

BOSQUE

CONTENIDO

REVISIONES

- Aristizábal J. **El papel subrepticio de los desechos leñosos como fuente de leña: ¿Por qué talar árboles si la leña puede ser recolectada del suelo del bosque?** 3

ARTÍCULOS

- Ribeiro A, AC Ferraz Filho, JR Soares Scolforo. **Predicción de la altura en plantaciones brasileñas de *Khaya ivorensis*.** 15
- Peña-Rojas K, S Donoso, C Pacheco, A Riquelme, R Gangas, A Guajardo, S Durán. **Respuestas morfo-fisiológicas de plantas de *Lithraea caustica* (Anacardiaceae) sometidas a restricción hídrica controlada.** 27
- Garrido-Pérez EI, KL Sidali, J Rojas-Salvatierra, D Tella-Ruiz, A Cajas, MS Peña. **Lecciones ecológicas de la historia amazónica: impacto diferencial del uso del suelo en las estructuras y biomasa aérea de bosques secundarios en Napo, Ecuador.** 37
- Günlü A, A İhsan Kadioğulları. **Modelado de atributos de rodales forestales utilizando imágenes de satélite Landsat ETM+ y QuickBird en el oeste de Turquía.** 49
- Cardoso Furlan F, NH Gavilan, A Zichner Zorz, L Silva de Oliveira, ER Konzen, G Ebling Brondani. **El cloro y el carbón activos afectan el cultivo *in vitro* de *Bambusa vulgaris*.** 61
- Shaheen H, A Riffat, M Salik, S Sadiqa Firdous. **Impactos de caminos y senderos en la diversidad de flora y la estructura del bosque de Ganga-Choti en Cachemira, Himalaya.** 71
- Venegas-González A, F Roig Juñent, AG Gutiérrez, K Peña-Rojas, M Tomazello Filho. **Efecto de la variabilidad climática sobre los patrones de crecimiento y establecimiento de *Nothofagus macrocarpa* en Chile central.** 81
- Durkaya B, A Durkaya, G Önal, Sinan Kaptan. **Evaluación de efectos de diversos factores sobre la capacidad de almacenamiento de biomasa aérea y subterránea de *Rhododendron ponticum*.** 95
- Attis Beltrán H, L Chauchard, A Dezzotti, G Martínez Pastur. **Modelo de crecimiento diamétrico de *Nothofagus alpina* y su relación con el de *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus dombeyi* en los bosques naturales de la Patagonia argentina.** 107
- Pérez Cutillas P, MF Cataldo, DA Zema, J de Vente, C Boix-Fayos. **Efectos de la revegetación a escala de cuenca sobre el caudal y la evapotranspiración en ambiente mediterráneo. Cuenca del Taibilla (SE de España).** 119
- Koutika LS, L Mareschal, S Rudowsky. **Destino de *Acacia mangium* en plantaciones mixtas con especies de eucaliptos durante condiciones de sequía en las llanuras costeras congoleñas.** 131
- Argibay DS, D Renison. **Efecto del fuego y la ganadería en bosques de *Polylepis australis* (Rosaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en las montañas del centro de la Argentina.** 137
- Copete MA, R Herranz, P Ferrandis, JM^a Herranz. **Inducción de latencia en semillas desecadas de *Scorzonera reverchonii* (Compositae) conservadas a baja temperatura.** 145
- ### NOTAS
- Doll U, P Araya, L Soto-Cerda, D Aedo, G Vizcarra. **Producción y composición de la hojarasca en un renoval pre andino de *Nothofagus glauca* de la región del Maule.** 151

BOSQUE es publicada por la Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales de la Universidad Austral de Chile. Fundada en 1975 con una periodicidad anual, a partir de 1985 aumentó su periodicidad a semestral. A partir de 2003 tres números al año (abril, agosto y diciembre).

BOSQUE is published by the Faculty of Forest Sciences and Natural Resources, Austral University of Chile. It was first published as a yearly journal in 1975. Since 1985 it has been issued twice a year and since 2003 it is issued three times a year (April, August and December).

Los artículos publicados en BOSQUE son indizados por:

Bibliografía Latinoamericana	WoS Web of Science (ISI)	SCOPUS
Cabi Publishing	Plant Growth Regulator Abstracts	Seed Abstracts
Forestry Abstracts	Review of Agricultural Entomology	Journal Citation Report (JCR)
Forest Products Abstracts	Scientific Electronic Library Online (SciELO)	

COMITÉ CIENTÍFICO/SCIENTIFIC COMMITTEE

Miren Alberdi Universidad de La Frontera, Chile; **Luis Apiolaza** University of Canterbury, Nueva Zelandia; **Claudia Bonomelli** Pontificia Universidad Católica de Chile, Chile; **Roberto Carrillo** Universidad Austral de Chile, Chile; **Miguel Castillo** Universidad de Chile, Chile; **Luis Chauchard** Universidad Nacional del Comahue, Argentina; **Jordi Cortina** Universidad de Alicante, España; **Fred Cabbage** North Carolina State University, USA; **Guilherme de Castro Andrade** Centro Nacional de Pesquisa de Florestas EMBRAPA, Brasil; **Ignacio Díaz-Maroto** Universidad de Santiago de Compostela, España; **Claudio Donoso** Universidad Austral de Chile, Chile; **Jorge Etchevers** Colegio de Postgraduados, México; **Thomas Fox** Virginia Tech, USA; **Jorge Gayoso** Universidad Austral de Chile, Chile; **Roberto Godoy** Universidad Austral de Chile, Chile; **Anton Huber** Universidad Austral de Chile, Chile; **Andrés Iroumé** Universidad Austral de Chile, Chile; **Dougllass Jacobs** Purdue University, USA; **Antonio Jurado Bellote** Centro Nacional de Pesquisa de Florestas EMBRAPA, Brasil; **Thomas Knoke** Technische Universität München, Alemania; **Ludmila La Manna** Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico CIEFAP, Argentina; **Antonio Lara** Universidad Austral de Chile, Chile; **María V. Lencinas** CADIC-CONICET, Argentina; **Rafael Navarro** Universidad de Córdoba, España; **Peter Niemz** Eidgenössische Technische Hochschule, Zürich; **Mario Niklitschek** Universidad Austral de Chile, Chile; **Leif Nutto** Universidad de Freiburg, Alemania; **Ralph Nyland** SUNY College of Environmental Science and Forestry, USA; **Pablo L. Peri** Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Argentina; **Benno Pokorny**, Albert-Ludwigs Universität Freiburg, Alemania; **Albert Reif** Universidad de Freiburg, Alemania; **Christian Salas** Universidad de La Frontera, Chile; **Luis Silveira** Universidad de La República, Uruguay; **Tom Veblen** University of Colorado, USA; **Alejandra Zúñiga** Universidad Austral de Chile, Chile.

Editor:

Víctor Gerding S., Universidad Austral de Chile

Coeditores:

Cristian Echeverría L., Universidad de Concepción, Chile

Pablo Donoso H., Universidad Austral de Chile

Aníbal Pauchard C., Universidad de Concepción, Chile

Leonardo Gallo, INTA - Bariloche, Argentina

José María Rey Benayas, Universidad de Alcalá, España

Asistente del Comité Editor: **Isabel Vives G.**, Universidad Austral de Chile

Revisora de Redacción: **Cecilia Ilharreborde**

Revisora de Inglés: **Amapola López**

Oficina de la Revista: **Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Valdivia, Chile.**

Fono: 56 (63) 2221743. Correo electrónico: revistabosque@uach.cl

Página web: <http://www.revistabosque.cl>

Toda correspondencia respecto a publicaciones debe ser remitida al editor (revistabosque@uach.cl), Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Valdivia, Chile.

Office of publication: **Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.**

Phone: 56 (63) 2221743, email: revistabosque@uach.cl

Web: <http://www.revistabosque.cl>

Correspondence dealing with publications must be sent to editor (revistabosque@uach.cl), Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Valdivia, Chile.

BOSQUE es financiada por la Universidad Austral de Chile.

BOSQUE

CONTENTS

REVIEWS

- Aristizábal J. **The hidden role of woody debris stocks as a woodfuel source: why cutting down trees if woodfuel can be gathered from forest floor?** 3

ARTICLES

- Ribeiro A, AC Ferraz Filho, JR Soares Scolforo. **Tree height prediction in Brazilian *Khaya ivorensis* stands.** 15
- Peña-Rojas K, S Donoso, C Pacheco, A Riquelme, R Gangas, A Guajardo, S Durán. **Morpho-physiological responses of *Lithraea caustica* plants (Anacardiaceae) under restricted water conditions.** 27
- Garrido-Pérez EI, KL Sidali, J Rojas-Salvatierra, D Tella-Ruiz, A Cajas, MS Peña. **Ecological Lessons from Amazonian History: differential impact of land-uses on the structures and aboveground biomass of secondary forests in Napo, Ecuador.** 37
- Günlü A, A İhsan Kadioğulları. **Modeling forest stand attributes using Landsat ETM+ and QuickBird satellite images in western Turkey.** 49
- Cardoso Furlan F, NH Gavilan, A Zichner Zorz, L Silva de Oliveira, ER Konzen, G Ebling Brondani. **Active chlorine and charcoal affect the *in vitro* culture of *Bambusa vulgaris*.** 61
- Shaheen H, A Riffat, M Salik, S Sadiqa Firdous. **Impacts of roads and trails on floral diversity and structure of Ganga-Choti forest in Kashmir Himalayas.** 71
- Venegas-González A, F Roig Juñent, AG Gutiérrez, K Peña-Rojas, M Tomazello Filho. **Effects of climate variability on growth and establishment patterns of *Nothofagus macrocarpa* in central Chile.** 81
- Durkaya B, A Durkaya, G Önal, Sinan Kaptan. **Evaluation of the effects of various factors on aboveground and belowground biomass storage capacity of *Rhododendron ponticum*.** 95
- Attis Beltrán H, L Chauchard, A Dezzotti, G Martínez Pastur. **Diametric growth model of *Nothofagus alpina* and its relationship with that of *Nothofagus obliqua* and *Nothofagus dombeyi* in the natural forest from Patagonia of Argentina.** 107
- Pérez Cutillas P, MF Cataldo, DA Zema, J de Vente, C Boix-Fayos. **Greening-up effects on streamflow and evapotranspiration in Mediterranean catchments. An example of Taibilla catchment (SE Spain).** 119
- Koutika LS, L Mareschal, S Rudowsky. **Fate of *Acacia mangium* in eucalypt mixed-species plantations during drought conditions in the Congolese coastal plains.** 131
- Copete MA, R Herranz, P Ferrandis, JM^a Herranz. **Dormancy induction in dried seeds of *Scorzonera reverchonii* (Compositae) stored at low temperature.** 137
- Argibay DS, D Renison. **Effect of fire and livestock on *Polytepis australis* (Rosaceae) woodlands along an altitudinal gradient in the mountains of central Argentina.** 145

NOTES

- Doll U, P Araya, L Soto-Cerda, D Aedo, G Vizcarra. **Litter production and composition in a young pre-Andean *Nothofagus glauca* forest of Maule Region.** 151

REVISIONES

**The hidden role of woody debris stocks as a woodfuel source:
why cutting down trees if woodfuel can be gathered from forest floor?**

El papel subrepticio de los desechos leñosos como fuente de leña:
¿Por qué talar árboles si la leña puede ser recolectada del suelo del bosque?

Javier Aristizábal

Fundación Natura, Subdirección de Desarrollo Local y Cambio Global
Bogotá, Colombia, Carrera 21 No. 39 - 43, jaristizabal@natura.org.co

SUMMARY

Recently, the key role played by woody debris within the ecological dynamics of forest ecosystems has been acknowledged; however, its contribution as a source of woodfuel has barely been studied, despite being the most important energy resource for one-third of world population. Over decades, the widely held belief that woodfuel exclusively comes from woody living biomass has labelled woodfuel collection as a driver of tropical deforestation. The poor understanding about gathering ways of this resource in the rural developing world has hidden the fact that it is mainly sourced from woody necromass, of which their stocks and productivity may be estimated at 35 Pg and 6.5 Pg year⁻¹ in tropical forests, respectively. Whether necromass productivity of both geographically accessible tropical forest for rural communities and other types of woody vegetation is taken into account together, a potential supply of 2.19 Pg year⁻¹ could be estimated, which would meet by far, the projected global rural woodfuel demand. It concludes that household-oriented woodfuel collection is far from being a driver of deforestation; instead, this latter might jeopardize access to this energy source. This paper tries to provide a new insight about the relationship between rural energy security and forest-based ecosystem services and their repercussions on climate change.

Key words: necromass, deforestation, cookstoves, non-renewable biomass.

RESUMEN

Recientemente, se ha reconocido el papel fundamental que desempeñan los residuos leñosos dentro de la dinámica ecológica de los ecosistemas forestales, sin embargo, poco se ha estudiado respecto a su contribución como fuente de un recurso energético tan importante como la leña de la cual dependen más de una tercera parte de la población mundial. Durante décadas ha persistido la creencia generalizada que la leña procede exclusivamente de las reservas de la biomasa en pie, por lo cual, su recolección ha sido calificada como una actividad promotora de la deforestación tropical. La pobre comprensión que existe sobre las formas de apropiación de este recurso en el medio rural de países en vías de desarrollo ha ocultado el hecho que su principal fuente procede de la necromasa leñosa cuyas reservas y productividad pueden estimarse en alrededor de 35 Pg y 6,5 Pg año⁻¹ para los bosques tropicales, respectivamente. Considerando la productividad de la necromasa tanto de áreas forestales tropicales físicamente accesibles para las poblaciones rurales como de otros tipos de vegetación leñosa, se estima una oferta potencial de 2,19 Pg año⁻¹, la cual puede satisfacer la demanda global de leña. Se concluye que la recolección de leña para cocción doméstica está lejos de ser un agente causal de la deforestación y que por el contrario, la deforestación podría poner en peligro el acceso a esta forma de energía. Este artículo intenta proveer una nueva perspectiva de la relación entre la seguridad energética rural y los servicios ecosistémicos ofrecidos por los bosques y cómo ambos repercuten en el cambio climático.

Palabras clave: necromasa, deforestación, estufas, biomasa no renovable.

INTRODUCTION

Forest ecosystems provide several goods and services, from which woodfuel supply is the most important for one-third of the world population relying on traditional biomass for meeting their needs for cooking and heating.

The widespread belief about household-oriented woodfuel collection as a driver of tropical deforestation has been held for decades (Eckholm 1975). However, this view only reveals the poor understanding existing about woodfuel gathering ways by rural communities; moreover, it proves how lack of awareness about forests regrowth

and mortality has been overlooking its ability as a woodfuel source.

Estimates about supply ability of forests have just been focused on assessing the fraction of woodfuel from living aboveground biomass stocks as the most predominant component in such ecosystems. Nonetheless, woodfuel sourced from woody debris stocks has not yet been considered. Data collected by several surveys show woody debris stocks may account for 1 – 27 % of total forest biomass (both living aboveground biomass and necromass together) in undisturbed forests and more than 70 % in heavy-logged forests (Palace *et al.* 2012, Pfeifer *et al.* 2015).

By 2010, global deadwood stocks had been estimated at about 67 Pg; whereas aboveground biomass stocks went up 600 Pg (FAO 2010). When added together, deadwood would account for 10 % of total woody biomass stocks from world forests.

This figure should not be disregarded since woody debris represents the most relevant type of woodfuel collected by users because of its availability in forests and other woodlands, by ensuring energy security of rural communities.

This review paper addresses how the use of woody debris stocks as woodfuel may offer a possible explanation to woodfuel gap, but also sets out question marks concerning crosscutting issues to rural woodfuel consumption influencing decision-making. Since woodfuel sourced from woody debris stocks does not mean the removal of living woody biomass, why should rural household-oriented woodfuel consumption be considered as a driver of deforestation? In addition, if the most fuelwood for cooking is sourced from woody debris stocks, what is the real impact of measures intended to decrease woodfuel consumption as a strategy for reducing greenhouse gases emissions? In brief, the link between rural energy security and forest ecosystems will be analyzed in this article to get a better understanding about their effects on forest carbon dynamics and their environmental implications.

DYNAMICS OF WOODY DEBRIS STOCKS

As part of the life cycle of vegetal ecosystems, living biomass becomes necromass (deadwood mostly) by either natural senescence or external factors leading to the death of their components. The dynamics of growth and death sets the performance of forest carbon pools and fluxes. Living woody biomass is transferred to death organic matter; hence, carbon content is released slowly over years or centuries (Stevens 1997, IPCC 2006, Russell *et al.* 2014).

Woody debris stocks play a vital role in functioning and ecological balance of forest ecosystems. They contribute to keeping productivity not only by adding significant amounts of nutrients into soil, but also by boosting water retention (Stevens 1997). Similarly, it helps to provide habitat for both animal and vegetal organisms (Stevens 1997). There is evidence that woody debris stocks improve

soil stability in slopes and help to mitigate run off effects on soil loss (Stevens 1997, Paletto *et al.* 2012).

Carbon storage has recently emerged as one of the most important functions of deadwood because of its ability to retain CO₂ for long time (Paletto *et al.* 2012, Russell *et al.* 2014). Thus, carbon dioxide released by decay can be offset by vegetation growth, thereby preventing its accumulation in the atmosphere.

Woody debris stocks of tropical forest might range from 1 to 178 Mg ha⁻¹ depending on forest type and structure, as well as on human-induced disturbance degree (Palace *et al.* 2012, Pfeifer *et al.* 2015). Accumulation of deadwood may strengthen wildfires occurrence since it represents a significant fraction of fuel load in most forest types, included tropical ecosystems (Paletto *et al.* 2012).

GATHERING OF WOODY BIOMASS FOR RURAL COOKING

Subsistence-oriented woodfuel gathering in rural areas is a low input-demanding activity, except for the time and human power of the woodfuel collector. Both inputs mean a high opportunity cost for gatherers, thus they will spend on them as little as possible in order to allocate them to income generating activities for bringing benefits to their homes.

Cooking is a basic need that must be met on a daily basis, as well as other rural livelihood needs. Solutions are hardly found either by long-term or mid-term measures. Making a choice about certain fuel for cooking does not only depend on its availability but also its “readiness to use”. For this reason, well-seasoned and easy-to-split woody biomass will be preferred by gatherers as woodfuel. Given that woodfuel sourced from woody debris stocks meets both features, there is a noticeable preference in collecting such woody biomass by users from forests or other woody formations. The rationale behind this choice is because deadwood is almost ready to use (sometimes, a few days for air-drying the remaining moisture will be needed). Instead, freshly cut wood cannot immediately be used as fuelwood because of its high moisture content that, even in some tree species, may be higher than 200 % (Glass and Zelinka 2010).

On the other hand, moisture content of woody debris will vary according to decay stage (Stevens 1997, Yu *et al.* 2003). Yu *et al.* (2003) showed that under natural conditions, coarse woody debris of a coniferous forest absorbed water from surroundings by ranging between 100 % for decomposition degree I (the least decayed) and 750 % for decomposition degree V (the most decayed), respectively.

The ability of wood for losing moisture (desorption) presents remarkable differences between freshly cut wood and deadwood. In the former case, wood must lose water until equilibrium moisture content has been reached, whereas woody debris will take less time to remove the remaining water because its equilibrium point has already been reached. Even though deadwood can soak up and hold wa-

ter due to exposure to surroundings conditions (*e.g.*: rain, soil moisture or runoff), this can be removed in a matter of days (Yu *et al.* 2003). This is the most valuable feature of woody debris to woodfuel collectors since longer air-drying times will not be required.

The hardness level of deadwood is another characteristic that is highly regarded by collectors. Woody debris of early-stage decay classes (I-II) are the most suitable for burning because their high density allows keeping a long-lasting flame. Even, the observational evidence shows that wood of third decay class is more easily lit than slightly decayed one is. Deadwood belonging to this decay stage is featured by having lost between 25 – 50 % of its mass, which means a large amount of porosity that facilitates fire spreading (Stokland *et al.* 2012). Furthermore, due to its structural weakness, moderately decayed woody debris can easily be chipped into small pieces, which helps starting a fire quickly.

