmente debido al crecimiento de los árboles más jóvenes remanentes en el rodal. Igual patrón presentó el VTCC. En el caso de la cobertura, la misma se redujo debido a la cosecha desde 86 % a 25 %, pero experimentó variaciones temporales asociada a: (i) disminuciones debido a la caída de individuos o la mortalidad parcial de copas de los árboles remanentes; (ii) aumentos debido al desarrollo de las copas de los árboles remanentes; o (iii) la incorporación de cobertura de copas por parte de la regeneración cuando superó los 1,3 m de altura (e.g. año 17, cuadro 1). En términos generales, de los resultados se desprende que existió una recuperación

Cuadro 1. Análisis de varianza para la estructura forestal (AB = área basal, VTCC = volumen total con corteza, CC = cobertura de copas) para el bosque sin intervención (año 0) y después de la cosecha (años 1 a 20).

Analysis of variance for the forest structure (AB = basal area, VTCC = total over bark volume, CC = overstory crown cover) for the forest prior to cutting (year 0) and after harvesting (years 1 to 20).

Años desde la cosecha	AB (m ² ha ⁻¹)	VTCC (m ³ ha ⁻¹)	CC (%)
0	61,5c	730,1c	86,3b
1	22,3b	333,6b	25,2a
4	16,7ab	257,7ab	--
6	--	--	38,2a
7	--	--	38,3a
8	--	--	44,0a
9	--	--	36,3a
10	--	--	33,0a
11	---	--	37,5a
13	15,4ab	236,8ab	43,3a
14	15,0ab	229,8ab	42,4a
15	12,6ab	195,2ab	39,0a
16	11,3ab	179,4a	--
17	10,7a	171,2a	69,1ab
18	16,2ab	247,2ab	--
19	16,2ab	247,2ab	--
20	17,0ab	255,0ab	--
F(P)	21,14(P < 0,001)	13,88(P < 0,001)	3,94(P < 0,001)

F = prueba de Fisher. P = probabilidad. Letras distintas indican diferencias a P < 0,005 a través de la prueba de Tukey.

de la cobertura durante los primeros años después de la corta llegando a un máximo del 44 % al año 8, para luego mantenerse en un estado estable entre los años 9 y 15. Finalmente, al año 17 la cobertura recupera los valores de cobertura originales al no presentar diferencias significativas con la cobertura pre-cosecha. Esto se debe mayormente a que las plantas bajo estudio comenzaron a crecer por encima de la altura de las mediciones (1,3 m) generando cobertura en la última medición realizada (cuadro 1).

La frecuencia de edades de la regeneración establecida al año 20 después de la corta (143.000 individuos ha⁻¹) presentó diferentes grupos de plantas (línea negra en la figura 1A): (i) un grupo de plantas entre 21 y 28 años de edad que estaban establecidas antes de la intervención (16.000 ha⁻¹), (ii) un segundo grupo de plantas establecidas durante los primeros tres años después de la intervención de 18 a 20 años de edad (80.000 ha⁻¹), (iii) un tercer grupo establecidas en los años posteriores con edades de 15 a 17 años de edad (8.000 ha⁻¹), (iv) un cuarto grupo que se estableció entre los 9 y 11 años después de las intervenciones (19.000 ha⁻¹), y (v) finalmente, el establecimiento de un nuevo grupo de plántulas durante el año 20 (20.000 ha⁻¹).

La altura promedio de las plantas en general presentó un aumento exponencial en función de la edad, alcanzando un promedio de 1,8 m a los 20 años de edad. La mortalidad de plántulas debido al auto-raleo (competencia interespecífica), a la competencia con el sotobosque o los daños (bióticos o abióticos) recibidos disminuyeron el número de plantas establecidas en cada grupo a lo largo de los años, e.g. originalmente las plantas pre-establecidas eran 21.000 ha⁻¹, y los tres primeros grupos (ii a iv) de establecimiento partieron de 177.000, 39.000 y 280.000 ha⁻¹ individuos provenientes de semilla, respectivamente. El seguimiento de las plántulas individuales muestra que las plantas presentan mayor vulnerabilidad durante los primeros años del establecimiento (figura 1B), alcanzando la mínima tasa de supervivencia en el cambio de frecuencia de los tres a los cuatro años de edad. A partir de este mínimo, la probabilidad de supervivencia aumenta hasta los 10 años de edad donde supera el 95 %, y se mantiene en altos valores en edades superiores para el período de estudio considerado en los muestreos.