Gathering woody biomass available on forest floor spends less time and effort than undertaking the tough task of cutting trees. Sometimes, woodfuel collectors must split downed dead logs when the burden of carrying either on back or by using draft animals proves unfeasible. Exceptionally, woodfuel gathering in developing countries still remains as a handmade task aided by some tools (*e.g.*: axes or “machetes”).

WOODY DEBRIS STOCKS AND WOODFUEL DEMAND

Over decades, woodfuel consumption has been considered a harmful activity for the environment, mostly for forest sustainability because mainstream thinking has the wrong belief that woodfuel just might be obtained from living trees (Eckholm 1975, Spetch *et al.* 2015). The meaningful role of woody debris as woodfuel source has been systematically underestimated by forest statistics from mid-1970s onwards. For a long time, forest inventories were orientated to quantifying timber stocks, by overlooking other components less interesting from a profitable view, although ecologically and environmentally important (Ritter and Saborowski 2014). According to Forest Resources Assessment 2010, forest deadwood stocks were estimated at 67 Pg by 2005 around the world, of which about 52 % (~35 Pg) came from tropical forests (FAO 2010). The worldwide woodfuel gathering in 2015 rose by 1,862 million cubic meters; being collected 71 % from tropical regions (FAO 2017). This figure might account for 1.35 Pg of woody biomass used as woodfuel, which coincides with woodfuel demand by 2009 that, according to Bailis *et al.* (2015), could have been about to 1.36 Pg. Both numbers just would account for almost 3.8 % of woody debris stocks estimated to tropical forests by 2005, respectively.

As living biomass, woody debris stocks keep changing, then new amounts of deadwood are yearly added because of mortality process of above and belowground forest bio-

mass. By reviewing much of research literature regarding necromass productivity of tropical forests, Palace *et al.* (2012) found out that such parameter ranged from 0.1 Mg ha⁻¹ year⁻¹ for a young mangrove forest to 9.53 Mg ha⁻¹ year⁻¹ for a lower montane moist forest. This variability is a consequence both of the characteristics of forest and disturbance degree to which it had been subjected in the past. Based on these data, necromass productivity of forest may account for 2 % of the total aboveground biomass stocks (Palace *et al.* 2012). This suggests that close to 12 Pg of woody debris might be being incorporated to world forest necromass pool, from which 6.5 Pg would be coming from tropical regions.

If global woodfuel demand for cooking and heating rises to 1.36 Pg year⁻¹ (a less conservative scenario), such figure would account for one-seventh of woody necromass productivity per year in tropical regions. By taking into account this estimation and, except by certain woodfuel “hot spots”, it is hardly believable that much of rural household woodfuel consumption, in developing countries, is not being supplied by woody debris stocks.

COULD WOODY DEBRIS STOCKS TRY TO EXPLAIN THE “WOODFUEL GAP” THEORY?

In mid-1970s, the thinking about an imminent mid-term forest depletion because of woodfuel collection was fostered by the cataclysmic and unhopeful view of Eckholm (1975) in his influential essay “The other energy crisis: firewood”. The global forest productivity was overlooked due to lack of knowledge and information mainly concerning dynamics of tropical forest ecosystems (FAO 1997). Data of forest biomass supply was generally overcome by woodfuel demand as a consequence of population growth happening in developing countries. The difference between forest ecosystems ability for providing woody biomass and projected woodfuel consumption set up a critical scenario known as the “woodfuel gap” theory (Arnold *et al.* 2003, Benschel 2008).

The increase of forestry knowledge basis and further detailed studies on forest structure and dynamics at regional or national levels proved tree growth data used by initial calculations underestimated those happenings in the field. For instance, Openshaw (2011) pointed out that woody biomass productivity was closely linked to water availability; subsequently it was possible to find forest ecosystems growing between 4 – 7 Mg ha⁻¹ year⁻¹ depending on rainfall regime on site. Such an author indicated that these numbers surpassed those usually cited by international agencies in order to estimate potential biomass supply from forests. Most studies supporting the “woodfuel gap” theory have also excluded woody debris as woodfuel source (Openshaw 2011). As aforementioned, woody necromass productivity might range between 0.1 and 10 Mg ha⁻¹ year⁻¹, being comparable to aboveground biomass growth rate which can vary from 0.5 to 15 Mg ha⁻¹

year⁻¹ for temperate forests and 0.2 – 18 Mg ha⁻¹ year⁻¹ for the tropical ones, respectively (IPCC 2006).

The forecasts of “woodfuel gap” were proved unrealistic when compared to field-based data and thus, has been rejected by certain circles of researchers and scholars. This theory failed to take into account basic socioeconomic issues such as adaptive ability of woodfuel users in response to shortage conditions (Deweese 1989). It was also showed that forests were not necessarily the only source for collecting woodfuel, but also other woody formations as woodlots, live fences, home gardens and some crops met such role (FAO 1997, Arnold *et al.* 2003, Bense 2008,).

Moreover, woody formations other than forests also produce necromass by either natural senescence or man-induced activities (IPCC 2006). In the tropics, both coffee and cocoa crops have proved to be good examples. Shade coffee plantations can yield from 0.02 to 1.4 Mg ha⁻¹ of woody debris depending on shade tree species and crop management (Soto-Pinto and Aguirre-Dávila 2015, Masuhara *et al.* 2015). On the other hand, woody necromass production in cocoa plantations growing along with shade trees can range between 0.02 and 12.4 Mg ha⁻¹ (Wardah *et al.* 2011, Somarriba *et al.* 2013).

These plantation crops must be removed and replaced by new individuals as their yield decreases to ensure a profitable production level for farmers. For instance, the productive cycle of coffee plantations can vary from five to seven years according to farming practices and environmental conditions. A 5 – 7-year-old coffee tree might produce up to 2.8 kg of woody biomass (Segura *et al.* 2006). If a planting density of between 2,000 and 5,000 coffee trees per hectare is considered, from 5.6 to 19 Mg ha⁻¹ of woody biomass coming from coffee plantations (shade trees not included) might be gathered from each turnover.

Unlike coffee, cocoa cultivation has a longer productivity cycle, whose yield starts decreasing quickly from 25 years old onwards (Mahrizal *et al.* 2013). According to age and density of cultivation, cocoa plantations might generate from 14 to 50.7 Mg ha⁻¹ of woody biomass in each turnover time (Somarriba *et al.* 2013, Mohammed *et al.* 2015).

Crop turnover transfers a huge amount of woody debris from living aboveground biomass to dead organic matter pool, which is mostly used as fuel. The contribution of woody debris stocks from woody crops is reflected, for instance, by taking the case of Colombia. Currently, this nation is the third largest coffee producer in the world after Brazil and Vietnam (ICO 2017) and the tenth largest producer of cocoa worldwide (Anga 2014), respectively. By 2014, this country had about 800,000 ha in coffee plantations and 160,000 ha in cocoa plantations (MADR 2017). More than 90 % of total land area of both crops is located in 15 of 32 departments in which the country is administratively divided. This region has roughly eight million of inhabitants, of which 50 % relies on fuelwood for cooking, accounting for a demand of 5.77 Tg year⁻¹. Despite forest

cover accounts for 52 % of its inland area, very few inventories have been carried out for assessing woody debris stocks in Colombian forests. However, preliminary studies suggest deadwood stocks would range from 2.2 – 80.2 Mg ha⁻¹ depending on the type of forest ecosystem (Navarrete *et al.* 2011, Restrepo *et al.* 2012).

When a planting density over 5,000 bushes per hectare and a 7-years productive cycle are considered, it is estimated that one coffee plantation hectare in Colombia may generate 11.6 Mg of woody biomass incorporated to dead organic matter pool in turnover time. On the other hand, the average density of cocoa plantations is 1,200 trees per hectare and its productive cycle might be extended up to 30 years, even though it is possible to find less-productive plantations as old as 40 years and over. Woody biomass-based productivity of cocoa plantation in Colombia is as high as 66 Mg ha⁻¹ at the end of the life cycle (Andrade *et al.* 2013).

Thereby, 9.28 and 10.56 Tg of woody biomass from both crops would be transferred from aboveground biomass to woody debris stocks when their productive lifecycles had finished. If such figures are divided by their lifecycles (*i.e.*: seven years by coffee and 30 years by cocoa), then 1.32 and 0.35 Tg of woody necromass would be yearly contributed by both crops. Total availability of woody debris coming from coffee and cocoa cultivation would be as much as 1.67 Tg year⁻¹, accounting for 29 % of the annual fuelwood demand of four million rural people settled in that sub-national region.

Around the world, both cultivations add up more than 20 million hectares (UTZ 2016); 88 % is similarly shared between Sub-Saharan Africa and Latin America, and the remaining 12 % between Southeast Asia and India. Furthermore, tropical crops as tea, coconut and oil palm are also a source of woody biomass, which cover more than 31 million hectares together (UTZ 2016). The aforementioned calculations indicate that agricultural woody wastes might be meaningful contributions to woodfuel supply for the poorest rural people in tropical countries.

Unlike agricultural woody wastes, however, only a little part of forest woody debris is available for collecting since most tropical forests are either far away from human settlements or within protected areas where woodfuel gathering is not allowed. According to FAO (2010) there are close to 560 million hectares of tropical forests oriented to productive activities, accounting for 31 % of the world tropical forest cover, which might generate about to 1.66 Pg year⁻¹ of woody necromass. When non-forest woody formations such as agroforestry systems, which represent near 500 million hectares, are taken into account (Zomer *et al.* 2014), 0.41 Pg year⁻¹ of woody debris might be added. In addition, agricultural woody wastes would globally contribute to 0.12 Pg year⁻¹ as presented in table 1. Therefore, annual available supply from woody debris stocks would be as high as 2.19 Pg year⁻¹, which exceeds by almost 40 % both woodfuel collection data cited by FAO

(2017) for tropical forest in the Yearbook of forest products 2015 (*i.e.*: 1,862 million cubic meters is roughly tantamount to 1.35 Pg) and the figure proposed by Bailis *et al.* (2015).

These estimations show how woodfuel exploitation for rural subsistence consumption is far from being a real threat to integrity of tropical forest ecosystems because mortality-based dynamics of aboveground biomass is turning woody debris into necromass stocks as fast as woodfuel collection rates. When the “woodfuel gap” theory arose in mid-1970s, the world population depending on woodfuel as the main energy source for cooking had reached 1.5 billion people while tropical forests covered 2.1 billion hectares (FAO 1982). After four decades, people consuming woodfuel doubled and the tropical forest area has decreased by about 16 % (FAO 1982, Keenan *et al.* 2015). Accordingly, a logical conclusion emerges: if deadwood from forestland and other woody formations can currently meet global woodfuel demand to three billion people, then it would make sense to think 40 years ago, woodfuel supply was only sufficient when woodfuel-demanding people were just half and the tropical forest area in developing countries was higher than it is presently. Under this viewpoint, it is understandable why forecasts about “woodfuel gap” failed to come true. The approach used to project woodfuel demand not only underestimated growth ability from tropical forest aboveground biomass (as well as tree outside the forest), but also the potential of woody debris stocks as a woodfuel source had been overlooked.

IMPACTS OF WOODFUEL COLLECTION FROM WOODY DEBRIS STOCKS ON FORESTS

The widespread belief of rural household woodfuel consumption as a deforestation driver has been a controversial subject among researchers and scholars. There is

little evidence supporting such claim, instead, many studies call into questioning the link between both of them (Deweese 1989, Arnold *et al.* 2003, Openshaw 2011).

Agricultural expansion, both arable and pastoral, has been the main driver of forest cover depletion, thus woody debris, as by-product resulting from such process, is used as fuel. The “opportunistic” use of woody debris as woodfuel by collectors has been misunderstood as one of the causes leading forest clearance (May-Tobin 2011). Woodfuel collection from the forest does not necessarily entail that trees must be removed because naturally occurring woody necromass prevents wood cutting intended for household subsistence use.

Although woody debris as woodfuel might be playing in favor of tropical forest conservation, its role in the forest degradation process is still to be solved. The simplest manner to define forest degradation is “the reduction of capacity of a forest to provide good and services” (FAO 2011). However, from view of carbon fluxes, it is termed as “A direct human-induced long term loss (persisting X years or more) of at least Y% of forest carbon stocks (and forest values) since time T and not qualifying as deforestation” (IPCC 2003). A few studies have assessed how the depletion of dead organic matter as carbon pool may be contributing to forest degradation. For instance, García-Oliva *et al.* (2014) compared carbon contents of four fragmented forest types according to the woodfuel exploitation level. As expected, less disturbed forest characterized by both higher tree density and larger basal area, showed the highest carbon content (670 Mg ha⁻¹). In contrast, the carbon content of disturbed forest was as low as 55 % compared to less disturbed forest (303 Mg ha⁻¹). Nevertheless, deadwood was not included in this survey, thus making conclusions to determine how woody debris stocks may be affected by woodfuel collection proved to be difficult,

Table 1. Annual woody wastes production from tropical crops.

Producción anual de residuos leñosos procedentes de cultivos tropicales.

Crop	World area (million hectares)	Average woody wastes productivity (Mg ha ⁻¹ year ⁻¹)	Woody wastes production (Pg year ⁻¹)
Coffee	10.1	1.65 ^a	0.016
Cocoa	10.0	2 ^b	0.02
Tea	3.5	0.7 ^c	0.002
Oil palm	17.0	3.3 ^d	0.056
Coconut	11.1	3 ^e	0.033
Total	51.7	-	0.127

a. Based on Segura *et al.*'s data (2006) and supposing a density of 5,000 bushes per hectare and 7-years productive lifespan.

b. Sourced from Andrade *et al.* (2013).

c. Based on Subramaniyan *et al.* (2017) and supposing a density of 2,500 bushes per hectare and 60-years productive lifespan.

d. Based on Abdullah and Sulaiman's data (2013).

e. Sourced from Ranasinghe and Thimothias (2012).

even more so, if such activity is either really driving forest degradation or it is a result of another form of forest exploitation.

If, from a carbon storage perspective, forest degradation is thought as on-going loss of such pool; then, the use of woody necromass as fuel might be as degrading as other practices contributing to forest cover depletion. Due to decay of organic matter, the carbon content of deadwood is released to the atmosphere as carbon dioxide. Nevertheless, this process takes place slowly and gradually, unlike combustion, in which carbon dioxide is released straight away. Russell *et al.* (2014) estimated residence times of coarse woody debris by 80 years for conifers and 69 years for hardwoods in eastern temperate forests of USA, by modelling decay process. Outputs generated by such modelling show coarse woody debris loses its mass exponentially (negative), indicating a faster decay rate at early years and slower as time passes, which is reflected in its half-life time (Russell *et al.* 2014). In tropical ecosystems, factors such as humidity and temperature have an influence over decay rate of organic matter, hence it is foreseeable both half-life and residence time to be as far less as pointed out by Russell *et al.* (2014). Gurdak *et al.* (2013) seem to bear out this idea in assessing dynamics of coarse woody debris along elevation gradient in Peruvian highland tropical forest where residence times were considerably lower, ranging from 2.9 to 6.8 years for hardwoods. Whether the proportion biomass remaining model proposed by Russell *et al.* (2014) can forecast how coarse woody debris decreases through time due to decay, then an inversely proportional pattern of carbon loss of coarse woody debris will be displayed (*i.e.*: a logarithmic model).

The aforementioned significantly affects both the manner and amount of carbon fluxes that are released to the atmosphere. If it is assumed that in steady-state forest ecosystem, these carbon fluxes are kept equal, then the mortality is offset by biomass growth (Gurdak *et al.* 2013). Once carbon has been transferred to necromass, however, it might be released in a shorter time because of the combustion when woodfuel burns due to wildfires or man-induced activities. If a demand of one ton per year of woodfuel is considered through 20 year, then 20 tons will be used by the end. Such woody biomass might take two alternative paths in order to release its carbon content: either via combustion or via decay. For simulating decay emissions, biomass loss should be modelled using the negative exponential model as suggested by Olson (1963) and Russell *et al.* (2014):

$$Mass_t = Mass_0 e^{-kt} \quad [1]$$

Where $Mass_t$ is woody necromass at time t ; $Mass_0$ is the initial woody necromass; k is the annual decay rate and t is the time of reference in years.

From this equation, it is possible to find the annual

decay rate (k) if initial necromass, final necromass and time are known. By taking as reference the research of Russell *et al.* (2014), who has estimated an 8-year half-life for hardwoods belonging to climate regimes, where mean annual temperature is higher than or equal to 13.7 °C (such as those found in tropical highlands as well) and assuming a 1-ton initial mass, it would roughly decrease by half (0.5 Mg) when half-life has been reached, then the value of decay rate parameter k of 0.086 is found. In the table 2, the percentage of remaining woody necromass for

Table 2. Simulated depletion of 20 Mg woody necromass stock via combustion – decay paths and CO₂ emissions projected.

Disminución simulada de una pila de necromasa leñosa de 20 Mg a través de las rutas de combustión y descomposición y emisiones de CO₂ proyectadas.

Year	PBR	PBR _{20t} (Mg)	PBR _{20t} + fw (Mg)	E _{PBR-20t} (MgCO ₂)	E _{PBR-20t + fw} (MgCO ₂)
1	0.92	18.35	17.35	3.02	4.85
2	0.84	16.84	13.61	5.78	11.69
3	0.77	15.45	9.51	8.32	19.19
4	0.71	14.18	5.75	10.65	26.09
5	0.65	13.01	2.74	12.79	31.59
6	0.60	11.94	0.63	14.75	35.44
7	0.55	10.95	-	16.55	-
8	0.50	10.05	-	18.21	-
9	0.46	9.22	-	19.72	-
10	0.42	8.46	-	21.11	-
11	0.39	7.77	-	22.39	-
12	0.36	7.13	-	23.56	-
13	0.33	6.54	-	24.63	-
14	0.30	6.00	-	25.62	-
15	0.28	5.51	-	26.53	-
16	0.25	5.05	-	27.36	-
17	0.23	4.64	-	28.12	-
18	0.21	4.25	-	28.82	-
19	0.20	3.90	-	29.46	-
20	0.18	3.58	-	30.05	-

PBR: Proportion biomass remaining (%).
 PBR_{20t}: Proportion biomass remaining for a 20-Mg woody debris pile following only the decay path (tons).
 PBR_{20t} + fw: Proportion biomass remaining for a 20-Mg woody debris pile following a blended combustion-decay path (tons).
 E_{PBR-20t}: CO₂ emissions by decay from 20-Mg woody debris pile (tons).
 E_{PBR-20t + fw}: CO₂ emissions by a blended combustion-decay path from 20-Mg woody debris pile (tons).

a decaying piece of woodfuel during a 20-years period can be observed, moreover, how this gradual loss would occur over a 20-tons stock. After 20 years, such woody necromass stock will have theoretically decreased to 3.5 Mg. However, when blended woodfuel decay–combustion path is taken into account, woodfuel would just deplete in six years if a collection rate of 1 Mg year⁻¹ is considered.

Two additional cycles of blended decay–combustion path will be needed for meeting 1 Mg year⁻¹ annual demand through 20 years. Therefore, the amount of woodfuel required would triple as well as CO₂ emissions. The cumulative emissions brought about by both processes are different because the single combustion path displays a linear growth given that a similar amount of woodfuel is burnt every year while emissions from decay of woody biomass rise logarithmically as shown in figure 1.

After 20 years, cumulative emissions from woodfuel combustion would increase close to 120 MgCO₂, whereas through the decay path it would just account for one quarter for the same time. The difference between cumulative emissions from combustion and decay are those emissions that will be released in advance when woody biomass burns, otherwise it would be kept in the necromass pool up to when the wood has fully decayed.