Al analizar la dominancia de las plántulas dentro de cada parcela, discriminando de acuerdo a si existían en el

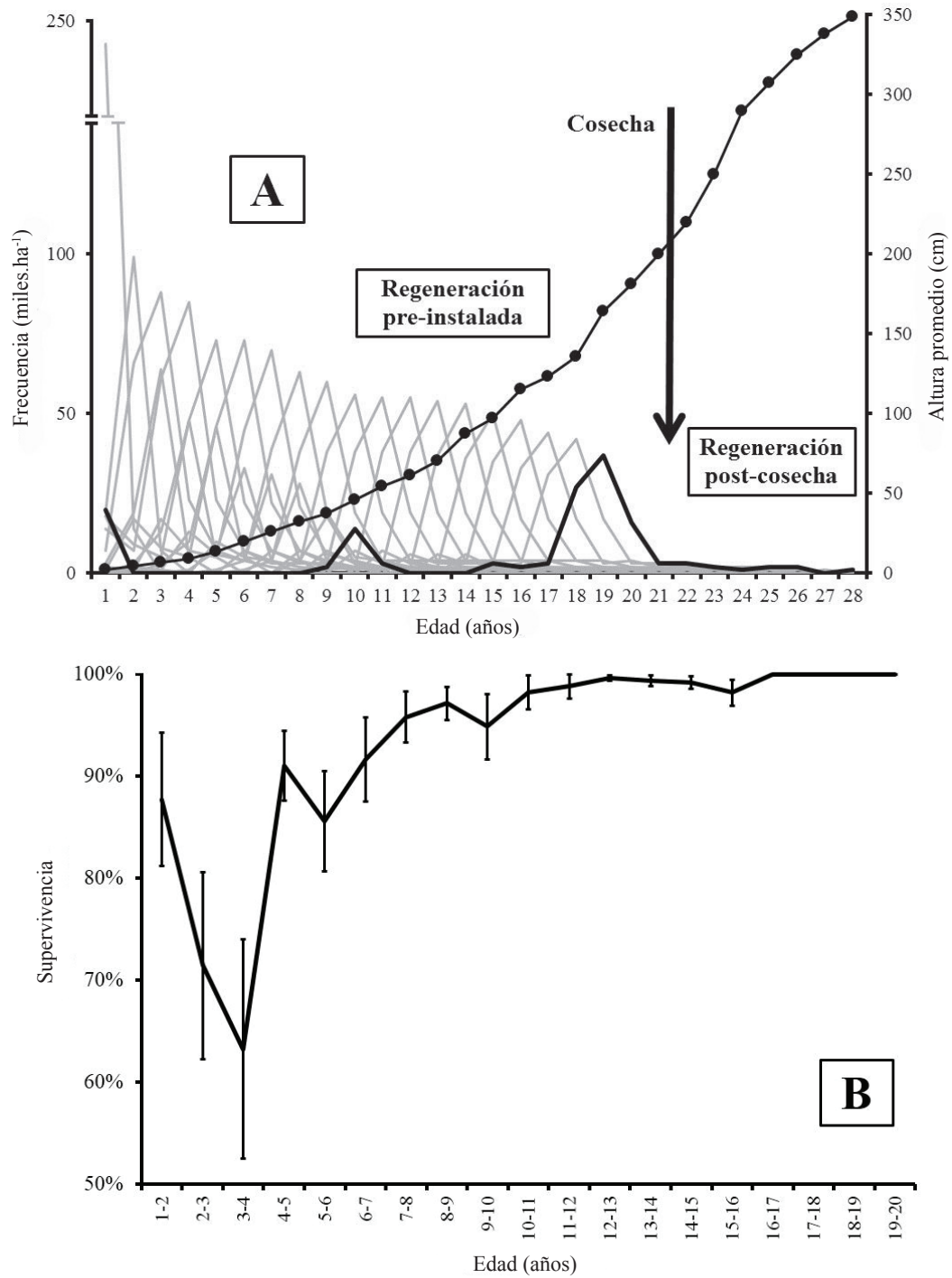


Figura 1. Estructura de edades y altura de la regeneración (puntos negros) luego de las intervenciones (años 4 al 19 en líneas gris claro y al año 20 en negro (A), y supervivencia para el paso de clases de edad (B). Las barras indican el error estándar.

Age frequencies and height of regeneration (black dots) after harvesting (years 4 to 19 in grey lines and year 20 in black), and survival rate for each age class (B). Bars indicate the standard error.

banco de plántulas (plantas pre-intervención) o si se establecieron luego de las cortas (plantas post-intervención) se puede observar que las plan pre-establecidas fueron dominantes en el 44-56 % de las parcelas durante los primeros siete años desde la cosecha, para luego alcanzar una media del 38 % de dominancia en las parcelas estudiadas. El resto de las parcelas presentan plantas dominantes establecidas luego de las cortas (figura 2). La altura promedio de estas plantas dominantes está relacionada con la edad de estas, siendo siempre mayores en las plantas pre-intervención que las establecidas con posterioridad.