A key question arises: What is the effect of anticipated CO₂ emissions from burning of coarse woody debris over atmospheric concentrations of greenhouse gases if biomass loss will be theoretically offset by regrowth? As far as it is known, deadwood used as woodfuel does not seem to have a relevant effect over such concentrations as long as the steady-state is kept. Nevertheless, ongoing depletion of forest cover sets out a paradoxical situation where

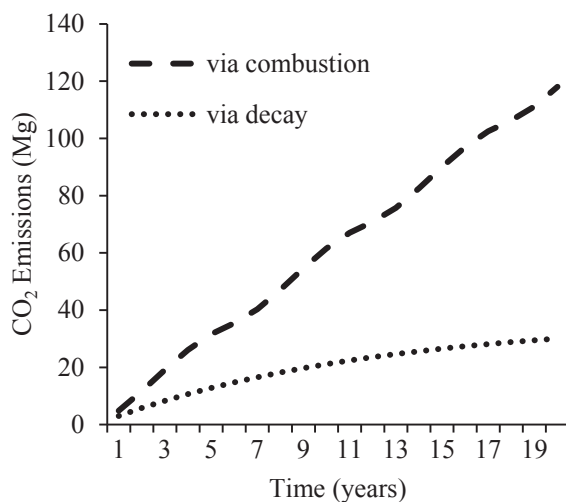


Figure 1. Cumulative CO₂ emissions from combustion and decay scenarios for 20 Mg woody necromass stock.

Emissiones acumuladas de CO₂ de los escenarios de combustión y descomposición para una pila de necromasa leñosa de 20 Mg.

woodfuel collection, far from being a deforestation driver, might be affected by deforestation itself. If living biomass stocks were removed, necromass stocks would also exhaust, thus carbon fluxes between both pools will disrupt. As forest cover depletes, availability of woody necromass oriented to woodfuel use will also decrease bringing about serious consequences for energy supply of rural communities (in certain cases, the urban ones as well) relying on it for meeting their cooking and heating needs.

POLICY IMPLICATIONS OF WOODY DEBRIS STOCKS USE AS WOODFUEL

How the renewability of biomass is affected by woody debris collection inside a specific region is a matter that has yet to be solved. This is a key issue for climate mitigation measures approaching woodfuel consumption reduction (*i.e.*: improved cookstoves). The use of woody biomass as woodfuel increases greenhouse gases emissions (mainly CO₂) if the amount collected surpasses regrowth in such an area. The difference between both of them is known as the fraction of non-renewable biomass, which has been put in question because of uncertainty related to variability in the results reached when different methodological approaches are run (Lee *et al.* 2013).

When included, woody debris stocks will increase the demonstrably renewable biomass bringing about the opposite effect on the non-renewable biomass. As the non-renewable biomass values decrease, the fraction of non-renewable biomass will do too. In other words, an increase of woody debris stocks positively affects the availability of demonstrably renewable biomass at the expense of a lower value of the fraction of non-renewable biomass.

A short review of literature about this topic shows at least two quantitative procedures for calculating the fraction of non-renewable biomass (Lee *et al.* 2013). They agree on using aboveground biomass stocks and their productivity as parameters to allow determining the non-renewable biomass, nonetheless excluding woody debris stocks as additional factor might alter the fraction of non-renewable biomass calculations. Perhaps, the most comprehensive methodological approach to calculate the fraction of non-renewable biomass is displayed by EB 67 report, annex 22 of Clean Development Mechanism. In it, default values are defined for least developed countries and small island developing states from a step-by-step procedure through which the fraction of non-renewable biomass arises from dividing the non-renewable biomass by the demonstrably renewable biomass (CDM - Executive Board 2012). This latter comes from multiplying the protected area extent of forest by the annual growth rate of biomass.

By coincidence, Bailis *et al.* (2015) have found that the fraction of non-renewable biomass for pan-tropical areas ranging from 27 – 34 %, which are lower than those used by carbon markets-oriented, improved cookstoves projects worldwide (*e.g.*: UNFCCC default values for least

developed countries and small island developing states). However, these figures arise from improved data of aboveground biomass stocks estimations based on both GIS assessments and field surveys in which, deadwood pools were presumably left out, thus, those numbers could be even lower.

It should be noted that the demonstrably renewable biomass not only originated from forest lands but also from other types of vegetation cover which might provide renewable biomass sourced from dead wood, dung and agricultural residues.

The decrease of the non-renewable biomass fraction has an impact over policies oriented to reduce woodfuel consumption from the supply-side, which is directly related to climate change. For instance, climate benefits of improved cookstoves projects coming from savings of unsustainably harvested woodfuel that contributes to CO₂ emissions. If the non-renewable biomass were meaningfully lower than widely believed, then, impact of improved cookstoves dissemination would be lower than expected (Bailis *et al.* 2015). Thus, another question arises: Can woodfuel collection really be labelled as unsustainable even if it is sourced from woody debris stocks in places where its production might be exceeding demand for such resource? If compared to less conservative estimations of woodfuel consumption for cooking, woody debris stocks are as much as sevenfold, therefore there are no reasons for thinking aboveground woody biomass is being depleted due to this activity. Accordingly, a most comprehensive revision of the fraction of non-renewable biomass as an indicator of woody biomass availability is needed in projects intending to assess the impact of woodfuel consumption on CO₂ emissions and its repercussion on climate change.

Another poorly evaluated issue is how the collection of woody debris as cooking fuel might be playing a role as an unintended measure for preventing wildfires. Because most woody debris has low moisture content, such condition makes it prone to ignition by either naturally occurring or human-induced factors, which is risky for several forest ecosystems where fire can rapidly spread (Stephens *et al.* 2012). In temperate forests, fuel load reduction has become a priority as strategy of fire prevention. Such reduction focuses mostly on removing woody debris from which, only a small share is collected in order not to disturb ecological functions that are provided by woody debris into forest ecosystems (Stephens *et al.* 2012).

Woodfuel collection contributes to reducing fuel load of forests that might be preventing wildfires recurrence on highly vulnerable forest ecosystems, particularly when extreme climatic events arise. For instance, droughts originated by El Niño Southern Oscillation were responsible for devastation of several million hectares of tropical forest caused by wildfires between 1997 and 1998 (Siegert *et al.* 2001). Nonetheless, the real impact of woodfuel collection for cooking as measure for preventing wildfires can hardly be determined unless future research to be carried out on

this topic to provide evidence about this claim.

FINAL REMARKS

This article purports to show how woody debris has played a key role as a woodfuel source for most of the world population that relies on traditional fuels. Unlike mainstream viewpoints, it seems improbable that woodfuel consumption oriented to rural cooking has any incidence on the deforestation processes of tropical forests. This is because woodfuel collected comes from necromass stocks of forests, which are roughly estimated to be 35 Pg, enough to meet global annual demand representing 3.8 % of this figure. If only the annual woody necromass productivity were considered (it has been estimated by 9.5 Pg year⁻¹), then, the global demand would just account for 14.3 % of this latter one, showing that supply displays values higher than demand does. These numbers contradict the ideas about negative balances regarding woodfuel availability. In addition to woody debris from forestlands, other land uses categories could also contribute to woody debris stocks (*e.g.*: other woodlands, croplands and so-called “trees outside of the forest”), by adding together 0.53 Pg year⁻¹, which represents nearly two-fifth in regard to the global demand.

If woodfuel is widely found on forest floor, it is unlikely that collectors must cut down trees for ensuring their own supply; consequently, the link between deforestation and woodfuel use is unclear. Conversely, forest degradation sets out a different viewpoint. Based on the IPCC definition about forest degradation, woody debris stocks are meaningfully depleted by woodfuel collection, which would shorten carbon residence time as compared to woody debris decay modelling as proposed by Russel *et al.* (2014). Thereby, the usage of woody debris as woodfuel is increasingly accelerating carbon fluxes from necromass pool to atmosphere with regard to reference scenario (decay).

There is uncertainty about how early loss of carbon is being offset by forest growth rates because tropical forest productivity has wide variations ranging from 0.2 – 18 Mg ha⁻¹ year⁻¹ according to type of ecosystem and climatic zone (IPCC 2006). If compared to living biomass stocks, the productivity of tropical forest might account for under 1 % up to 3.7 %, which, for practical purposes, are similar to woody debris production rate from mortality (*i.e.*: 2 % of aboveground biomass stocks), stating that aboveground biomass sequesters similar amounts of carbon that are transferred to dead wood pools. However, woodfuel consumption might alter such balances as collection rates exceeds growth rates, although in this case, woody biomass is sourced from dead wood stocks instead of living biomass stocks. Tropical forest ecosystems, such as those found in dry zones or highland areas where net primary productivity is lower than that presented by ecosystems located in moist zones, may be particularly vulnerable to woodfuel gathering, especially if they overlap with rural settlements. In such places, woodfuel consumption per capita as high

as 1 Mg year⁻¹ may be troublesome both in the mid- and long-term ranges when collection rates will have depleted woody debris stocks of those forests. Nevertheless, woodfuel sourced from woodlands other than forestlands (*i.e.*: agroforestry systems, woodlots or woody wastes from croplands) is likely to offset this gap and even, replace a share of woodfuel supply provided by forestlands. Therefore, more comprehensive studies about carbon fluxes dynamics inside forests and about the impacts of wood-fuel collection on carbon stored in forests must be undertaken where several woodfuel sources coexist.

A higher uncertainty is observed on real impacts of measures oriented to reducing woodfuel consumption as strategy for halting global warming such as adoption of fuelwood-savings cookstoves, which is a well-known strategy generating positive impacts on both the well-being of rural communities and the environment. Emissions from woodfuel combustion might contribute to the increase of greenhouse gases concentrations if harvested unsustainably, which is an issue of concern to climate change.

To take the renewability status of biomass for granted, carbon losses and gains must be balanced, that is, the amount of carbon dioxide released must be as high as that sequestered by regrowth. Since the contribution of improved cookstoves projects is based on decreasing woodfuel consumption coming from the fraction of non-renewable biomass, it is likely that the impact on decreases in CO₂ will be lower than expected because as woody necromass pools are included into the accounting of renewable biomass, the fraction of non-renewable biomass will assume lower values than those considered by several cookstoves projects nowadays. This is consistent with findings reported by Bailis *et al.* (2015). Thus, the attractiveness of carbon market-oriented cookstoves projects may decline because their profitability and sustainability depend on selling carbon credits regarding volume of reduced emissions. While the effect brought about by early CO₂ emissions from woodfuel combustion over greenhouse gases concentrations in the atmosphere remains unclear, the role of woodfuel-savings cookstoves as a measure for slowing down the release of CO₂ should be stood out.

Because of its environmental implications, the role of woodfuel collection sourced from forest woody debris as a strategy for preventing wildfires should be comprehensively assessed in regions where fuel loads are high and prone to ignition. Likewise, the use of geographical information systems (GIS) may turn into a key tool to identify overlaps between woodfuel consumption “hotspots” (*e.g.*: Woodfuel Integrated Supply/Demand Overview Mapping methodology - WISDOM) and areas with low wildfire occurrence (*e.g.*: Along Track Scanning Radiometer - ATSR World Fire Atlas) aiming at ascertaining statistical correlations between both events. More site-specific analyses will be required to validate this claim.

Household woodfuel consumption sourced from woody debris stocks does not seem to support the idea linking it

to tropical deforestation however, ironically, deforestation may become a threat to energy security of rural communities relying on forests as main source of fuel for cooking. It is possible that loss of forest cover jeopardize the permanent production of woody debris because of the proportionality and dependence existing between them. Clearly, the removal of living woody biomass will produce huge amounts of woody debris because of either forest clearance or land-use changes. Nonetheless, once that happens, the cycle is disrupted definitively. In this sense, woodfuel collection must not be seen as a deforestation driver, rather as a livelihood activity vulnerable to its consequences.

Finally, ecological functions inherent to tropical forest other than providing woodfuel should not be ignored. Instead, sound forest management strategies should be encouraged to strike a balance between sustainability of forest ecosystems and the well-being of rural communities relying on them.

ACKNOWLEDGMENTS

The author wishes to express his gratitude to all staff of Fundación Natura for their worthy support during the writing of this paper. Likewise, the author also expresses his gratitude to the anonymous reviewers whose inputs and comments were very useful, thus they helped to improve this article.

REFERENCES

- Abdullah N, F Sulaiman. 2013. The oil palm wastes in Malaysia. In Matovic MD eds. Biomass now – sustainable growth and use. Rijeka, Croatia. InTech. p. 75-100. DOI: 10.5772/55302
- Andrade HJ, JM Figueroa, D Silva. 2013. Almacenamiento de carbono en cacaotales (*Theobroma cacao*) en Armero-Guayabal (Tolima, Colombia). *Scientia Agroalimentaria* 1: 6-10.
- Anga J. 2014. The world cocoa economy: current status, challenges and prospects. Consulted Apr. 1, 2017. Available in http://unctad.org/meetings/es/Presentation/SUC_MEM2014_09042014_ICCO.pdf
- Arnold M, G Köhlin, R Persson, G Shepherd. 2003. Woodfuel revisited: what has changed in the last decade? Bogor, Indonesia. Center for International Forestry Research. 35 p.
- Bailis R, R Drigo, A Ghilardi, O Masera. 2015. The carbon footprint of traditional woodfuels. *Nature Climate Change* 5: 266-272. DOI: 10.1038/MCLIMATE2491
- Bensel T. 2008. Fuelwood, deforestation and land degradation: 10 years of evidence from Cebu province, the Philippines. *Land Degradation & Development* 19(6): 587-605. DOI:10.1002/ldr.862
- CDM – Executive Board (Clean Development Mechanism). 2012. Information note: default values of fraction of non-renewable biomass for least developed countries and small island developing states. Consulted Jun. 15, 2017. Available in https://cdm.unfccc.int/filestorage/H/2/9/H29X6E-KQMJU7RY85DIT4ZPFAL3O1GW/eb67_repan22.pdf?t

- =TDV8b3JuYXJufDChm3IBvAYaTQmHxEq-uuMu
- Deweese P. 1989. The woodfuel crisis reconsidered: observations on the dynamics of abundance and scarcity. *World Development* 17(8): 1159-1172.
- Eckholm E. 1975. The other energy crisis: firewood. Washington D.C, United States. Worldwatch Institute. 22 p.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations, IT). 1982. Tropical forests resources. Rome, Italy. FAO. 106 p. (Paper n° 30)
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations, IT). 1997. Regional study on wood energy today and tomorrow in Asia. Bangkok, Thailand. FAO-RWEDP. 168 p. (Field Document n° 50)
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations, IT). 2010. Global forest resources assessment 2010, main report. Rome, Italy. FAO. 340 p. (Forestry paper 163).
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations, IT). 2011. Assessing forest degradation. Towards the development of globally applicable guidelines. Rome, Italy. FAO. 99 p.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations, IT). 2017. Yearbook of forest products 2015. Rome, Italy. FAO. 243 p.
- García-Oliva F, S Covalada, J Gallardo, C Prat, R Velásquez-Durán, J Etchevers. 2014. Firewood extraction affects carbon pools and nutrients in remnant fragments of temperate forests at the Mexican Transvolcanic Belt. *Bosque* 35 (3): 311-324. DOI:10.4067/S0717-92002014000300006.
- Glass SV, SL Zelinka. 2010. Moisture relations and physical properties of wood. In U.S. Department of Agriculture eds. Wood handbook – wood as an engineering material. Madison, United States. Centennial Edition. p (4)1 – (4)19.
- Gurdak D, L Aragão, A Rozas-Dávila, W Huasco, K Cabrera, C Doughty, W Farfan-Ríos, J Silva-Espejo, D Metcalfe, M Silman, Y Mahli. 2013. Assessing above-ground woody debris dynamics along a gradient of elevation in Amazonian cloud forest in Peru: balancing above-ground inputs and respiration outputs. *Plant Ecology & Diversity* 7 (1-2): 143-160. DOI: 10.1080/17550874.2013.818073
- ICO (International Coffee Organization, UK). 2017. Total production by all exporting countries. Updated, January 2017. Viewed April 1, 2017. Available in <http://www.ico.org/prices/po-production.pdf>
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change, CH). 2003. Definitions and methodological options to inventory emissions from direct human induced degradations of forests and revegetation of other vegetation types. Hayama, Japan. IPCC-IGES. 32 p.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change, CH). 2006. Volume 4: agriculture, forestry and other land use. In Eggleston S, L Buendía, K Miwa, T Ngara, K Tanabe eds. IPCC guidelines for national greenhouse gas inventories. Hayama, Japan. IPCC - IGES. p (1)1 – (12)33.
- Keenan R, G Reams, F Achard, J V de Freitas, A Grainger, E Lindquist. 2015. Dynamics of global forest area: results from the FAO global forest resources assessment 2015. *Forest Ecology and Management* 353: 9 – 20. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.06.014
- Lee C, C Chandler, M Lazarus, F Johnson. 2013. Assessing the climate impacts of cookstoves projects. Issue in emissions accounting. Stockholm, Sweden. Stockholm Environment Institute. 25 p.
- Mahrizal, L Lanier Nalley, B Dixon, J Popp. 2013. An optimal phased replanting approach for cocoa trees with application to Ghana. *Agricultural Economics* 45(3): 291-302. DOI: 10.1111/agec.12065
- Masuhara A, E Valdés, J Pérez, D Gutiérrez, J Cutberto Vásquez, E Salcedo, M Juárez, A Merino. 2015. Carbono almacenado en diferentes sistemas agroforestales de café en Huatusco, Veracruz, México. *Revista Amazónica Ciencia y Tecnología* 4(1): 66-93.
- May-Tobin C. 2011. Wood for fuel. In Boucher D, P Elias, K Lisinger, C May-Tobin, S Roquemore, E Saxon eds. The root of the problem: what's driving tropical deforestation today? Cambridge, United States. Union of concerned scientists. p. 79- 87.
- MADR (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Colombia). 2017. Estadísticas agrícola. Updated, May 2016. Consulted Apr. 1, 2017. Available en <http://www.agronet.gov.co/estadistica/Paginas/default.aspx>
- Mohammed A, J Robinson, D Midmore, A Verhoef. 2015. Biomass stocks in ghanaiian cocoa ecosystems: the effects of the region, management and stand age of cocoa trees. *European Journal of Agriculture and Forestry Research* 3(2): 22- 43.
- Navarrete D, A Duque, A Yepes, J Phillips, K Cabrera, E López, C Rivera, M García, M Ordoñez. 2011. Madera muerta: un reservorio de carbono en bosques naturales de Colombia. Validación metodológica para su medición en el marco de proyectos REDD+. Bogotá D.C, Colombia. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM. 29 p.
- Olson J. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44(2): 322-331.
- Openshaw K. 2011. Supply of woody biomass, especially in the tropics: is demand outstripping sustainable supply? *International Forestry Review* 13(4): 487-499. DOI: 10.1505/146554811798811317
- Palace M, M Keller, G Hurtt, S Frolking. 2012. A review of above ground necromass in tropical forests. In Sudarshana P, M Nageswara-Rao, J Soneji eds. Tropical forests. Rijeka, Croatia. InTech. p. 215 - 252. DOI: 10.5772/33085
- Paletto A, F Ferretti, I De Meo, P Cantiani, M Focacci. 2012. Ecological and environmental role of deadwood in managed and unmanaged forests. In Garcia J, J Diez eds. Sustainable forest management – current research. Rijeka, Croatia. InTech. p. 219 - 238. DOI: 10.5772/24894
- Pfeifer M, V Lefebvre, E Turner, J Cusack, M Khoo, V Chey, M Peni, R Ewers. 2015. Deadwood biomass: an underestimated carbon stock in degraded tropical forests? *Environmental Research Letters* 10(4): 1-12. DOI: 10.1088/1748-9326/10/4/044019
- Ranasinghe C, K Thimothias. 2012. Estimation of carbon sequestration potential in coconut plantations under different agro-ecological regions and land suitability classes. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka* 40(1): 77-93.
- Restrepo H, S Orrego, O Galeano. 2012. Estructura de bosques secundarios y rastrojos montano bajos del norte de Antioquia, Colombia. *Colombia Forestal*. 15(2): 173-189.
- Ritter T, J Saborowski. 2014. Efficient integration of a deadwood

- inventory into an existing forest inventory carried out as two-phase sampling for stratification. *Forestry*. 87(4): 571-581. DOI: 10.1093/forestry/cpu016
- Russell M, C Woodall, S Fraver, A D'amato, G Domke, K Skog. 2014. Residences times and decay rates of downed woody debris biomass/carbon in eastern US forests. *Ecosystems*. 17(5): 765-777. DOI: 10.1007/s10021-014-9757-5
- Segura M, M Kanninen, D Suárez. 2006. Allometric models for estimating aboveground biomass of shade trees and coffee bushes grown together. *Agroforestry Systems* 68(2): 143-150. DOI: 10.1007/s10457-006-9005-x.
- Siegert F, G Ruecker, A Hinrichs, A Hoffmann. 2001. Increased damage from fires in logged forests during droughts caused by El Niño. *Nature*. 414: 437-440. DOI: 10.1038/35106547
- Somarriba E, R Cerda, L Orozco, M Cifuentes, H Davila, T Espin, H Mavisoy, G Avila, E Alvarado, V Poveda, C Astorga, E Say, O Deheuvels. 2013. Carbon stocks and cocoa yields in agroforestry systems of Central America. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 174: 46-57. DOI: 10.1016/j.agee.2013.04.013
- Soto-Pinto L, C Aguirre-Dávila. 2015. Carbon stocks in organic coffee systems in Chiapas, Mexico. *Journal of Agricultural Science*. 7(1): 117-128. DOI: 10.5539/jas.v7n1p117
- Spetch M, S Ribeiro Pinto, U Albuquerque, M Tabarelli, F Melo. 2015. Burning biodiversity: fuelwood harvesting causes forest degradation in human-dominated tropical landscapes. *Global Ecology and Conservation*. 3: 200-209. DOI: 10.1016/j.gecco.2014.12.002
- Stephens S, J McIver, R Boerner, C Fettig, J Fontaine, B Hartsough, P Kennedy, D Schwilk. 2012. The effects of forest fuel-reduction treatments in the United States. *Bioscience* 62(6): 549-560. DOI: 10.1525/bio.2012.62.6.6
- Stevens V. 1997. The ecological role of coarse woody debris. An overview of the ecological importance of CWD in BC forests. Victoria, Canada. Ministry of forest research program, British Columbia. 26 p. (Working paper 30)
- Stokland J, J Sitonen, B Gunnar Jonsson. 2012. Biodiversity in deadwood. Cambridge, United Kingdom. Cambridge university press. 521 p.
- Subramaniyan P, L Jevee Jothi, N Shoba, S Murugesan. 2017. Carbon sequestration in plantation crops. *International Journal of Scientific Development and Research* 2(5): 95-101.
- UTZ. 2016. UTZ impact report- March 2016. UTZ Impact report, March 2016. Combining insights from UTZ monitoring data with findings from impact studies. Amsterdam, The Netherlands. UTZ. 40 p.
- Wardah, B Toknok, Zulkhaidah. 2011. Carbon stock of agroforestry systems at adjacent buffer zone of Lore Lindu national park, Central Sulawesi. *Jurnal Tanah Tropika* 16(2): 123-128. DOI: 10.5400/jts.2011.16.2.123
- Yu X, L Chen, J Niu, Y Zhao. 2003. Hidrological effects of coarse woody debris (CWD) in the sub-alpine dark coniferous ecosystem of the upper reaches of the Yangtze river (XII World forestry congress). Consulted Mar. 12, 2017. Available in <http://www.fao.org/docrep/ARTICLE/WFC/XII/0874-B1.HTM>
- Zomer R, A Trabucco, R Coe, F Place, M van Noordwijk, J Xu. 2014. Trees on farm: an updated and reanalysis of agroforestry's global extent and socio-economical characteristics. Nairobi, Kenya. World Agroforestry Centre. 33 p. (Working Paper 179).

Recibido: 20.06.17
Aceptado: 19.10.17

ARTÍCULOS

Tree height prediction in Brazilian *Khaya ivorensis* standsPredicción de la altura en plantaciones brasileñas de *Khaya ivorensis***Andressa Ribeiro **, Antonio Carlos Ferraz Filho ^a, José Roberto Soares Scolforo ^b**

* Corresponding author: ^a Universidade Federal do Piauí, Departamento de Engenharias - CPCE, Avenida Manoel Gracindo, Km 01, 64900-000, Bom Jesus, Piauí, Brasil, phone: +55 89 3562-1505, andressa.florestal@ufpi.edu.br

^b Universidade Federal de Lavras, Departamento de Ciências Florestais, Campus Universitário, 37200-000, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

SUMMARY

Tree height measurement is one of the most difficult activities in forest inventory data gathering, although it is a fundamental variable to support forest management, since it is an input for modelling growth and yield. To overcome this obstacle and ensure that the heights of trees are estimated accurately, hypsometric relationships are used. Therefore, the objective of this study was to compare different fitting strategies (*i.e.* nonlinear least squares and mixed-effects) to predict tree height in African mahogany Brazilian plantations using well know local (using only tree height and diameter) and generalized (using height, diameter and plot level variables) models. Data were gathered on 149 permanent plots sampled in different Brazilian regions and ages, totaling 4,201 height-diameter pairs. Different models were evaluated and the best method to estimate the height-diameter relationship was based on statistical and graphical criteria. A local model using mixed-effects with correction of heteroscedasticity was efficient and superior to other models evaluated. However, when using an independent data base, the generalized model fitted by nonlinear least squares generates adequate results that are scaled to the plots' productivity, since the inclusion of dominant height into the model helps to predict height locally.

Key words: African mahogany, forest inventory, statistical modelling.

RESUMEN

La medición de la altura del árbol es de difícil realización en inventarios forestales, aunque es una variable fundamental para apoyar el manejo forestal una vez que es dato de entrada para la modelación del crecimiento y producción. Para superar este obstáculo y garantizar un cálculo de alturas de los árboles con precisión se utiliza la relación hipsométrica. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue comparar diferentes estrategias de ajuste (mínimos cuadrados no lineales e efecto mixto) para predecir la altura de los árboles en plantaciones brasileñas de caoba africana (*Khaya ivorensis*) utilizando conocidos modelos locales (apenas diámetro e altura) y generalizados (diámetro, altura y variables de la parcela). Los datos fueron recogidos en 149 parcelas permanentes muestreadas en diferentes regiones brasileñas y edades, totalizando 4.201 pares de altura-diámetro. Diferentes modelos fueron evaluados y el mejor método para estimar la relación altura-diámetro se basó en los criterios estadísticos y gráficos. El modelo local usando efectos mixtos con la corrección de heterocedasticidad fue eficiente y superior a otros modelos evaluados. Sin embargo, cuando se utiliza una base de datos independiente, el modelo generalizado ajustado por mínimos cuadrados no lineales genera resultados adecuados que se ajustan a la productividad de las parcelas, ya que la inclusión de la altura dominante en el modelo ayuda a predecir la altura a nivel local.

Palabras clave: caoba africana, inventario forestal, modelización estadística.

INTRODUCTION

Tree height measurement is one of the most difficult, time consuming and expensive activities in forest inventories data gathering (Ribeiro *et al.* 2010, Sharma and Breidenbach 2015); although it is a fundamental variable to support forest management since growth and yield models rely on accurate estimates of total tree height (Sharma

2016). In many situations, foresters save time and effort by measuring just a few trees inside the plot and predicting the other tree heights using a mathematical equation, highlighting the importance and widespread application of these models in forestry (Salas *et al.* 2010).

The height-diameter relationship (also known as hypsometric relationship) can be classified as local and regional/generalized (Trincado and Leal 2006, Paulo *et al.*

2011). Local models predict height variation using only one variable, commonly the diameter and are, thus, fitted by plot or stand. Regional models add, besides diameter, other stand variables that help explain height variation (e.g. dominant height, basal area, age) or even inclusion of random effects models and dummy variables for eco-region (Temesgen *et al.* 2014). Generalized models are fitted with larger databases than the ones used for local models and consequently are able to predict heights in diverse stand conditions.

Huang *et al.* (2009), Robinson and Hamann (2011), and Zang *et al.* (2016), among others, report that it is very common for data from natural resources to violate basic statistical assumptions for application of regression analysis via ordinary least squares method (OLS). This is because biological data may have temporal, spatial and hierarchical structure with dependence between observations, leading to biased estimate of the parameters' estimated variance. In mixed models, random effects are introduced in the model coefficients at different levels, such as region, site, plot and tree (Ou *et al.* 2015, Zang *et al.* 2016) to represent such dependences. Thus, studies using mixed-effects modeling have shown significant gains to predict tree height (Calama and Montero 2004, Shawn *et al.* 2009, Paulo *et al.* 2011).

African mahogany (*Khaya ivorensis* A. Chev.) cultivation is recent outside the species' countries of origin. In Brazil, the activity began in 1976 in the state of Pará and since then its cultivation has been an alternative to the native mahogany (*Swietenia macrophylla* G. King.) exploitation, since it is in threat of extinction (França *et al.* 2016) and restricted in homogeneous plantations due to attacks by the Meliaceae shoot borer *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae).

Due to the recent domestication of the species, few studies are conducted related to tree height prediction, es-

pecially in Brazil (Silva *et al.* 2016, Ribeiro *et al.* 2017). Therefore, the objective of this paper is to compare different fitting strategies to predict tree height in African mahogany Brazilian plantations using well know local and regional models fitted by: i) nonlinear least squares; ii) mixed-effects and iii) mixed-effects with correction of heteroscedasticity modelled by power-variance function. As a hypothesis, we expect that the modelling approach that most details the estimated values residual errors (i.e. mixed-effects with correction of heteroscedasticity modelled by a power-variance function) will yield the best results; also, we believe that regional models will provide a simple means for users to apply the models generated here to their own databases.

METHODS

The data from the African mahogany plantations used in this research had similar forest management and genetic bases (Ribeiro *et al.* 2017); with age ranged from 2 to 14 years old and at least two re-measurements (table 1). The stands have most of soils classes belonging to latosol (Ribeiro 2017). In the state of Minas Gerais, four distinct types of climate predominate: Cwb, Cwa, Aw and BSw, according to Köppen climatic classification, with annual precipitations between 750 mm and 1,800 mm. In the state of Goiás the climate is tropical with dry season in the winter (Aw) and in the state of Pará the climate is tropical humid or superhumid (Af) or subhumid (Am) (Embrapa 2016).

Diameter (d) and height (h \geq 1.3 m) data set were gathered using metric tape and Vertex III hypsometer, respectively, from 149 permanent plots located in different stands across Brazilian regions, totaling 4,201 height-diameter (h-d) pairs (figure 1).

Table 1. Characterization of the data set.

Caracterización de los datos.

Location/Coordinates	Data established	Total area (ha)	Plot area (m ²)	Tree spacing (m)	Shape and number of plots	Number of remeasurements
Pirapora - MG/ 17°29'S 44°57'W	May/09	121.4	1,075	6x6	Rectangular (30)	5
Nova Ponte - MG/ 19°0.2'S 47°23'W	Nov/10	191.3	787	4x6	Rectangular (27)	3
São Roque de Minas - MG/ 20°6.6'S 46°27'W	Mar/10	56.5	800	5x7	Circular (27)	4
Piumhi - MG/ 20°25'S 46°1.3'W	Jan/09	9.2	900	5,5x6	Circular (14)	5
Nova Porteirinha - MG/ 15°46'S 43°18'W	Dec/10	241.6	736	4x6	Rectangular (10)	2
Nova Porteirinha - MG/ 15°39'S 43°17'W	Nov/08	96.0	728	4x6	Rectangular (8)	2
Rio Manso - MG/ 20°15'S 44°21'W	Apr/09	24.9	800	4x5	Circular (7)	2
Amorinópolis - GO/ 16°37'S 51°10'W	Feb/09	64.3	573	6x4	Circular (20)	2
Santo Antônio - PA/ 1°26'S 47°23'W	Jun/00	12.2	4,371	12x12	Rectangular (4)	2

Dominant height (hdom) was defined as being the mean height of the 30 thickest trees per hectare (Ribeiro *et al.* 2016), and not of the 100 thickest trees per hectare, as usual, due to the low density of the plantations in Brazil (spacing used at most plantations is 6 x 6 m, and 12 x 12 m for the oldest). Similar methodology was adopted by Paulo *et al.* (2011) for *Quercus suber* studies in Portugal and Danquah (2012) for African mahogany species planted in Ghana, where they selected 25 and 40 thickest trees per hectare, respectively, to determinate mean dominant height. The same procedure was done to determine dominant diameter (ddom), defined as being the mean diameter of the 30 thickest trees per hectare. We did not consider the effect of plot size and tree spatial distribution on dominant height and diameter estimation, though we expect any possible bias to arise from this to be neglectable. García and Batho (2005) reported mean bias values of 42 cm, given that the stands are homogeneous, and this effect is expected to be more important in more variable stands (García 1998).

A graphic of analysis of the data was performed for detection and exclusion of extreme observations, attributed to measurement errors, trees that were dead, damaged and presenting a broken top or trunk. A summary of the descriptive statistics of the data set used in this study is presented in table 2.

Model fitting and selection. In general terms, the regression analysis aims at representing the distribution of a response variable (Y) subject to values of a predictor variable of known values (X), $f(Y|X_1, \dots, X_i)$, as shown in [1].

$$Y_t = f(X_t; \theta) + \varepsilon_t \quad [1]$$

where: Y_t represents the response variable, X_t represents the predictor variable, ε_t represents the error term at the t th data point, and θ is composed by a vector of the model's parameters.

Several models are used to represent the relationship between height and diameter in forest data and studies have emphasized the superiority of non-linear models (Huang *et al.* 2009, Mehtätalo *et al.* 2015). The mathematical expressions tested in this study are presented in table 3. A 1.3 constant was used to avoid the prediction of a height inferior to 1.3 meters when d is small.

Table 2. Summary of statistics for the African mahogany plantations hypsometric data set (n = 4,201), where SD = standard deviation.

Resumen estadístico del conjunto de datos usados para la hipsometría de plantaciones de caoba africano (n = 4.201).

Variable	Minimum	Mean	Maximum	SD
Diameter (cm)	1.3	15.1	69.3	5.7
Total height (m)	1.4	11.3	31.2	4.2
Dominant height (m)	3.8	12.3	28.2	3.9
Age (years)	1.9	4.2	14.0	1.6
Number of trees per hectare	55	320	563	70
Basal area (m ² ha ⁻¹)	0.4	5.9	16.2	3.2

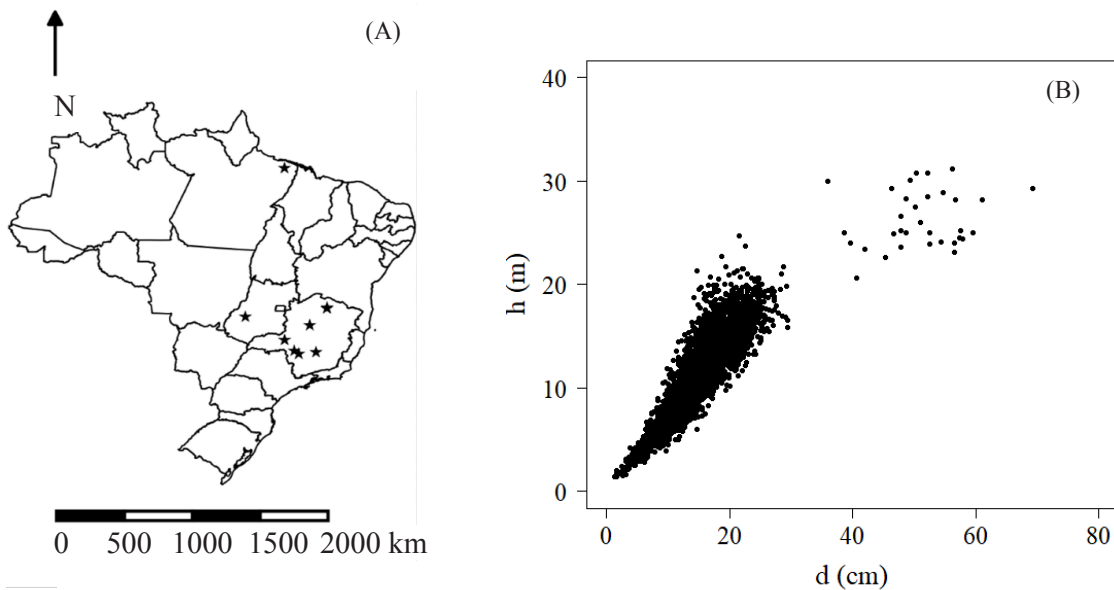


Figure 1. Stands location (represented by a star, A) and scatterplot between total tree height (h) and diameter at breast height (d) (n = 4,201, B).
 Ubicación del rodal (representado por una estrella, A) y gráfico de altura total del árbol (h) contra el diámetro a la altura del pecho (d) (n = 4.201, B).

In table 3, models 1 to 8 are considered local, in which the height variation is estimated only based in the tree's diameter. Models 1 to 8 are traditionally used to describe the height-diameter relationship and were obtained from Mehtätalo *et al.* (2015). Models 9 to 15 are considered regional and insert additional stand variables to describe height variation. Models 9 to 15 were obtained from Scolforo (1990).

We compared local and regional models separately in this work. For each group of models (local and regional), a three-step fitting strategy was followed. The first

step consisted of model fitting without specifying any random effects, fitting a basic model by nonlinear least squares (NLS) techniques. All statistical inferences were made using the program R (R Core Team 2016) with the *nls* function performing a nonlinear regression analysis via Gauss Newton algorithm.

The second step (NLME) involved inclusion of random effects in the coefficients of the best models chosen in step 1, initially inserting random effects in all the coefficients of the models, as suggested by Pinheiro and Bates (2000), using the *nlme* package (Pinheiro *et al.* 2016) of R.

Table 3. Functions applied for height estimation*.

Funciones utilizadas para la predicción de la altura*.

Model	Mathematical function
1	$h = 1.3 + \frac{d^2}{(\beta_0 + \beta_1 d)^2}$
2	$h = 1.3 + \frac{\beta_0 d}{(1 + d)^{\beta_1}}$
3	$h = 1.3 + \frac{\beta_0 d}{\beta_1 + d}$
4	$h = 1.3 + \beta_0 \exp(\beta_1 d^{-1})$
5	$h = 1.3 + \frac{d^2}{\beta_0 d^2 + \beta_1 d + \beta_2}$
6	$h = 1.3 + \frac{\beta_0}{[1 + \exp(\beta_1 d / \beta_2)]}$
7	$h = 1.3 + \beta_0 [1 - \exp(-\beta_1 d)]^{\beta_2}$
8	$h = 1.3 + \beta_0 \exp[-\beta_1 \exp(-\beta_2 d)]$
9	$h = 1.3 + \exp \left[\beta_0 + \beta_1 \left(\frac{1}{t} \right) + \beta_2 \ln(hdom) + \beta_3 \ln(G) \right]$
10	$h = 1.3 + \exp \left[\beta_0 + \left(\frac{\beta_1}{d} \right) + \beta_2 \ln(hdom) \right]$
11	$h = 1.3 + \exp \left[\beta_0 + \beta_1 \ln(hdom) + \beta_2 d^{-1} + \beta_3 \ln \left(\frac{N}{d} \right) + \beta_4 \ln \left(\frac{1}{td} \right) \right]$
12	$h = 1.3 + \exp \left[\beta_0 + \beta_1 \ln(hdom) + \beta_2 t^{-1} + \beta_3 \ln(Nd) + \beta_4 \ln \left(\frac{1}{td} \right) \right]$
13	$h = 1.3 + (hdom - 1.3) \exp \left[\left(\beta_0 - \beta_1 hdom + \beta_2 \frac{N}{1000} \right) \left(\frac{1}{d} - \frac{1}{d_{dom}} \right) \right]$
14	$h = 1.3 + \exp \left[\beta_0 + \beta_1 t^{-1} + \beta_2 \ln(hdom) + \beta_3 \ln(G) + \beta_4 \ln \left(\frac{1}{td} \right) \right]$
15	$h = 1.3 + \exp \left[\beta_0 + \beta_1 t^{-1} + \beta_2 \ln \left(\frac{dg}{d} \right) + \beta_3 \ln(dgt) \right]$

*Where: $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3, \beta_4$ = model parameters; h=total height (m); d=diameter at breast height (cm); hdom=dominant height (m); G=basal area ($m^2 \cdot ha^{-1}$); N=number of trees per hectare; t=age (years); dg=quadratic mean diameter (cm) and ddom=dominant diameter (cm).