La evaluación de la influencia del ramoneo y de los daños por DHD sobre la altura total de las plantas se realizó sobre el seguimiento individuos establecidas post-cosecha (n = 2,000): (i) por un lado plantas que nunca habían sido ramoneadas o no habían tenido daños de DHD (0 eventos), o (ii) plantas que habían sufrido diferente número de daños (1, 2 o 3 eventos) en diferentes temporadas de crecimiento (cuadro 2). No se encontraron diferencias significativas en la altura de las plántulas con diferente número de eventos de ramoneo para el rango de edades analizado (1 a 16 años). En el caso de los daños por DHD, se observaron diferencias significativas en la altura promedio de las plántulas de acuerdo al número de eventos registrados por cada individuo (48 cm en plantas sin daños que dis-

minuye paulatinamente hasta 19 cm en plántulas que sufrieron tres eventos con daños abióticos) para el rango de edades analizado (1 a 16 años). La evolución de las alturas medias de las plantas a lo largo del gradiente de edades analizado para los diferentes tratamientos muestra que: (i) la altura de las plantas afectadas por diferentes eventos de ramoneo (figura 3A) se puede observar que los diferentes tratamientos siguen patrones similares de crecimiento al de las plantas sin daños; y (ii) la altura de las plantas afectadas por diferentes eventos de DHD (figura 3B) no siguen el mismo patrón de crecimiento que las plantas sin daño, donde el crecimiento disminuye en magnitud a medida que aumenta el número de eventos de daño.

DISCUSIÓN

Estabilidad de la estructura forestal remanente. Las cortas de regeneración en *Nothofagus pumilio* tienen por principal objeto el establecimiento de la regeneración natural, siendo necesarios largos períodos de tiempo para que la misma cubra la totalidad del suelo forestal, e.g. aproximadamente 20 años (Martínez Pastur *et al.* 2013b). Estas intervenciones se realizan de modo tal de dejar una cobertura remanente deseable de acuerdo a cada tratamiento propuesto, usualmente, sin considerar los cambios potenciales

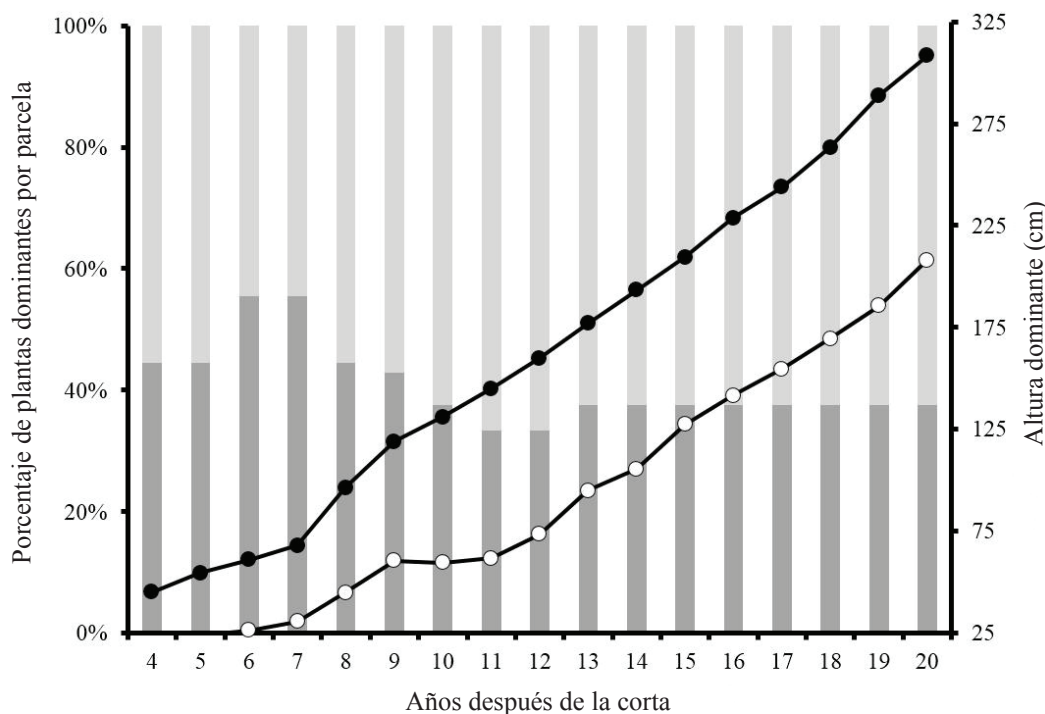


Figura 2. Altura de la regeneración establecida antes (puntos negros) y después de la cosecha (puntos blancos), y porcentaje de plantas dominantes por parcela (pre-establecidas en barras gris oscuro y post-cosecha en gris claro) en los años posteriores a las intervenciones (4 a 20 años después de la corta).