Coefficient estimation was based on the maximum likelihood and comparison of nested models tests were made based on the likelihood ratio (random part) and conditional F tests (fixed part). When mixed models are used, the goal is to predict values for Y from a continuous predictor variable X and add a categorical variable for each stipulated group. Following Calama and Monteiro (2004), Sharma and Parton (2007) and Pinheiro and Bates (2000), a general expression for a nonlinear mixed-effects model can be defined as [2].

$$Y_{ij} = f(\theta_i, X_{ij}) + \varepsilon_{ij} \quad [2]$$

where: Y_{ij} is the j th observation (tree) of the response variable taken from the i th sampling unit (plot), X_{ij} is the j th measurement from the predictor variable at the i th plot, θ_i is a parameter vector, specific for each sampling unit, f is a nonlinear function of the predictor variables and the parameter vector, and ε_{ij} is the residual error term. In vector form, this mixed-effects model can be expressed as [3].

$$Y_i = f((A_i\beta + Z_i b_i), X_i) + \varepsilon_i \quad [3]$$

where: Y_i is the observation vector and X_i is the predictor vector for the i th plot, ε_i is a vector of the residuals, β is a vector of fixed population parameters, b_i is the vector of random-effects associated with the i th plot and A_i and Z_i are design matrices for the fixed- and random-effects specific to each plot, respectively.

We used as a random effect the combination of the local, plot and measurement occasion, totaling 380 groups. More detailed statistical notation and explanation of mixed modeling process can be found in Pinheiro and Bates (2000), Robinson and Hamann (2011) and Mehtätalo *et al.* (2015).

The third step (WNLME) was made when we verified violations of assumption of constant variance (homoscedasticity) in steps 1 and 2. If the plot of the standardized residuals versus the fitted values showed that the error variance was heterogeneous, a variance power function ($\text{Var}(\varepsilon) = \sigma^2 (d)^{2\delta}$) was used to model the variance error structure within groups using covariates with an exponential parameter delta (δ) estimated by iterative processes. We chose initial δ value = 0.5, which implies a linear relationship between the variance and tree diameter (Mehtätalo *et al.* 2015). A similar procedure was performed by Paulo *et al.* (2011) and Mehtätalo *et al.* (2015) to fit height-diameter models.

The models were chosen according to the goodness-of-fit, predictive ability, biological sense (e.g. positive height values, larger heights for larger diameter trees) and fulfillment of the error assumptions (homoscedasticity, lack of autocorrelation and normality of residuals). The goodness-of-fit of the functions was analyzed through the root mean squared error (RMSE, [4]) and value of the Akaike information criterion (AIC).

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (Y - \hat{Y})^2}{n - 1}} \quad [4]$$

Where Y = observed response variable, \hat{Y} = estimated response variable and n = number of observations

RESULTS

Local models. Statistical criteria and visual plot analysis of residuals versus fitted values for each fitted model (table 4) showed that the models 1, 4 and 7 had the best results considering the local models fitted by nonlinear regression using least squares method (NLS).

Table 4. Coefficients and goodness-of-fit of the local height diameter functions using least squares method (NLS)*.

Coefficientes y bondades de ajuste de las funciones locales de altura y diámetro utilizando el método de los mínimos cuadrados (NLS)*.

Model	$\hat{\beta}_0$	$\hat{\beta}_1$	$\hat{\beta}_2$	RMSE	RMSE%	AIC
1	2.504	0.145	-	1.78	15.8	16,767
2	0.914	0.109	-	2.28	20.2	17,712
3	105.022	139.178	-	1.93	17.1	17,445
4	32.732	-17.135	-	1.77	15.7	16,735
5	0.005	1.541	-2.146	2.06	18.2	17,990
6	23.021	15.147	6.889	1.81	16.0	16,919
7	25.946	0.065	1.966	1.76	15.6	16,675
8	23.550	3.561	0.096	1.78	15.8	16,754

*All estimated parameters are significant at P level < 0.05.

The goodness-of-fit criteria for all equations were similar (table 4), with a slight superiority for model 7, followed by models 4, 8 and 1. Model 8 presented more coefficients than those shown by the others and was discarded in favor of a more parsimonious model. The residual plot for model 4 was biased, overestimating the predicted heights below 5 meters and all models showed trends of non-normality for higher values of prediction (figure 2).

The distribution of residuals for models 1 and 7 was similar, as was their goodness-of-fit, being model 1 chosen for the other two fitting strategies, since it has less parameters, and presented better fit for the higher height values (larger than 25 m). Proceeding to the second step of the fitting process, model 1 was fitted as a mixed-effects model with random effect inserted in all coefficients [5].

$$h_{ij} = 1.3 + \frac{d_{ij}^2}{[(\beta_0 + u_{0i}) + (\beta_1 + u_{1i}) \cdot d_{ij}]^2} + \varepsilon_{ij} \quad [5]$$

where: u_{0i} and u_{1i} are the random-effects associated with parameters β_0 and β_1 , respectively.

The coefficients estimated for model 1 with the NLME and WNLME fitting strategies, the variance estimates for the random effects in the mixed model and the statistical criteria are presented in table 5.

The residual plots (figure 3) show a tendency of heterogeneity of the variance for the NLME method with

inclusion of random effects on the parameters, and this was corrected when using a power type variance function (WNLME) into the regression. Normality was not guaranteed for the extreme values of height prediction for both methodologies (figure 3).

Generalized models. As for the local model fitting, generalized models were also first fit using the NLS method without hierarchy, resulting in the following best models: 10, 11 and 13 (table 6) and residuals plot shown in figure 4.

We chose the more parsimonious model (model 10) for fitting of the two other fitting strategies. The inclusion of the random effects in the model coefficient presented the best results, resulting in the following final model [6]:

$$h_{ij} = 1.3 + \exp \left[(\beta_0 + u_{0i}) + \left(\frac{\beta_1}{d_{ij}} \right) + \beta_2 \cdot \ln(hdom_j) \right] + \varepsilon_{ij} \quad [6]$$

The coefficients estimated for model 10 with the NLME and WNLME fitting strategies, the variance parameters for the random effects in the mixed model and the statistical criteria are presented in table 7.

When fitting [6] with the inclusion of random effects, a minor improvement in the statistics used as selection criteria was observed, although the residual distribution presented similarity to the model without hierarchy (figure 4), with a slight bias for height prediction for trees under 5 meters (figure 5).

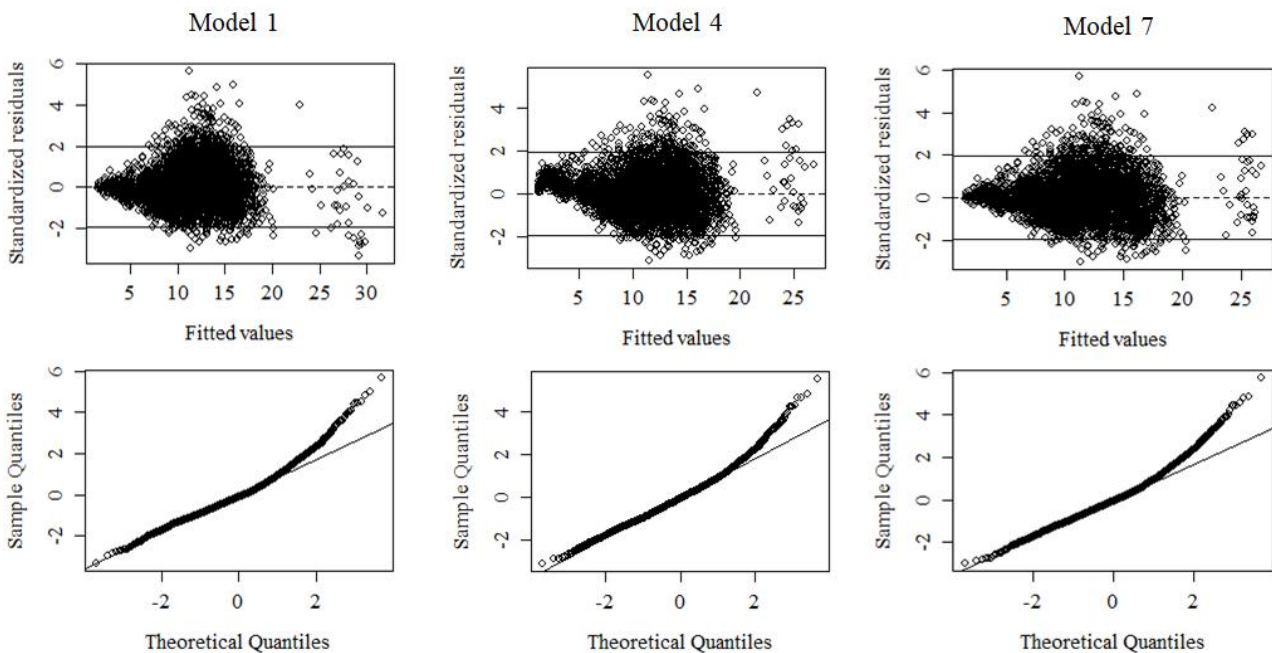


Figure 2. Residual versus fitted values and normal Q-Q plot for the best local fitted models.

Valores residuales versus valores ajustados y Q-Q normal gráfico para los mejores modelos locales ajustados.

Table 5. Estimated model coefficients and random effects, variance components for the random effects for Model 1, where SE = standard error and SD = standard deviation.

Estimativa de los coeficientes de lo modelo, efectos aleatorios, componentes de varianza para los efectos aleatorios para el modelo 1, donde SE = error estándar y SD = desviación estándar.

Strategy		Parameters	Value	SE	RMSE	AIC
2) NLME	Coefficients	$\hat{\beta}_0$	1.9759	0.0414	1.23	15,222
		$\hat{\beta}_1$	0.1801	0.0021		
	Random effects	SD (u_0)	0.6069			
		SD (u_1)	0.0224			
		Correlation: (u_0, u_1)	-0.8780			
		Residual variance	1.2991			
3) WNLME	Coefficients	$\hat{\beta}_0$	2.0561	0.0392	1.24	14,710
		$\hat{\beta}_1$	0.1756	0.0020		
	Random effects	SD (u_0)	0.5808			
		SD (u_1)	0.0221			
		Correlation (u_0, u_1)	-0.8630			
		Residual variance	0.1388			
		Variance power function	0.8219			

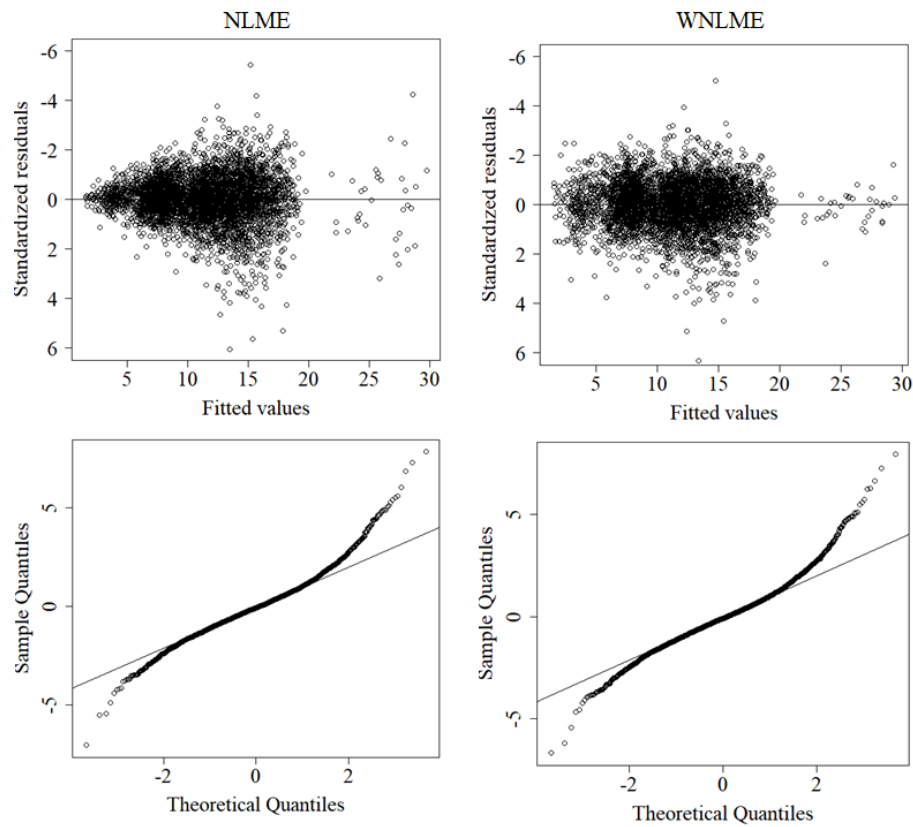


Figure 3. Residual versus fitted values and normal Q-Q plot for model 1 with different fitting strategies.

Valores residuales versus valores ajustados y Q-Q normal gráfico para el modelo 1 con diferentes estrategias de ajuste.

Table 6. Coefficients and goodness-of-fit of the generalized height diameter functions*.
 Coeficientes y bondades de ajuste de las funciones generalizadas de altura y diámetro*.

NLS	$\hat{\beta}_0$	$\hat{\beta}_1$	$\hat{\beta}_2$	$\hat{\beta}_3$	$\hat{\beta}_4$	RMSE	AIC
Model 9	0.0785	-0.6823	0.9246	0.0402 ^{ns}		1.92	17,399
Model 10	1.3209	-9.1651	0.6427			1.38	14,659
Model 11	1.4024	0.6252	-9.7249	0.0115	-0.0265 ^{ns}	1.38	14,652
Model 12	0.2828	0.6651	-2.2498	0.0231	0.5615	1.45	15,077
Model 13	-7.1662	0.0807 ^{ns}	-3.2597 ^{ns}			1.41	14,784
Model 14	0.5014	-2.3690	0.6695	-0.0149 ^{ns}	0.5792	1.46	15,085
Model 15	1.5972	-1.6892	-0.6270	0.2775		1.74	16,576

*ns = estimated parameters not significant at P level > 0.05 .

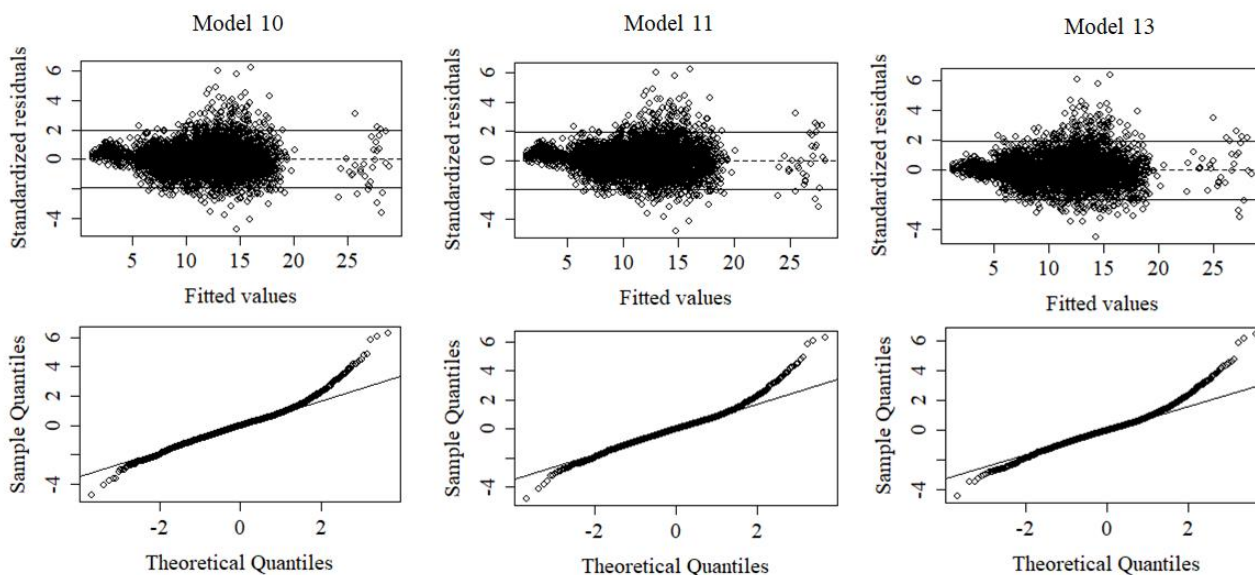


Figure 4. Residual versus fitted values and normal Q-Q plot for the best generalized models fitted.

Valores residuales versus valores ajustados y Q-Q normal gráfico para los mejores modelos generalizados ajustados.

Table 7. Estimated coefficients and random effects, variance components for random effects for model 10, where SE = standard error and SD = standard deviation.

Estimativa de los coeficientes de lo modelo, efectos aleatorios, componentes de varianza para los efectos aleatorios para el modelo 10, donde SE = error estándar y SD = desviación estándar.

Strategy	Parameters	Value	SE	RMSE	AIC	
2) NLME	Coefficients	$\hat{\beta}_0$	1.3760	0.0469	1.28	14,493
		$\hat{\beta}_1$	-9.3996	0.1790		
		$\hat{\beta}_2$	0.6268	0.0149		
	Random effects	SD (u_0)	0.0427			
		Residual variance	1.3035			
3) WNLME	Coefficients	$\hat{\beta}_0$	1.5050	0.0441	1.27	14,187
		$\hat{\beta}_1$	-9.5485	0.1504		
		$\hat{\beta}_2$	0.5807	0.0145		
	Random effects	SD (u_0)	0.0508			
		Residual variance	0.2789			
		Variance power function	0.5688			

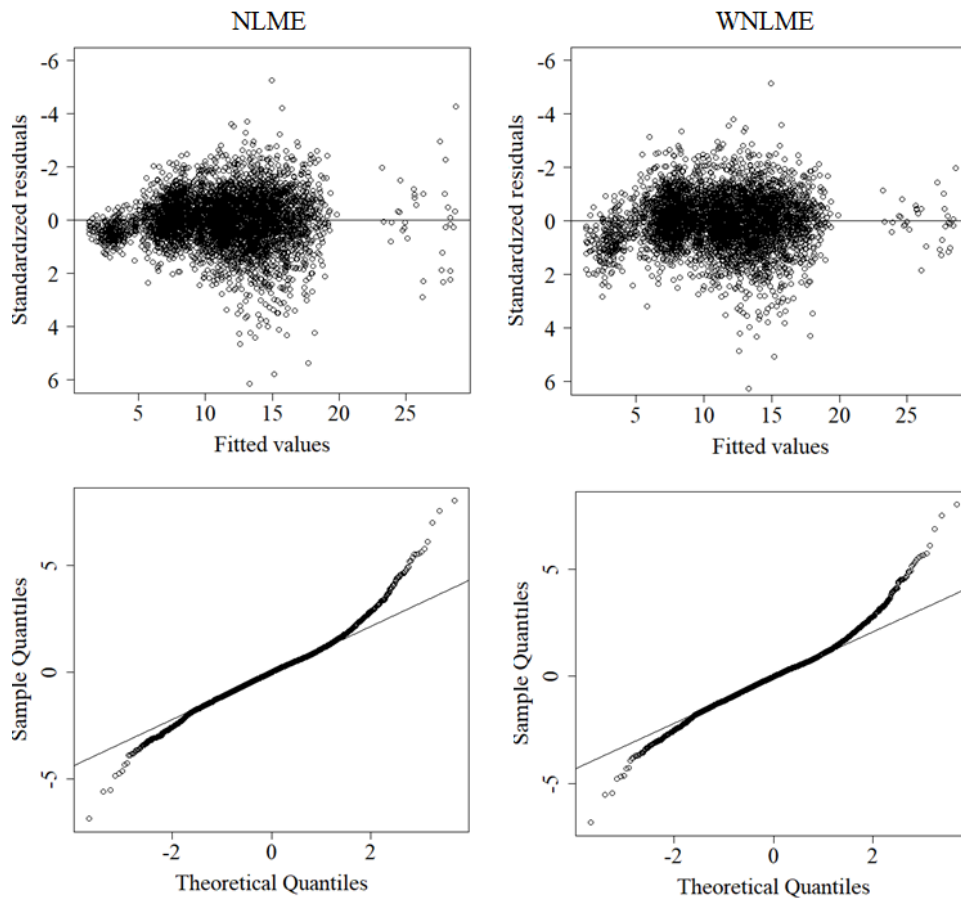


Figure 5. Graphical relationship between the standardized residuals and fitted values for model 10 with different fitting strategies.

Relación gráfica entre los valores de los residuos estandarizados y los valores estimados para el modelo 10 con diferentes estrategias de ajuste.

DISCUSSION

The main objective of the present study was to develop equations that adequately predicted height for African mahogany stands in Brazil, respecting statistical assumptions and parsimony. While some studies have reported growth parameters and wood quality for *Khaya ivorensis* plantations considering limited stand variations (e.g. Silva *et al.* 2016, Ribeiro *et al.* 2016), to our knowledge, this study is the first to provide height-diameter models for a large scale database in Brazil and beyond. Care must be taken when applying the models outside the sampled database range (for other parts of the world or for ages over 14 years), especially considering the peculiarities of Brazilian African mahogany silviculture (intensive management practices and wide spacing).

It is expected that a model including stand variables (*i.e.* generalized models) provide a better predictive equation for height, as noted by Trincado and Leal (2006). It was clear in this work that when the models were fitted by NLS method, a predictive improvement of a half meter error comparing local model 1 with generalized model 10 occurred, besides the lowest AIC value for the last equation.

Mixed-effects modeling is one alternative to deal with correlated observations, in which the variability between the sampling units can be explained by including random effects, which are estimated at the same time as the model coefficients (Calama and Montero 2004). Sharma and Parton, (2007) developing a h-d equation for species of boreal forest in Canada, found that the inclusion of random effects on the selected model coefficients resulted in a lower value of AIC and an improvement in the models' predictive ability. Temesgen *et al.* (2014), fitting the ratio of height and diameter for various species in China, used the mixed-effects method to correct the hierarchical data structure and generate a robust predictive equation. Our results confirmed this trend, where the mixed-effects models provided better results compared to the NLS techniques.

For all selected models non-normality for extreme values occurred. Zang *et al.* (2016) affirmed that since the height-diameter relationship is influenced by numerous factors, it may be difficult to model using normal parametric models and limitation of least-squares methods (e.g. normally distributed errors) may present problems, especially in the case of generalized h-d equations. Crecente-Campo *et al.* (2010) suggest the use of weighting factors to balance error variance, to account for non-normality and to take into account unequal selection probabilities. Although the impact of the weighting procedure was minimal in their work, the parameter estimates and approximate standard errors showed the same magnitude, the goodness-of-fit statistics was also similar, with slightly better values for the model fitted using unequal selection probabilities.

For the selected generalized model (model 10), the inclusion of a random effect did not result in explicit improvement of residual distribution (figure 5), with slight improvement on statistics values (table 7) compared with the NLS method. That was expected since the inclusion of a stand variable into the model works as a plot level control, improving the predictions in local scale. The small effect of the random component for the generalized model was confirmed by its low value of standard deviation, 0.04 m, compared with a residual standard deviation of 1.14 m for the NLME fit (table 7). The random component's standard deviation values were much more expressive for the local models, reaching 0.61 m, compared with the residual standard deviation of 1.14 m for the NLME fit (table 5). However, when heteroscedasticity was corrected, residuals were less biased and the values of the statistics were higher than those for the other fitting strategies. The relationship defined between the standardized residuals and the tree height estimates did not suggest the presence of heteroscedasticity associated with the error term for WNLME approach in the local and generalized model selected, although non-normality still existed. Calegario *et al.* (2005), estimating the height growth of clonal *Eucalyptus* trees, obtained significant gains when modeling the heterogeneity of variance, where the distribution of residues was significantly improved. We also arrived at the same conclusion when we applied the variance power function on the selected models.

In the present study, the gain in the use of a generalized model (using dominant height) compared with local models including random effects on the parameters was not very significant. It is known that the dominant height is a variable that reflects local productivity, being correlated with the total height of the trees; hence, the inclusion of the same in hypsometric designs results in improvement of height predictions.

We plotted the different height-diameter selected models in varying silvicultural scenarios (one older plot with large spacing and one younger plot with dense spacing) to illustrate the models' predictive ability, and also to highlight the errors of selecting equations from literature without any calibration (figure 6). In figure 6 we see that the most general model from our study (Model 1_NLS) is able to adequately describe the mean behavior of the height-diameter relationship, nonetheless it is not able to distinguish between sites showing different productivity. Considering the strategies that take into account the plots' productivity (Model 10 (gen.) NLS and Model 1 (local) WNLME), we see that they are able to better describe particular differences in the height-diameter relationship in different plots (represented as black dots in figure 6), with superiority for the mixed-effects approach.

Thus, the authors suggest that when a large-scale database is available to fit height-diameter models for *Khaya ivorensis*, model 1 using random location parameters and correction of the heteroscedasticity of the residuals should

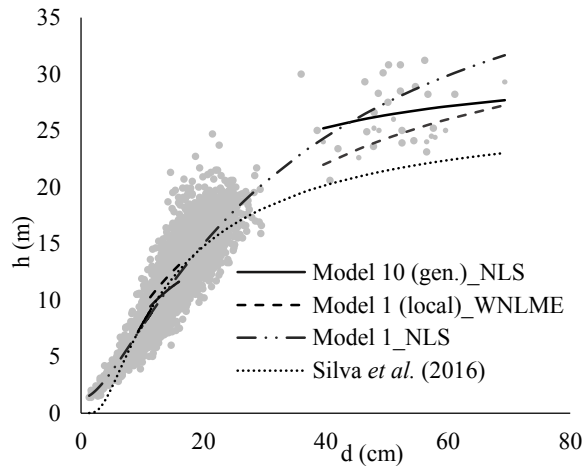


Figure 6. Different height predictions for African mahogany dataset, where the gray dots show the original data and the dark dots show the observed heights for two sample plots.

Diferentes predicciones de altura para el conjunto de datos de caoba africano, donde los puntos grises muestran los datos originales y los puntos oscuros muestran las alturas observadas para dos parcelas.

be the preferred method to estimate the height of unsampled trees. However, model users that do not have these data can use the generalized model (model 10), since inclusion of the dominant height into the model helps to predict height locally. For Salas *et al.* (2016), in general, models are good for the purpose they were built for and it is very difficult to find a model that works well for all purposes.

Finally, to illustrate the need for calibration of the height-diameter relationship and to adhere to the range of the sampled database, we also plotted a model from Silva *et al.* (2016) in figure 6. These authors presented a local equation fitted with NLS method to predict height in 4-year-old African mahogany stands geographically close to some of the stands used in this study. Here we see that while Silva's model predicted the height variation reasonably well for trees with diameters with 10 to 20 cm, it provided large underestimation outside this range, especially for larger trees ($d > 40$ cm).

CONCLUSIONS

We concluded that the modelling approach that most details the estimated height values residual errors (mixed-effects considering each plot measurement occasion as the random effect and with correction of heteroscedasticity modelled by power-variance function) yielded the best results. However, given the fact that users will not always have a large database at their disposal, the generalized model 10 fitted using the plot dominant height can be applied to successfully estimate tree height of other *Khaya ivorensis* stands.

REFERENCES

- Calama R, G Montero. 2004. Interregional nonlinear height-diameter model with random coefficients for stone pine in Spain. *Canadian Journal of Forestry Research* 34: 150-163. DOI: 10.1139/x03-199.
- Calegario N, RE Daniels, R Maestri, R Neiva. 2005. Modeling dominant height growth based on nonlinear mixed-effects model: a clonal Eucalyptus plantation case study. *Forest Ecology and Management* 204: 11-20. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.07.051.
- Crecente-Campo F, M Tomé, P Soares, U Diéguez-Aranda. 2010. A generalized nonlinear mixed-effects height-diameter model for *Eucalyptus globulus* L. in northwestern Spain. *Forest Ecology and Management* 259: 943-952. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.11.036.
- Danquah JA. 2012. Restoration of degraded dry semideciduous forest ecosystems in Ghana: Effects of African mahogany species on soil chemistry, tree diversity and the application of leaf morphometrics for provisional seed zonation. Dissertation in Forest Sciences. Joensuu, Finland. Faculty of Science and Forestry, University of Eastern Finland. 37 p.
- Embrapa. Clima. Consulted 15 mar. 2016. Available in <https://www.cnpf.embrapa.br/pesquisa/efb/clima.htm>
- França TSFA, FJN França, RA Arango, BM Woodward, MDC Arantes. 2016. Natural resistance of plantation grown African mahogany (*Khaya ivorensis* and *Khaya senegalensis*) from Brazil to wood-rot fungi and subterranean termites. *International Biodeterioration & Biodegradation* 107: 88-91. DOI: 10.1016/j.ibiod.2015.11.009.
- García O. 1998. Estimating top height with variable plot sizes. *Canadian Journal of Forest Research* 28(10): 1509-1517. DOI: 10.1139/x98-128.
- García O, A Batho. 2005. Top height estimation in lodgepole pine sample plots. *Western Journal of Applied Forestry* 20(1): 64-68.
- Huang S, SX Meng, Y Yang. 2009. Using nonlinear mixed model technique to determine the optimal tree height prediction model for Black Spruce. *Modern Applied Science* 3(4): 3-18. DOI: 10.5539/mas.v3n4p3.
- Mehtätalo L, S de-Miguel, TG Gregoire. 2015. Modeling height-diameter curves for prediction. *Canadian Journal of Forest Research* 45:826-837. DOI: 10.1139/cjfr-2015-0054.
- Ou G, J Wang, H Xu, K Chen, H Zheng, B Zhang, X Sun, T Xu, Y Xiao. 2015. Incorporating topographic factors in nonlinear mixed-effects models for aboveground biomass of natural Simao pine in Yunnan, China. *Journal of Forestry Research* 27(1):119-131. DOI: 10.1007/s11676-015-0143-8.
- Paulo JA, J Tomé, M Tomé. 2011. Nonlinear fixed and random generalized height-diameter models for Portuguese cork oak stands. *Annals of Forest Science* 68:295-309. DOI: 10.1007/s13595-011-0041-y.
- Pinheiro J, D Bates. 2000. Mixed-effects models in S and Splus. New York, USA. Springer-Verlag. 528 p.
- Pinheiro J, D Bates, S DebRoy, D Sarkar and R Core Team. 2016. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R Package Version 3.1-125. Consulted 15 mar. 2016. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/nlme/nlme.pdf>.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.

- Vienna, Austria. Consulted in 10 feb. 2016. Available at <http://www.R-project.org/>
- Ribeiro A, AC Ferraz Filho, JM Mello, MZ Ferreira, PMM Lisboa, JRS Scolforo. 2010. Estratégias e metodologias de ajuste de modelos hipsométricos em plantios de *Eucalyptus* sp. *Cerne* 16(1): 22-31. DOI: 10.1590/S0104-77602010000100003.
- Ribeiro A, AC Ferraz Filho, M Tomé, JRS Scolforo. 2016. Site quality curves for African mahogany plantations in Brazil. *Cerne* 22(4): 439-448. DOI: 10.1590/01047760201622042185.
- Ribeiro A, AC Ferraz Filho, JRS Scolforo. 2017. O cultivo do mogno africano e o crescimento da atividade no Brasil. *Floresta e Ambiente* 24: e00076814. DOI: 10.1590/2179-8087.076814.
- Ribeiro A. 2017. African mahogany plantations: modelling growth and yield in Brazil. Tese em Ciências Florestais. Lavras, Brasil. Universidade Federal de Lavras. 165 p.
- Robinson AP, JD Hamann. 2011. Forest analytics with R: an introduction. New York, USA. Springer-Verlag. 354 p.
- Salas C, L Ene, TG Gregoire, E Næsset, T Gobakken. 2010. Modelling tree diameter from airborne laser scanning derived variables: A comparison of spatial statistical models. *Remote Sensing of Environment* 114(6): 1277-1285. DOI: 10.1016/j.rse.2010.01.020
- Salas C, TG Gregoire, DJ Craven, H Gilibert. 2016. Modelación del crecimiento de bosques: estado del arte. *Bosque* 37(1): 3-16. DOI: 10.4067/S0717-92002016000100001
- Scolforo JRS. 1990. Sistema integrado para predição e análise presente e futura do crescimento e produção, com otimização de remuneração de capitais, para *Pinus caribaea* var. *handurensis*. Tese em Engenharia Florestal. Curitiba, Brasil. Universidade Federal do Paraná. 290 p.
- Sharma M, J Parton. 2007. Height-diameter equations for boreal tree species in Ontario using a mixed-effects modeling approach. *Forest Ecology and Management* 30: 187-198. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.05.006
- Sharma M, J Breidenbach. 2015. Modeling height-diameter relationships for Norway spruce, Scots pine, and downy birch using Norwegian national forest inventory data. *Forest Science and Technology* 11(1): 44-53. DOI: 10.1080/21580103.2014.957354.
- Sharma M. 2016. Comparing height-diameter relationships of boreal tree species grown in plantations and natural stands. *Forest Science* 62(1): 70-78. DOI: 10.5849/forsci.14-232.
- Shawn X, SX Meng, S Huang, Y Yang, G Trincado, CL Vanderschaaf. 2009. Evaluation of population-averaged and subject-specific approaches for modeling the dominant or codominant height of lodgepole pine trees. *Canadian Journal of Forest Research* 39(6): 1148-1158. DOI: 10.1139/X09-039.
- Silva LF, GL Ferreira, ACA Santos, HG Leite, ML Silva. 2016. Equações hipsométricas, volumétricas e de crescimento para *Khaya ivorensis* plantada em Pirapora. *Floresta e Ambiente* 23(3): 362-368. DOI: 10.1590/2179-8087.130715.
- Temesgen H, CH Zhang, XH Zhao. 2014. Modelling tree height-diameter relationships in multi-species and multi-layered forests: A large observational study from Northeast China. *Forest Ecology and Management* 316: 78-89. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.07.035.
- Trincado G, C Leal. 2006. Ecuaciones locales y generalizadas de altura-diámetro para pino radiata (*Pinus radiata*). *Bosque* 27(1): 23-34. DOI: 10.4067/S0717-92002006000100003.
- Zang H, X Lei, W Zeng. 2016. Height-diameter equations for larch plantations in northern and northeastern China: a comparison of the mixed-effects, quantile regression and generalized additive models. *Forestry* 89: 434-445. DOI: 10.1093/forestry/cpw022.

Recibido: 17.01.17

Aceptado: 31.10.17

Respuestas morfo-fisiológicas de plantas de *Lithraea caustica* (Anacardiaceae) sometidas a restricción hídrica controlada

Morpho-physiological responses of *Lithraea caustica* plants (Anacardiaceae) under restricted water conditions

Karen Peña-Rojas **, Sergio Donoso ^a, Cristian Pacheco ^a, Alejandro Riquelme ^b, Rodrigo Gangas ^a, Antonella Guajardo ^a, Sergio Durán ^a

*Autor de correspondencia: ^aUniversidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza, Santa Rosa # 11.315, Santiago, Chile, kpena@uchile.cl

^bUniversidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Departamento de Producción Agrícola, Santiago, Chile.

SUMMARY

Lithraea caustica (litre) is an endemic tree species of Chile that grows in a Mediterranean climate, characterized by a summer with low water availability in the soil, high solar radiation and high temperatures. In these conditions, litre should have physiological mechanisms to survive under restricted water conditions. To investigate these mechanisms we performed an experiment under natural summer conditions. The plants were assigned to three different treatments: Permanent irrigation, moderate water restriction and severe water restriction. During the study, we evaluated predawn leaf water potential and predawn leaf water relative content, photosynthesis, gas exchange and chlorophyll fluorescence. Additionally, we evaluated the growth and accumulation of biomass. Under restricted water conditions, litre developed the osmotic adjustment mechanism, presenting a high cellular turgor and a leaf water relative content over 80 %. This strategy allowed litre to tolerate the low soil water contents observed during the phase of maximum water restriction. It also repaired damages caused during the photoinhibition period observed at noon, with values of F_v/F_m always equal to or higher than 0.8. This study provides valuable information of litre attributes that could be applied in future scenarios of reforestation and climate change in Mediterranean areas.

Key words: litre, Mediterranean forest, drought, osmotic adjustment, photoinhibition.

RESUMEN

Lithraea caustica (litre) es una especie arbórea endémica de Chile que se desarrolla en un clima de tipo mediterráneo, caracterizado por presentar una estación estival con baja disponibilidad hídrica del suelo, elevada radiación solar y altas temperaturas. Bajo estas condiciones, litre debe desarrollar respuestas ecofisiológicas que le permitan sobrellevar periodos de restricción hídrica. Con el objetivo de conocer dichas respuestas, se estableció un ensayo de restricción hídrica controlada bajo condiciones naturales de verano. Las plantas se sometieron a tres tratamientos: riego permanente, restricción hídrica moderada y restricción hídrica severa. Durante el estudio se evaluaron variables hídricas (potencial hídrico foliar a pre-alba y contenido hídrico relativo foliar a pre-alba), fotosíntesis, intercambio gaseoso y fluorescencia de las clorofilas. Adicionalmente, se evaluó el crecimiento y acumulación de biomasa. Bajo condiciones de restricción hídrica, litre presentó el mecanismo de ajuste osmótico, permitiendo mantener un alto turgor celular y un contenido hídrico foliar sobre 80 %. Esta estrategia permitió a litre tolerar los bajos contenidos hídricos de sustrato observados durante la fase de mayor restricción hídrica. También fue capaz de reparar los daños provocados durante el periodo de fotoinhibición observado a mediodía, con valores de F_v/F_m siempre igual o superior a 0,8. Se entrega información valiosa sobre los atributos de litre, posible de aplicar en futuros escenarios de reforestación y cambio climático en zonas mediterráneas.

Palabras clave: litre, bosque mediterráneo, sequía, ajuste osmótico, fotoinhibición.

INTRODUCCIÓN

Lithraea caustica Hook. et Arn. (litre), es un árbol siempreverde endémico de Chile, perteneciente a la familia Anacardiaceae. Se distribuye ampliamente por el valle central y la Cordillera de la Costa entre los 30° y 39° de latitud sur, mientras que por la Cordillera de Los Andes sólo solo

se circunscribe a los contrafuertes cordilleranos entre las ciudades de Santiago y San Fernando (Cabello y Donoso 2006). Es un componente principal en el bosque esclerófilo mixto, ocupando zonas altas y de media altitud, en exposiciones secas y cálidas [asociación *Quillaja saponaria* Poir. (quillay) – *Lithraea caustica* Hook. et Arn. (litre)] o exposiciones húmedas y sombrías [asociación *Cryptocarya*

alba (Molina) Looser (peumo) – *Lithraea caustica*] en la región mediterránea (Donoso 1982). Este autor también le describe como especie acompañante en los espinales de *Acacia caven* (Mol.) Mol. (espino), matorrales más xéricos que han sido considerados como etapas pioneras de la sucesión secundaria (Root-Bernstein *et al.* 2017).