Height of pre-established (black dots) and post-harvesting (white dots) regeneration, and percentage of dominant plants per plot (pre-established in dark grey and post-harvesting in light grey bars) after cutting (4 to 20 years after harvesting).

Cuadro 2. Análisis de varianza para la altura (A) de las plantas establecidas después de la cosecha considerando el número de veces que la planta fue ramoneada (0 = ninguna vez, 1 = una vez, 2 = 2 a 4 veces), el número de veces que presentó daños abióticos (0 = ninguna vez, 1 = una vez, 2 = dos veces, 3 = 3 a 6 veces) y la edad (años).

Analysis of variance for plant height (A) established after harvesting considering the browsing events (R0 = no one, R1 = one time, R2 = two to four times), the number of events of abiotic damages (AS0 = no one, AS1 = one time, AS2 = two times, AS3 = 3 to six times) and age (years).

	Factor	A (cm)		Factor	A (cm)
Ramoneo	0	44,1	Ápice seco	0	48,2c
	1	47,4		1	38,1b
	2	49,1		2	25,3a
	--	--		3	18,9a
	F(P)	2,97(0,051)		F(P)	75,98(< 0,001)
Edad	1	1,7a	Edad	1	2,1a
	2	6,2a		2	5,4a
	3	8,7a		3	7,4a
	4	11,3a		4	9,6a
	5	14,7ab		5	12,4ab
	6	20,5abc		6	17,0abc
	7	28,7bcd		7	22,9bcd
	8	35,5cde		8	28,1cde
	9	38,9def		9	32,1def
	10	45,0efg		10	37,4efg
	11	53,5fgh		11	42,7fgh
	12	58,6gh		12	46,7gh
	13	67,8hi		13	51,9hi
	14	81,2ij		14	62,7ij
	15	91,9jk		15	69,4j
	16	102,5k		16	74,1j
	F(P)	78,21(< 0,001)		F(P)	48,87(< 0,001)
Ramoneo x Edad	F(P)	0,55(0,982)	Ápice seco x Edad	F(P)	5,21(< 0,001)

F = prueba de Fisher. P = probabilidad. Letras distintas indican diferencias a $P < 0,005$ a través de la prueba de Tukey.

que se pueden producir en el tiempo, debido a la caída de individuos por el viento o la mortalidad en pie de algunos árboles. Asimismo, se suele emplear al AB como variable de monitoreo en los rodales cosechados para evaluar la estabilidad de la estructura forestal remanente. En este trabajo se pueden apreciar dos aspectos: (i) el AB remanente es afectada negativa y paulatinamente a lo largo de los años, al igual que ha sido reportado por otros trabajos (e.g. Gea-Izquierdo *et al.* 2004, Cellini 2010), y (ii) la cobertura de los árboles es dinámica e independiente del AB, e.g. al año 1 luego de las cortas la relación cobertura de copas/área basal fue de 1,1 y al año 15 (antes de que las copas de la regeneración emergente influyan en la cobertura de copas medida en los monitoreos) fue de 3,0 (y de 6,5 al año 17 luego de que la regeneración superara el 1,3 m de altura). Estos aspectos deben ser considerados al planificar el manejo posterior de los rodales intervenidos, e.g. tanto para

las funciones de protección en el establecimiento de la regeneración como en la provisión de semillas (Martínez Pastur *et al.* 1999, 2011) y de otros servicios ecosistémicos a partir de la retención dispersa (Lencinas *et al.* 2011, Martínez Pastur *et al.* 2013b, Soler *et al.* 2015). Otros trabajos han analizado la influencia de la cobertura de los árboles remanentes sobre: (i) el establecimiento y la supervivencia de la regeneración (e.g. Cellini 2010), (ii) el crecimiento en altura de esta (e.g. Martínez Pastur *et al.* 2011), (iii) la compartimentalización de la biomasa, o (iii) su desempeño eco-fisiológico (e.g. Martínez Pastur *et al.* 2007). Los niveles de cobertura de copas de los árboles remanentes luego de la cosecha (38-44 %) se encuentran cercanos a aquellos que se recomiendan (40-60 %) para obtener una abundante regeneración y maximizar el crecimiento en altura de las plantas. Cabe destacar que, inmediatamente después de la cosecha, la cobertura había disminuido al