Litre se desarrolla bajo el clima de tipo mediterráneo, caracterizado por presentar una fuerte estacionalidad, con precipitaciones concentradas principalmente en invierno, y un periodo con baja disponibilidad hídrica del suelo, elevada radiación solar y altas temperaturas durante el verano, cuya duración e intensidad disminuyen en latitud (Luebert y Pliscoff 2006). Durante el periodo estival, las condiciones ambientales favorecen la aparición de múltiples estreses en las plantas y se ha observado que diferentes especies que crecen en un mismo hábitat, desarrollan distintas estrategias para mantener el turgor celular adecuado (Donoso *et al.* 2011, 2015).

En condiciones de déficit hídrico, las plantas experimentan un descenso en sus parámetros hídricos internos en respuesta a la menor disponibilidad de agua en el perfil de suelo, lo cual repercute en un detrimento general de la actividad fisiológica y fotosintética. Bajo estas condiciones, el aparato fotosintético se predispone a sufrir inhibición de la fotosíntesis causada por exceso de radiación (fotoinhibición), debido a potenciales hídricos bajos la fotosíntesis puede ser alterada por efectos no estomáticos, principalmente por una reducción en la actividad de los fotosistemas II (FSII) y en las reacciones de transferencia de electrones (Peña-Rojas *et al.* 2004, Fleck *et al.* 2010, Ceacero *et al.* 2012, Flexas *et al.* 2014).

Algunas plantas sometidas a déficit hídrico desarrollan mecanismos fisiológicos de tolerancia a la deshidratación como el ajuste osmótico o el ajuste elástico, que les permiten sobrellevar este estrés (Fan *et al.* 1994). Ambos mecanismos permiten mantener el suministro de agua a los tejidos de la planta, el turgor celular, los procesos fisiológicos, la sobrevivencia y el crecimiento bajo condiciones de restricción hídrica. Al respecto, diversos estudios han descrito el comportamiento de varias especies mediterráneas europeas ante un escenario de restricción hídrica (Peña-Rojas *et al.* 2004, Gallé *et al.* 2007, Fleck *et al.* 2010, Flexas *et al.* 2014). Sin embargo, aún es exigua la información sobre las respuestas fisiológicas de los componentes florísticos más importantes del bosque mediterráneo chileno.

Basándose en la persistencia de litre en condiciones secas del bosque esclerófilo, se plantea como hipótesis de trabajo que esta especie cuenta con mecanismos de tolerancia al estrés hídrico que le permiten adaptarse al estrés estival. El objetivo del presente trabajo es estudiar la respuesta morfo-fisiológica de plantas de litre sometidas a restricción hídrica moderada y severa. Se discuten las posibles implicaciones sobre el establecimiento de la especie en el campo, información que puede ser útil en futuros programas de reforestación o restauración bajo condiciones mediterráneas.

MÉTODOS

Sitio de estudio y diseño experimental. El estudio se desarrolló en el campo experimental del vivero Antumapu de la Universidad de Chile, entre diciembre y marzo (33° 34' S y 70° 37' O; 420 m de altitud), bajo condiciones ambientales naturales de verano. Durante el periodo de estudio, se presentaron condiciones normales de temperatura: la media máxima alcanzó los 28,8 °C y la media mínima los 11,6 °C. Además, precipitó en cuatro oportunidades, siendo más importante la precipitación de marzo, con 12 mm. Sin embargo, ninguna de ellas tuvo implicancia en el estado hídrico de los individuos, puesto que se procuró cubrir las plantas sometidas a restricción hídrica, en cada oportunidad de precipitación.

Un mes antes del inicio del ensayo, se seleccionaron un total de 130 plantas de dos años de edad de la especie *L. caustica*, las que fueron dispuestas en macetas de nueve litros de capacidad utilizando una mezcla de suelo del lugar (de origen aluvial y de la serie Santiago), de textura franco arenosa, perlita y arena en una proporción 4:3:3, respectivamente. Adicionalmente, se complementó el sustrato con superfosfato triple y urea (1,20 y 0,32 g L⁻¹). Las plantas fueron mantenidas bajo constante irrigación (contenido hídrico del sustrato (CHS) superior a 80 %), con el fin de homogenizar la condición fisiológica e hídrica de los individuos, y evitar el efecto de estrés posterior al trasplante.

Del total de plantas disponibles, se seleccionó un grupo de 30 plantas para conformar el tratamiento con aporte hídrico permanente (tratamiento control = TC), 40 plantas para el tratamiento de restricción hídrica moderada (TM) y 50 plantas para el tratamiento de restricción hídrica severa (TS). El monitoreo y control de la condición hídrica en los tres tratamientos se efectuó en función del contenido hídrico del sustrato [1]:

$$CHS(\%) = \frac{Pfs - Pss}{Phs - Pss} \times 100 \quad [1]$$

Donde *CHS* = contenido hídrico del sustrato (%), *Pfs* = peso fresco del sustrato tomado al momento del control de peso (kg); *Phs* = peso hidratado del sustrato (kg), obtenido una vez drenada el agua gravitacional, y *Pss* = peso seco del sustrato (kg), el que se obtuvo después de secar el sustrato en una estufa de aire forzado a 105 °C hasta obtener un peso constante.

El monitoreo de la variable se hizo periódicamente tomando una muestra aleatoria de 10 individuos de cada tratamiento, midiendo el peso fresco del sustrato.

El diseño del ensayo consideró que las plantas del tratamiento control se mantuvieran durante todo el ensayo con valores de CHS en torno al 80 %. Por su parte, para los tratamientos con restricción hídrica se dispuso una reducción paulatina del CHS a partir del día 12, condición

que se mantuvo hasta el día 60, momento en cual ambos tratamientos con restricción hídrica deberían llegar a niveles estables de CHS (30 % en el tratamiento con restricción hídrica moderada y 20 % en el tratamiento con restricción hídrica severa). Ambos tratamientos con restricción hídrica se mantuvieron bajo esta condición durante 36 días, para luego nuevamente ser rehidratados (día 96), hasta alcanzar valores de CHS similares a los presentados en el tratamiento control.

Evaluación de variables hídricas. Se hicieron evaluaciones del potencial hídrico foliar a pre-alba (Ψ_a) y del contenido hídrico relativo foliar a pre-alba (CHR_a). El potencial hídrico foliar a pre-alba fue determinado con una bomba de presión PMS Instruments modelo 1000 (Corvallis, OR), mientras que para el cálculo del CHR_a se siguieron los procedimientos descritos por Galmés *et al.* (2007). Las mediciones se efectuaron a partir de una muestra aleatoria de ocho individuos de cada tratamiento, procurando que estas provinieran de brotes ubicados en el tercio superior de cada una de las plantas, con características similares en cuanto a número, madurez, tamaño y sanidad. La oportunidad de medición se definió en función del gradiente de CHS obtenido durante el ensayo según lo indicado en el cuadro 1.

Con parte del material utilizado para medir Ψ_a y CHR_a , se elaboraron curvas de presión-volumen (Tyree y Richter 1981, Corcuera *et al.* 2002). Las curvas permitieron estimar los parámetros: potencial osmótico a cero turgor (π_0) y a turgor máximo (π_{100}), módulo de elasticidad de la pared celular (ϵ), potencial de presión a turgor máximo (Ψ_{p100}) y contenido hídrico relativo a cero turgor (CHR_0). La es-

timación de los parámetros se hizo utilizando una transformación (tipo II) que relaciona el inverso del potencial hídrico total con el respectivo contenido hídrico relativo de la muestra [2]:

$$\frac{1}{\Psi_t} = a \times CHR + b \quad [2]$$

Donde Ψ_t = potencial hídrico total y se obtiene de la suma del potencial osmótico (π) y el potencial de presión (Ψ_p); a y b = coeficientes de regresión, y CHR = contenido hídrico relativo de la muestra al momento de la medición.

Evaluación de variables de la fluorescencia de las clorofilas e intercambio gaseoso. Junto con las mediciones de variables hídricas, se evaluó el comportamiento de la fluorescencia de las clorofilas utilizando un fluorímetro modulado portátil (Mini-PAM Photosynthesis Yield Analyser. Walz, Effeltrich, Alemania). Un pulso de luz de fotones de aproximadamente $0,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fue configurado a una frecuencia de 600 Hz para determinar, a pre-alba, la señal de fluorescencia mínima (F_0). Para obtener la señal de fluorescencia máxima (F_m) se aplicó un pulso de saturación de fotones de aproximadamente $6.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante 0,8 s. El rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (FSII) a pre-alba fue calculado como $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$. Al mediodía, la fluorescencia estable adaptada a la luz (F_t) y la fluorescencia máxima adaptada a la luz (F'_m), fueron determinadas en las mismas hojas utilizadas en la medición de pre-alba, aplicando el mismo procedimiento. La eficiencia fotoquímica del FSII (Φ_{PSII}) fue determinada como $\Phi_{PSII} = (F'_m - F_t)/F'_m$. La hoja utilizada durante la medición del mediodía fue adaptada a la oscuridad durante un periodo de 20-25 minutos, lo cual permitió calcular el rendimiento cuántico máximo del FSII al mediodía como: $F'_v/F'_m = (F'_m - F_0)/F'_m$.

Paralelamente, en la mañana (de 10:00 a 11:30 horas), se hicieron evaluaciones puntuales de los parámetros de intercambio gaseoso utilizando un aparato portátil de fotosíntesis (IRGA) (ADC-LCi, UK - CO_2 ambiental = 380 ppm). Se obtuvo la fotosíntesis neta (An), conductancia estomática (gs), transpiración (E) y concentración interna de CO_2 (C_i). Las evaluaciones de fluorescencia e intercambio gaseoso se hicieron en una muestra de cinco individuos por tratamiento y en momentos representativos del gradiente de CHS: día 0 (TC: 100 %, TM: 100 %, TS: 100 %); día 35 (TC: 89 %, TM: 57 %, TS: 42 %) y día 82 (TC: 84 %, TM: 30 %, TS: 19 %).

Evaluación de variables de crecimiento y distribución de biomasa. Se efectuó un seguimiento de las variables de crecimiento durante todo el periodo de estudio. Al inicio del ensayo se seleccionaron 20 plantas por tratamiento, que fueron marcadas en la sección inferior del tallo principal con el objeto de determinar la evolución del diámetro a la altura

Cuadro 1. Cronograma de medición para la evaluación de variables hídricas.

Measurement schedule for the evaluation of water variables.

Día de evaluación	CHS en TC (%)	CHS en TM (%)	CHS en TS (%)
0	100,0	100,0	100,0
26	98,5	64,2	60,1
35	89,2	57,1	41,9
54	85,8	41,0	24,3
82	83,5	29,9	19,0
117	90,5	91,6	93,3

Los valores corresponden a las medias de contenido hídrico del sustrato (CHS) de cada uno de los tratamientos al momento de la evaluación. TC= Tratamiento Control; TM= Tratamiento Moderado; TS= Tratamiento Severo.

Values correspond to the soil water content (CHS) of each treatment at the evaluation period. TC = Control treatment; TM = Moderate treatment; TS = Severe treatment.

del cuello (DAC) y altura total (L). Para las mediciones de altura se utilizó el vástago principal de cada planta, registrando la distancia desde la marca hasta el ápice del vástago con una cinta métrica de precisión al milímetro. En el caso del DAC, las mediciones se hicieron con un pie de metro con precisión al milímetro. El monitoreo de estas variables se hizo posterior a la evaluación de variables hídricas.

Terminado el periodo de restricción hídrica, se determinó en diez individuos de cada tratamiento la biomasa aérea y radicular. De cada planta seleccionada se separó el sistema de raíces de la parte aérea, el que a su vez se dividió en hojas y material leñoso. Estas muestras se secaron a 65 °C en una estufa de aire forzado hasta alcanzar un peso estable, obteniendo la biomasa total y por componente. Estos datos se compararon con la biomasa inicial obtenida de una muestra de diez plantas del total de plantas utilizadas en el ensayo. Con los antecedentes obtenidos se determinó la relación entre la biomasa aérea y biomasa de raíces de las plantas según tratamiento.

Análisis estadístico. Las diferencias en los parámetros derivados del análisis de las curvas presión-volumen, variables de intercambio gaseoso, fluorescencia de las clorofilas, potencial hídrico y biomasa, se evaluaron con un análisis de varianza, para un diseño completamente al azar de tres tratamientos. El crecimiento fue analizado mediante análisis de varianza de medidas repetidas. Para determinar la significancia de las diferencias entre los valores medios de cada tratamiento, se utilizó la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$). Para el análisis de las variables de crecimiento se utilizó el DAC inicial o la altura inicial como covariables.

RESULTADOS

Estado hídrico de los individuos durante el periodo de estudio. Las plantas del tratamiento control mostraron valores de contenido hídrico del sustrato superior al 70 %, lo que permitió el mantenimiento de valores de potencial hídrico a pre-alba y contenidos hídricos relativos a pre-alba en torno a -0,4 MPa y 96 %, respectivamente (figura 1). A partir del día 12, los tratamientos de restricción hídrica moderada y severa experimentaron un descenso en el valor promedio del contenido hídrico del sustrato, observándose diferencias estadísticamente significativas en Ψ_a y CHR_a solo a partir del día 54, momento en el cual el contenido hídrico del sustrato fue de 42 % en las plantas con tratamiento de restricción hídrica moderada, y 26 % en las plantas con tratamiento de restricción hídrica severa. El periodo de mayores limitaciones en las plantas con tratamientos de restricción hídrica se presentó entre los días 55 y 82, cuando las plantas presentaron valores promedio de contenido hídrico del sustrato de 29,9 % TM, y 19 % en TS. Esta condición, de menor disponibilidad hídrica en el sustrato, provocó una baja importante en el potencial hídrico, especialmente en el tratamiento de restricción hídrica severa (-4,3 MPa en Ψ_a y 84,8 % en CHR_a). Posterior al

día 82, los dos tratamientos con restricción hídrica fueron regados, entrando a una fase de rehidratación (lo que se vio reflejado en un aumento del valor promedio del contenido hídrico del sustrato), alcanzando rápidamente valores de Ψ_a y CHR_a similares a los observados en las plantas que recibieron riego permanente (figura 1).

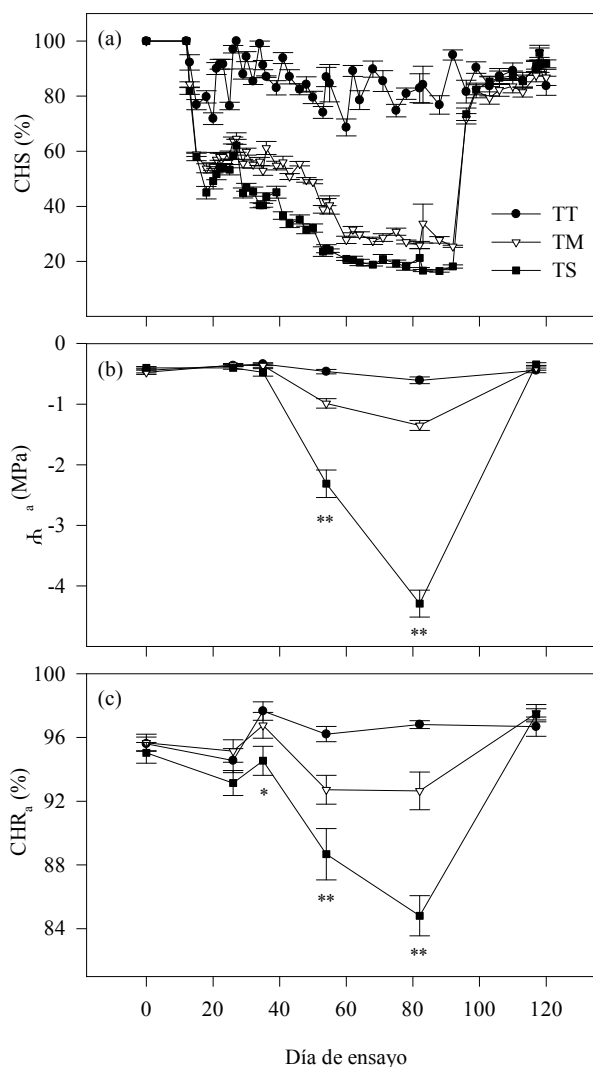


Figura 1. Comportamiento de las variables hídricas durante el periodo de estudio. a) contenido hídrico del sustrato = CHS, b) potencial hídrico foliar a pre-alba = Ψ_a , c) contenido hídrico relativo foliar a pre-alba = CHR_a . TT: Tratamiento Testigo o control, TM= Tratamiento Moderado; TS= Tratamiento Severo. Valores corresponden a medias \pm error estándar (n = 8-10). La significancia del tratamiento de restricción hídrica sobre las variables Ψ_a y CHR_a se indica en asteriscos (* $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$).

Water variables during the evaluation period. a) soil water content (CHS), b) predawn leaf relative water content (Ψ_a), TC = Control treatment; TM = Moderate treatment; TS = Severe treatment. Values correspond to means \pm SE (n = 8-10). The significance of the water restriction treatment on the variables Ψ_a and CHR_a is indicated by asterisks (* $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$).

Parámetros derivados de las curvas presión-volumen. El potencial osmótico a cero turgor y a turgor máximo fueron afectados por la restricción hídrica, siendo significativamente más negativos a los valores observados después de 82 días de tratamiento, momento en que ambas condiciones de restricción hídrica (TM y TS) alcanzaron los mayores niveles de estrés (cuadro 2). Valores más negativos de π_0 y π_{100} , con un CHR₀ sobre 80 %, es un indicador de ajuste osmótico.

Intercambio gaseoso y fluorescencia de las clorofilas. Mientras el contenido hídrico del sustrato se mantuvo sobre el 40 %, no se observaron diferencias entre los tratamientos en los parámetros de intercambio gaseoso (figura 2). Sin embargo, cuando el CHS se situó por debajo del 30 % (día 82), se observó una disminución significativa en los valores promedio de fotosíntesis neta, conductancia estomática y transpiración, en los tratamientos con restricción hídrica moderada y severa.

Respecto a la eficiencia fotoquímica del FSII, esta no presentó diferencias entre los tratamientos en todas las evaluaciones. Sin embargo, se observó en todos los tratamientos una tendencia al descenso en el valor de Φ_{PSII} a medida que transcurre la estación, indicando una disminución en la proporción de luz absorbida que está siendo utilizada en la fotosíntesis. El rendimiento cuántico máximo del fotosistema II disminuyó al mediodía y aumentó a pre-alba, observándose diferencias significativas en el período de mayor estrés (figura 3).

Crecimiento y distribución de la biomasa. El crecimiento en diámetro a la altura del cuello fue afectado directamente por la reducción de fotosíntesis neta en función del aporte hídrico de cada tratamiento (figura 4). Durante la evaluación realizada el día 68 (CHS TC = 89,8 %, CHS TM = 27,5 %, CHS TS = 18,9 %), las plantas del tratamiento con restricción hídrica moderada presentaban un valor promedio de potencial hídrico a pre-alba por debajo de -1,1 MPa, lo que

Cuadro 2. Parámetros hídricos de plantas de *Lithraea caustica* derivados de las curvas presión-volumen, según tratamiento y día de evaluación.

Water relation parameters of *Lithraea caustica* plants derived from the pressure-volume curves, according to treatment and day.