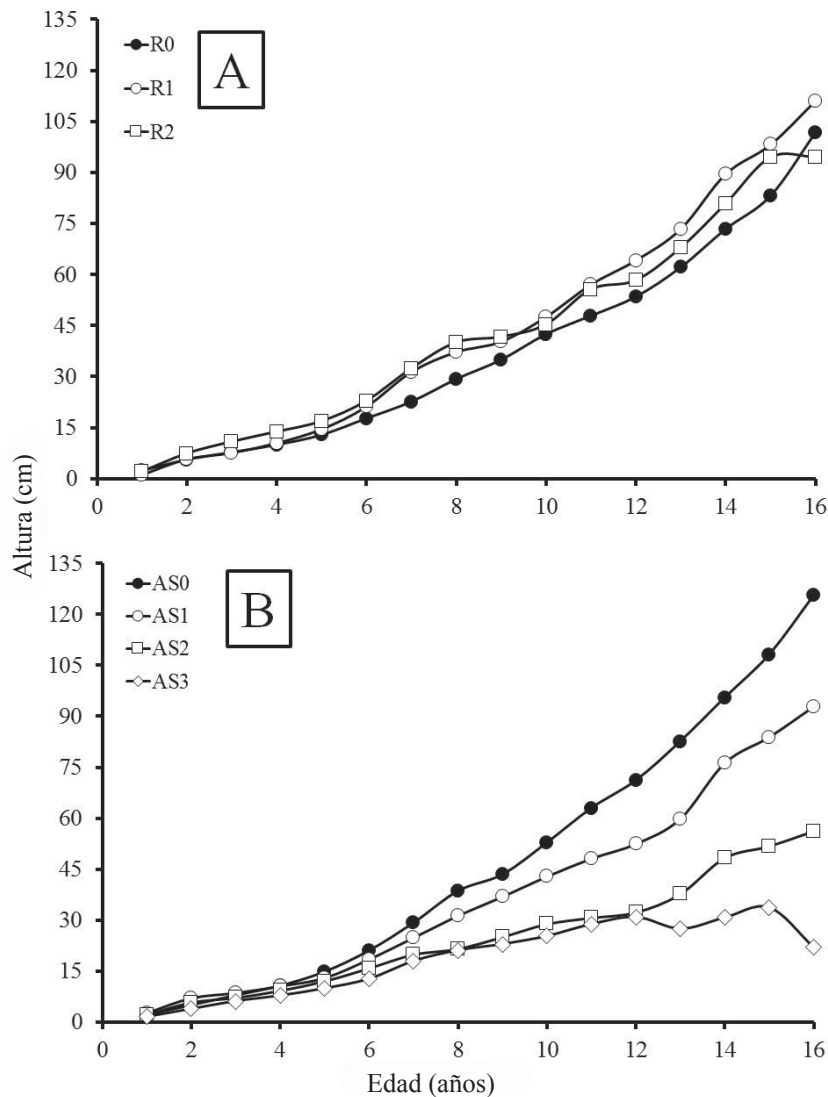


Figura 3. Altura de plantas establecidas después de la cosecha según eventos de ramoneo (A) (R0 = ninguna vez, R1 = una vez, R2 = 2 a 4 veces), y el número de veces que presentó daños abióticos (B) (AS0 = ninguna vez, AS1 = una vez, AS2 = dos veces, AS3 = 3 a 6 veces).

Growth of post-harvesting plants considering the browsing events (A) (R0 = no one, R1 = one time, R2 = two to four times) and the number of events of abiotic damages (AS0 = no one, AS1 = one time, AS2 = two times, AS3 = 3 to six times).

25 % experimentando una recuperación al momento del inicio de los monitoreos (año 4). Esta cobertura estaba por debajo de lo deseable, y pudo haber influido en la dinámica de la regeneración en estos primeros años. La estructura remanente también podría haber influido negativamente en las áreas cercanas a los árboles supervivientes, ya que el consumo de agua de los mismos influye significativamente en sus cercanías (ca. 2 m de distancia de los fustes) generando la mortalidad de las plántulas establecidas (Martínez Pastur *et al.* 2011) y aumentando la heterogeneidad en la regeneración del rodal. Es por ello que, los niveles de retención post-cosecha, deben ser evaluados en todos estos aspectos para alcanzar las metas silvícolas propuestas en el manejo forestal de los rodales (Cellini 2010).

Dinámica de la regeneración. La regeneración de los bosques de *N. pumilio* es casi exclusivamente por semillas, generando un banco de plántulas en los bosques primarios que rara vez supera los 15 años bajo el dosel de los bosques con cobertura completa (Martínez Pastur *et al.* 2013b). Este banco de plántulas se renueva periódicamente en función de las semillas y de los eventos climáticos (Torres *et al.* 2015), y reaccionará frente a cambios en la estructura del dosel superior al permitir el ingreso de luz, así como el agua de la precipitación (Martínez Pastur *et al.* 2011). El monitoreo a largo plazo de la regeneración realizado en este trabajo permitió caracterizar la dinámica de la regeneración para las condiciones de estructura forestal remanente antes descritas. La regeneración establecida cubrió gran

parte de la superficie del rodal intervenido (> 80 % de la superficie monitoreada) en un período de tiempo similar al propuesto en forma teórica (20 años) superando en el 60 % de las parcelas el 1,3 m de altura dominante (datos no presentados). La regeneración pre-establecida fue la primera en reaccionar frente a las intervenciones forestales, completándose con el aporte de semillas en años posteriores (Rosenfeld *et al.* 2006). En el presente estudio las plantas pre-establecidas fueron las dominantes dentro del 30-40 % de la superficie del rodal, pero representaron menos del 10 % de las plantas totales monitoreadas. Por otra parte, el establecimiento de las plántulas se produjo en varios ciclos debido a la presencia de máximos en la producción de semillas, que no fue homogéneo a lo largo de los años de estudio (Torres *et al.* 2015), *e.g.* en el presente caso de estudio se produjeron varios pulsos de establecimiento de la regeneración, incluyendo uno durante la última temporada de crecimiento. Este trabajo brinda algunas respuestas a una de las grandes preocupaciones de los gestores forestales sobre la importancia del banco de plántulas del bosque primario en la habilitación de las intervenciones (Cellini 2010). Sin embargo, gran parte de este banco de plántulas del bosque primario es afectado por las operaciones forestales (Martínez Pastur *et al.* 1999), por lo que es importante también caracterizarlo luego de realizada la cosecha. Los resultados de este estudio sugieren que ambos tipos de plántulas (pre- y post-cosecha) son importantes para la regeneración y conformación de la estructura forestal del bosque secundario futuro, y que el período de establecimiento de nuevas plántulas puede requerir muchos años, interactuando con la dinámica del sotobosque (cobertura y composición de especies) que se desarrolla después de la corta (Lencinas *et al.* 2011, Quinteros *et al.* 2016). Sin embargo, los resultados obtenidos no sugieren que la regeneración pre-establecida sea fundamental para regenerar los rodales, ya que la regeneración post-cosecha podría haber ocupado esos espacios, *e.g.* en todas las parcelas donde la regeneración pre-cosecha fue dominante existían plantas establecidas post-cosecha.

Influencia de los daños bióticos y abióticos en el desarrollo posterior de las plántulas. En Tierra del Fuego, el ganado doméstico y las poblaciones naturales de guanaco son los principales responsables del ramoneo en los bosques de producción de *N. pumilio* (Soler *et al.* 2012). Si bien el guanaco es un componente natural de estos bosques, se ha sugerido que sus poblaciones pueden poner en riesgo la regeneración de estos bosques (Cavieres y Fajardo 2005) debido a que las poblaciones son segregadas por el ganado doméstico hacia el bosque (Iranzo *et al.* 2013). Por otra parte, la regeneración establecida también es vulnerable a daños abióticos debido a heladas o desecamientos durante la temporada de crecimiento (Bannister 2007, Martínez Pastur *et al.* 2016a), pudiendo en algunos años afectar a un mayor porcentaje de plántulas que el ramoneo, y cuyos efectos (ramoneo y años por heladas/desecamientos)

suelen confundirse en el tiempo (Martínez Pastur *et al.* 2016a). Si bien diversos trabajos han reportado el impacto del ramoneo del guanaco y de los factores abióticos en la regeneración (*e.g.* Martínez Pastur *et al.* 2013ab, 2016a), este es el primero estudio que evalúa dichos efectos en forma diferencial y en el largo plazo. Del mismo modo, estudios previos han demostrado a través de parcelas temporales que el ramoneo genera un retardo en la altura, no en la mortalidad o la densidad de plántulas, en diferentes rodales o sitios afectados (Martínez Pastur *et al.* 2016a, Cavieres y Fajardo 2005). Por otra parte, en *N. solandri* var. *cliffortioides* (Hook. f.) Heenan *et* Smissen se observó que en sectores de baja cobertura de dosel un fuerte desecamiento en la regeneración debido a la exposición a las bajas temperaturas (Wardle 1965). Asimismo, en *Tsuga canadensis* L., la regeneración establecida en el mantillo posee un lento desarrollo radicular, lo que implica una baja exploración en el suelo mineral, exponiendo las plántulas a un estrés hídrico que genera la desecación parcial y muerte de las mismas (Mladenoff y Stearns 1993). La mortalidad por heladas es causada mayormente por las amplias oscilaciones de temperatura y los eventos de heladas durante la temporada de crecimiento que afectan los renovales que no han tenido un período de aclimatación de frío, y por heladas severas durante el período invernal que afectan plántulas con poco vigor (Read y Hope 1989, Soto *et al.* 2009). La particularidad de este trabajo reside en que las comparaciones realizadas fueron sobre mediciones llevadas a cabo en las mismas plantas en el largo plazo, no analizado el impacto puntual de la estación de crecimiento que sufrió el daño, sino cómo han impactado los daños recibidos por las plantas a lo largo de toda su vida en el desarrollo de las mismas a lo largo del tiempo.

Al contrario que lo observado en el ramoneo, las plantas con daños abióticos si presentaron un patrón de crecimiento diferencial negativo a medida que se incrementaron el número de eventos de daños. Algunos autores sugieren que el ramoneo genera una detención del crecimiento en altura (Cavieres y Fajardo 2005), sin embargo, este efecto podría deberse a una combinación de daños por ramoneo y abióticos, ya que no fueron discriminados al realizar dicha investigación. Asimismo, otros autores que han realizado estudios a escala de paisaje sugieren que los efectos del ramoneo pueden impedir la correcta regeneración de los rodales en casos muy puntuales (Gea-Izquierdo *et al.* 2004). Los resultados de este trabajo sugieren que el ramoneo no limita el desarrollo de la regeneración, pero sí, en cambio, los daños abióticos recurrentes. Es por ello que es recomendable una mayor precaución cuando se sugiere que las poblaciones naturales de guanacos deberían controlarse por su impacto sobre la regeneración de los rodales manejados, *e.g.* clausuras o caza controlada (Martínez Pastur *et al.* 2016a), ya que si bien estas acciones pueden tener efectos benéficos en el corto plazo, los incrementos en los costos silvícolas pueden hacer inviable el manejo forestal de estos bosques.

CONCLUSIONES

La estructura forestal remanente cambia a lo largo de los años debido a la muerte de algunos individuos y al crecimiento de las copas de los remanentes, variando su relación de cobertura de copas/área basal a lo largo del tiempo. Esta estructura forestal remanente, al igual que el banco de plántulas pre-establecidas, influyen sobre la dinámica de la regeneración post-cosecha, al igual que el aporte masivo de semillas en algunos años extraordinarios de semillazón. Las plántulas establecidas post-cosecha son más vulnerables durante los primeros cuatro años desde el establecimiento, aumentando su tasa de supervivencia en años posteriores. Finalmente, se evidencia que las plántulas post-cosecha afectadas por ramoneo no cambian significativamente su tasa de crecimiento en altura, mientras que las plantas afectadas por daños abióticos (DHD) disminuyen su tasa de crecimiento a medida que aumenta el número de eventos de daños. El empleo de parcelas permanentes de monitoreo a largo plazo permite identificar correctamente los factores que influyen sobre el éxito y/o el fracaso de la propuesta silvícola implementada. Durante la gestión forestal se suelen simplificar los problemas y se suelen aplicar costosas propuestas de solución sin considerar la totalidad de los factores intervinientes, e.g. se suele culpar al ramoneo del guanaco por los daños en la regeneración cuando los mismos pueden haber sido ocasionados por heladas o eventos de sequías.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a José Villaroel (estancia San Justo) y al aserradero Los Castores que funcionó en dicho establecimiento cuando se establecieron los ensayos, y, muy especialmente, al Ing. Ricardo Vukasovic y a los muchos estudiantes que ayudaron con los monitoreos durante estos 20 años.

REFERENCIAS

Bannister P. 2007. Godley review: A touch of frost? Cold-hardiness of plants in the southern hemisphere. *New Zealand Journal of Botany* 45: 1-33.

Cavieres LA, A Fajardo. 2005. Browsing by guanaco (*Lama guanicoe*) on *Nothofagus pumilio* forest gaps in Tierra del Fuego, Chile. *Forest Ecology and Management* 204: 237-248.

Cellini JM. 2010. Estructura y regeneración bajo distintas propuestas de manejo de bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et. Endl.) Krasser en Tierra del Fuego, Argentina. Tesis de doctorado en Biología. La Plata, Argentina. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 157 p.

Gea-Izquierdo G, G Martínez Pastur, JM Cellini, MV Lencinas. 2004. Forty years of silvicultural management in southern *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser primary forests. *Forest Ecology and Management* 201(2-3): 335-347.

Iranzo EC, J Traba, P Acebes, BA González, C Mata, CF Esta-

des, JE Malo. 2013. Niche segregation between wild and domestic herbivores in Chilean Patagonia. *PLoS One* 8(3): e59326.

Lencinas MV, G Martínez Pastur, E Gallo, JM Cellini. 2011. Alternative silvicultural practices with variable retention to improve understory plant diversity conservation in southern Patagonian forests. *Forest Ecology and Management* 262: 1236-1250.

Martínez Pastur G, PL Peri, C Fernández, G Staffieri. 1999. Desarrollo de la regeneración a lo largo del ciclo del manejo forestal de un bosque de *Nothofagus pumilio*: 1. Incidencia de la cobertura y el aprovechamiento o cosecha. *Bosque* 20(2): 39-46.

Martínez Pastur G, MV Lencinas, JM Cellini, B Díaz, PL Peri, R Vukasovic. 2002. Herramientas disponibles para la construcción de un modelo de producción para la lenga (*Nothofagus pumilio*) bajo manejo en un gradiente de calidad de sitio. *Bosque* 23(2): 69-80.

Martínez Pastur G, MV Lencinas, PL Peri, M Arena. 2007. Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture. *Forest Ecology and Management* 243(2): 274-282.

Martínez Pastur G, PL Peri, JM Cellini, MV Lencinas, MD Barrera, H Ivancich. 2011. Canopy structure analysis for estimating forest regeneration dynamics and growth in *Nothofagus pumilio* forests. *Annals of Forest Science* 68: 587-594.

Martínez Pastur G, R Soler, F Pulido, MV Lencinas. 2013a. Variable retention harvesting influences biotic and abiotic drivers along the reproductive cycle in southern Patagonian forests. *Forest Ecology and Management* 289(1): 106-114.

Martínez Pastur G, PL Peri, MV Lencinas, JM Cellini, M Barrera, R Soler, H Ivancich, L Mestre, AS Moretto, CB Anderson, F Pulido. 2013b. La producción forestal y la conservación de la biodiversidad en los bosques de *Nothofagus* en Tierra del Fuego y Patagonia Sur. In Donoso P, A Promis eds. Silvicultura en bosques nativos: Avances en la investigación en Chile, Argentina y Nueva Zelanda. Valdivia, Chile. Universidad Austral de Chile. p. 155-179.

Martínez Pastur G, R Soler, H Ivancich, MV Lencinas, H Bahamonde, PL Peri. 2016a. Effectiveness of fencing and hunting to control *Lama guanicoe* browsing damage: Implications for *Nothofagus pumilio* regeneration in harvested forests. *Journal of Environmental Management* 168: 165-174.

Martínez Pastur G, PL Peri, MV Lencinas, R Soler, HA Bahamonde, A Valenzuela, JL Cabello, CB Anderson. 2016b. Investigación socio-ecológica a largo plazo en la Patagonia Austral: Estrategias interdisciplinarias para lograr la conservación de los recursos naturales a través de un manejo sustentable bajo escenarios de cambio global. *Ecosistemas* 25(1): 49-57.

Mladenoff DJ, F Stearns. 1993. Eastern hemlock regeneration and deer browsing in the northern Great Lakes region: A re-examination and model simulation. *Conservation Biology* 7(4): 889-900.

Peri PL, MV Lencinas, J Bousson, R Lasagno, R Soler, H Bahamonde, G Martínez Pastur. 2016. Biodiversity and ecological long-term plots in Southern Patagonia to support sustainable land management: The case of PEBANPA network. *Journal for Nature Conservation* 34: 51-64.

Quinteros CP, JO Bava, PM López Bernal, ME Gobbi, G Defossé. 2016. Competition effects of grazing-modified herba-

- ceous vegetation on growth, survival and water relations of lenga (*Nothofagus pumilio*) seedlings in a temperate forest of Patagonia, Argentina. *Agroforestry Systems*. doi: 10.1007/s10457-016-9983-2.
- Read J, GS Hope. 1989. Foliar frost resistance of some evergreen tropical and extratropical Australasian *Nothofagus* species. *Australian Journal of Botany* 37: 361-373.
- Richter L, J Frangi. 1992. Bases ecológicas para el manejo del bosque de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego. *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata* 68: 35-52.
- Rosenfeld JM, RM Navarro Cerrillo, JR Guzman Alvarez. 2006. Regeneration of *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser forests after five years of seed tree cutting. *Journal Environmental Management* 78(1): 44-51.
- Soler R, G Martínez Pastur, MV Lencinas, L Borrelli. 2012. Differential forage use between native and domestic herbivores in southern Patagonian *Nothofagus* forests. *Agroforestry Systems* 85(3): 397-409.
- Soler R, S Schindler, MV Lencinas, PL Peri, G Martínez Pastur. 2015. Retention forestry in southern Patagonia: Multiple environmental impacts and their temporal trends. *International Forestry Review* 17(2): 231-243.
- Soto DP, P Donoso, D Uteau, A Zúñiga-Feest. 2009. Environmental factors affect the spatial arrangement of survival and damage of outplanted *Nothofagus dombeyi* seedlings in the Chilean Andes. *Interciencia* 34(2): 100-105.
- Torres AD, JM Cellini, MV Lencinas, MD Barrera, R Soler, R Díaz-Delgado, G Martínez Pastur. 2015. Seed production and recruitment in primary and harvested *Nothofagus pumilio* forests: Influence of regional climate and years after cuttings. *Forest Systems* 24(1): e016. 11 p.
- Wardle P. 1965. A comparison of alpine timber lines in New Zealand and North America. *New Zealand Journal of Botany* 3: 113-135.

Recibido: 05.08.16
Aceptado: 03.02.17