Día	CHS (%)	Tratamiento	CHR ₀ (%)	π_{100} (MPa)	π_0 (MPa)	Ψ_{P100} (MPa)	ϵ
0	100,0	TC	84,9 ± 0,0 Aa	-2,5 ± 0,1 Ac	-3,2 ± 0,1 Ab	2,3 ± 0,1 Ac	18,0 ± 1,4 Aa
	100,0	TM	87,2 ± 0,0 Aa	-2,3 ± 0,2 Aab	-3,1 ± 0,2 Abc	2,1 ± 0,2 Aab	17,1 ± 1,2 Aab
	100,0	TS	85,4 ± 0,0 Aa	-2,4 ± 0,1 Ab	-3,1 ± 0,1 Ab	2,2 ± 0,1 Ac	16,9 ± 1,0 Aa
35	91,7	TC	89,7 ± 0,0 Ba	-1,8 ± 0,1 Aa	-2,3 ± 0,1 Aa	1,4 ± 0,1 Aa	15,1 ± 1,3 Aa
	60,2	TM	87,7 ± 0,0 ABa	-2,0 ± 0,1 Aa	-2,5 ± 0,1 Aa	1,5 ± 0,0 Aa	14,0 ± 1,3 Aab
	42,0	TS	86,1 ± 0,0 Aa	-1,9 ± 0,1 Aa	-2,5 ± 0,1 Aa	1,5 ± 0,1 Aa	13,0 ± 1,3 Aa
54	85,9	TC	88,7 ± 0,0 Ba	-2,0 ± 0,1 Aab	-2,5 ± 0,1 Aa	1,6 ± 0,1 Aab	15,5 ± 0,7 Aa
	41,6	TM	81,9 ± 0,0 Aa	-2,3 ± 0,1 ABab	-3,0 ± 0,1 Bab	1,9 ± 0,1 Aab	13,0 ± 1,4 Aa
	25,6	TS	82,7 ± 0,0 ABa	-2,4 ± 0,1 Bb	-3,1 ± 0,1 Bb	1,9 ± 0,1 Aab	13,3 ± 2,0 Aa
82	83,5	TC	87,7 ± 0,0 Aa	-2,5 ± 0,2 Ac	-3,1 ± 0,2 Ab	2,0 ± 0,2 Abc	18,3 ± 0,9 Aa
	29,9	TM	82,5 ± 0,0 Aa	-2,8 ± 0,0 Ac	-3,6 ± 0,1 Bc	2,2 ± 0,1 Ab	16,1 ± 1,8 Aab
	18,8	TS	86,1 ± 0,0 Aa	-2,9 ± 0,1 Ac	-3,6 ± 0,1 Bc	2,0 ± 0,1 Ab	15,5 ± 0,7 Aa
117	91,3	TC	85,9 ± 0,0 Aa	-2,3 ± 0,0 Abc	-3,3 ± 0,1 Ab	2,0 ± 0,1 Abc	17,1 ± 0,8 Aa
	90,0	TM	86,0 ± 0,0 Aa	-2,5 ± 0,1 Abc	-3,4 ± 0,1 Abc	2,3 ± 0,1 Ab	18,9 ± 1,1 Ab
	93,5	TS	85,7 ± 0,0 Aa	-2,7 ± 0,1 Abc	-3,5 ± 0,1 Ac	2,1 ± 0,1 Ab	17,2 ± 1,2 Aa

Los valores corresponden a medias ± error estándar (n=6). Contenido hídrico relativo a cero turgor (CHR₀); Potencial osmótico a turgor máximo (π_{100}); Potencial osmótico a cero turgor (π_0); Potencial de presión a turgor máximo (Ψ_{P100}); Módulo de elasticidad de la pared celular (ϵ). TC= Tratamiento Control; TM= Tratamiento Moderado; TS= Tratamiento Severo. Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre tratamientos, para cada día de evaluación. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento (Tukey, $P \leq 0,05$).

Values correspond to means ± standard error (n = 6). Relative water content relative to turgor loss point (CHR₀); Osmotic potential at full turgor (π_{100}); Osmotic potential at turgor loss point (π_0); Pressure potential at full turgor (Ψ_{P100}); bulk elastic module (ϵ). TC= Control; TM= Moderate treatment; TS= Severe treatment. Differing capital letters indicate significant differences among treatments in each day. Differing lowercase letters indicate significant differences within treatment (Tukey, $P \leq 0.05$).

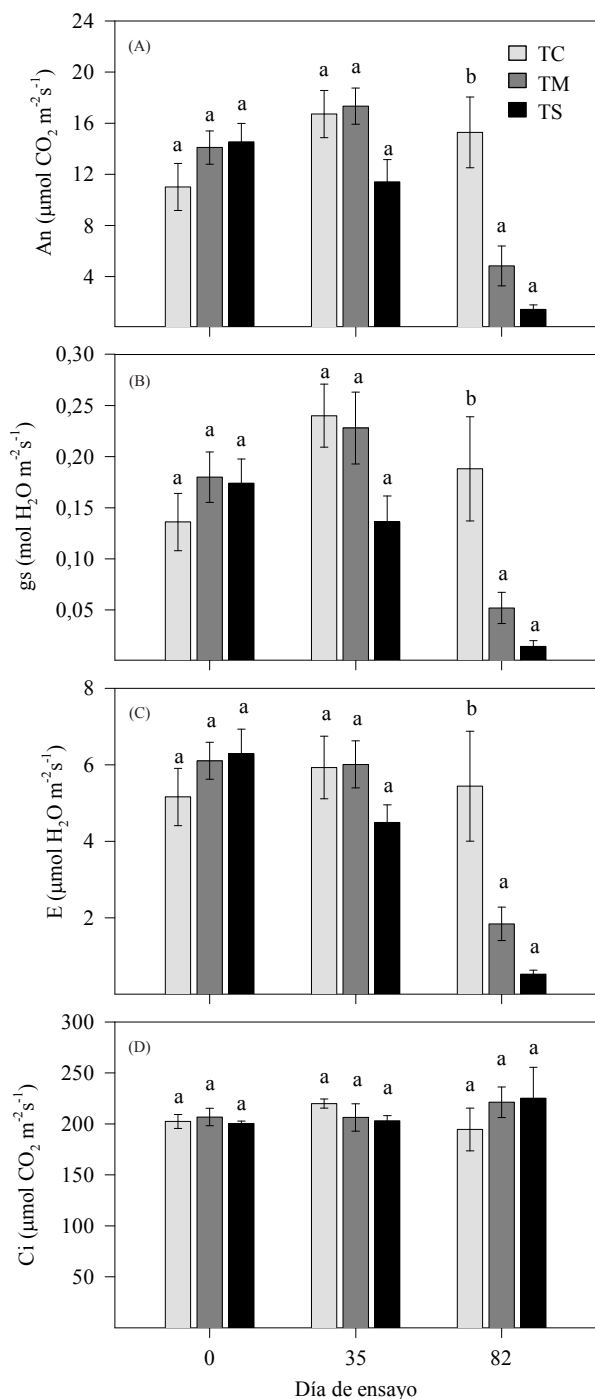


Figura 2. Variables de intercambio gaseoso de plantas de *Lithraea caustica* según tratamiento y día de evaluación. A) Fotosíntesis neta = A_n , B) conductancia estomática = g_s , C) transpiración = E , D) concentración interna de CO_2 = C_i . Valores corresponden a medias \pm error estándar ($n = 5$). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos (Tukey, $P \leq 0,05$).

Gas exchange rates of *Lithraea caustica* plants as a function of treatment and day. A) Net photosynthesis (A_n), B) Stomatal conductance = g_s , C) Transpiration = E , D) Intercellular CO_2 = C_i concentration. Values are mean \pm SE ($n = 5$). Different letters indicate significant differences among treatments (Tukey, $P \leq 0,05$).

significó una reducción en la tasa de crecimiento en diámetro con respecto a la tasa que presentó el tratamiento con riego permanente (TC). Las plantas del tratamiento con restricción hídrica severa presentaron, durante el mismo periodo, un valor promedio de Ψ_a por debajo de $-2,3$ MPa, lo que resultó en una detención del crecimiento en diámetro producto de la restricción hídrica. Esta condición se

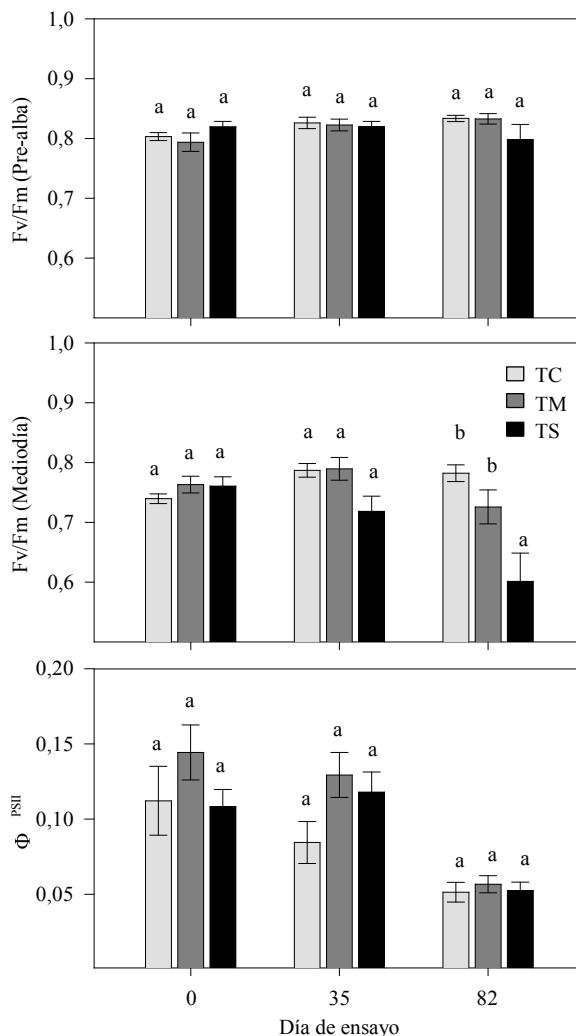


Figura 3. Variables de la fluorescencia de las clorofilas de plantas de *Lithraea caustica* según tratamiento y día de evaluación. F_v/F_m (Pre-alba) = Rendimiento cuántico máximo del fotosistema II pre-alba, F_v/F_m (mediodía) = Rendimiento cuántico máximo del fotosistema II al mediodía, Φ_{PSII} = Eficiencia fotoquímica del PSII. Valores corresponden a medias \pm error estándar ($n = 5$). Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (Tukey, $P \leq 0,05$).

Chlorophyll fluorescence of *Lithraea caustica* plants as a function of treatment and day. F_v/F_m (Predawn) = maximum quantum yield of photosystem II at predawn, F_v/F_m (Midday) = maximum quantum yield of photosystem II at midday, Φ_{PSII} = Photochemical efficiency of PSII. Values are mean \pm SE ($n = 5$). Different letters indicate significant differences among treatments (Tukey, $P \leq 0,05$).

mantuvo hasta la evaluación del día 89 (CHS TC = 76,8 %, CHS TM = 27,8 %, CHS TS = 16,5 %), periodo en el cual ambos tratamientos de restricción hídrica alcanzaron los niveles más altos de estrés. Por otra parte, el crecimiento en altura mostró un comportamiento errático, sin observar una tendencia clara entre los tratamientos (figura 4).

Las plantas incrementaron significativamente su valor de biomasa respecto al valor obtenido al inicio del ensayo en todos sus componentes (hojas, ramas y raíces), en todos los tratamientos (cuadro 3). No se encontraron diferencias estadísticas en el valor promedio de biomasa total en plantas con restricción hídrica moderada o severa y sin restricción hídrica (cuadro 3).

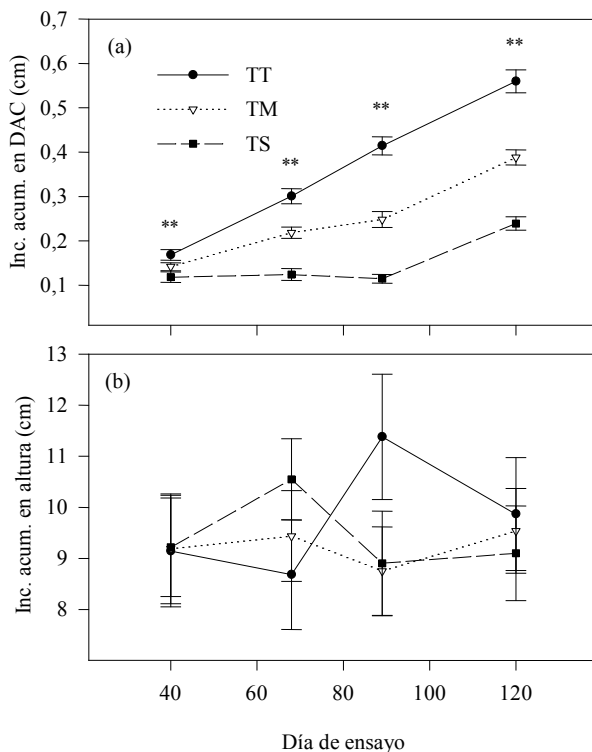


Figura 4. Incremento acumulado de las variables de crecimiento en plantas de *Lithraea caustica* durante el periodo de estudio. a) Incremento acumulado en DAC, b) Incremento acumulado en altura. Valores corresponden a medias \pm error estándar (n = 20). TT: Tratamiento Testigo o control, TM= Tratamiento Moderado; TS= Tratamiento Severo.**indica la existencia de diferencia significativa entre los tres tratamientos de riego al $P \leq 0,01$.

Accumulated increase of growth variables in *Lithraea caustica* plants during the evaluation period. a) Accumulated increase in basal diameter (DAC), b) Accumulated increase in height. Values are mean \pm SE (n=20). TC = Control treatment; TM = Moderate treatment; TS = Severe treatment. ** indicates the existence of a significant difference among water restriction treatments at $P \leq 0.01$.

DISCUSIÓN

Las respuestas de las variables hídricas en función del contenido hídrico del sustrato concuerdan con estudios efectuados en otras especies mediterráneas (Galmés *et al.* 2007, Gallé *et al.* 2007). Del mismo modo, Donoso *et al.* (2011) reportan un comportamiento similar en las variables Ψ_a y CHR_a en plantas de *Quillaja saponaria* y *Cryptocarya alba* (peumo) sometidas a restricción hídrica, en condiciones ambientales similares. En estas especies, los valores de contenido hídrico del sustrato a los cuales se presentan los máximos niveles de restricción hídrica, sin mortalidad de plantas, es de un 40 % en el caso de *Q. saponaria*, y 43 % en el caso de *C. alba*, valores que difieren notablemente con el obtenido para *L. caustica* en este estudio (19 %), sugiriendo una mayor habilidad de *L. caustica* para tolerar condiciones de restricción hídrica. No obstante, *Acacia caven*, presentaría mayor tolerancia que *L. caustica* a periodos de estrés, ya que, en un ensayo similar, a los 61 días de restricción hídrica y niveles de 9 % y 10 % de CHS, se registran los menores niveles de Ψ_a y CHR_a , respectivamente (Donoso *et al.* 2015).

Por otra parte, bajo condiciones de restricción hídrica *L. caustica* desarrolló el mecanismo de ajuste osmótico. Este es un proceso mediado por la acumulación activa de solutos en las células vegetales, lo cual hace que el valor de π_0 y π_{100} sea más negativo, presentando un alto turgor celular, manteniendo el contenido hídrico relativo foliar sobre 80 %. Esta estrategia permite a *L. caustica* tolerar los bajos contenidos hídricos de sustrato observados durante la fase de mayor restricción hídrica. Del mismo modo, Donoso *et al.* (2011) reportan, bajo condiciones de ensayo similares, que *C. alba* (especie siempreverde) realiza ajuste osmótico, donde el valor de π_0 se hace más negativo bajo condiciones de restricción hídrica, aunque sin presentar un cambio significativo en el valor de π_{100} .

Los valores de contenido hídrico relativo a cero turgor que se observaron durante el transcurso del ensayo, no mostraron un cambio significativo a lo largo del periodo de estudio, posiblemente a causa de la baja elasticidad que presentaron las paredes celulares producto de los altos valores obtenidos en el módulo de elasticidad de la pared celular. Sin embargo, estos se mantuvieron dentro de los rangos informados en otros estudios realizados bajo condiciones de estrés con especies mediterráneas (Corcuera *et al.* 2002).

Comparando el comportamiento que presentó el potencial hídrico a pre-alba durante el ensayo con el punto de pérdida de turgencia (-3,6 MPa), obtenido mediante el análisis de las curvas presión-volumen, se infiere que el tratamiento de restricción hídrica moderada mantuvo durante todo el ensayo valores de Ψ_a sobre el punto de pérdida de turgencia. Por otra parte, el tratamiento con restricción hídrica severa presentó valores promedio de Ψ_a bajo -3,6 MPa, con efectos negativos sobre el intercambio gaseoso y, por lo tanto, una reducción en el crecimiento diametral (DAC).

Cuadro 3. Componentes de biomasa en plantas de *Lithraea caustica* según periodo de evaluación y tratamiento aplicado.
 Biomass distribution of *Lithraea caustica* plants as a function of evaluation period and treatments.

Componente de biomasa	Inicio del ensayo	Fin de la restricción hídrica (día 90)		
		TC	TM	TS
Hojas (g)	10,6 ± 1,4 a (43,5 %)	22,7 ± 1,5 Bb (35,8 %)	20,5 ± 1,4 Bb (34,7 %)	15,4 ± 0,9 Ab (27,6 %)
Tallos (g)	6,0 ± 0,9 a (24,5 %)	21,1 ± 2,3 Ab (32,2 %)	20,9 ± 2,0 Ab (34,6 %)	20,0 ± 1,1 Ab (35,9 %)
Raíz (g)	7,9 ± 1,2 a (32,0 %)	20,6 ± 1,8 Ab (32,0 %)	17,9 ± 1,1 Ab (30,6 %)	20,9 ± 2,1 Ab (36,5 %)
Total (g)	24,4 ± 3,3 a	64,5 ± 5,2 Ab	59,4 ± 3,8 Ab	56,3 ± 3,3 Ab
BA/BR	2,3 ± 0,2 a	2,2 ± 0,1 ABa	2,3 ± 0,2 Ba	1,8 ± 0,1 Aa

Los valores corresponden a medias ± error estándar (n=10). Entre paréntesis se indica la proporción del componente respecto del total de biomasa. Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre tratamientos, para la evaluación del día 90. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre la biomasa al inicio y al final del periodo de restricción hídrica (Tukey, $P \leq 0,05$). TC= Tratamiento Control; TM= Tratamiento Moderado; TS= Tratamiento Severo, BA/BR = Biomasa Aérea / Biomasa Radical.

Data in parenthesis correspond to the percentage of total dry matter. Different capital letters indicate significant differences among treatments for the evaluation of day 90. Different lower case letters indicate significant differences between biomass distribution at the beginning and end of the water restriction period (Tukey, $P \leq 0,05$). TC= Control; TM= Moderate treatment; TS= Severe treatment. BA/BR = Above ground biomass/ root biomass.

Respecto al intercambio gaseoso y fluorescencia de las clorofilas, *L. caustica* tuvo un comportamiento similar al de *Q. saponaria* y *C. alba*, que muestran disminuciones significativas en sus valores de fotosíntesis y conductancia estomática bajo condiciones de restricción hídrica severa (Donoso *et al.* 2011). Según Grassi y Magnani (2005), cuando la conductancia estomática máxima cae por debajo de $0,1 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$, se produce un mal funcionamiento general en el metabolismo de la planta, situación que ocurrió en ambos tratamientos con restricción hídrica, e indicaría que a partir de contenidos hídricos del sustrato por debajo del 30 %, *L. caustica* comenzaría a manifestar claros síntomas de estrés por déficit de agua, provocando una respuesta para mejorar la eficiencia en el uso de este recurso, principalmente a través del cierre estomático (Peña-Rojas *et al.* 2004, Fleck *et al.* 2010).

Sin embargo, pese a la fuerte restricción hídrica a la que fueron sometidas las plantas del tratamiento con restricción hídrica severa (aproximadamente 19 % CHS), los valores de conductancia estomática y fotosíntesis neta no llegaron a cero, como observan Donoso *et al.* (2011) en *C. alba*. Esto indicaría una mayor habilidad de *L. caustica* en tolerar condiciones de restricción hídrica, posiblemente debido a un mayor control de la deshidratación a través del ajuste osmótico. Un comportamiento similar observó Fottelli *et al.* (2000) en plantas de la especie *Quercus macrolepis* Kotschy, las que aparentemente tienen la habilidad de superar el estrés hídrico a través de mecanismos de tolerancia a la deshidratación, lo que se ve reflejado en una alta conductancia estomática aún a bajos potenciales hídricos a pre-alba. La misma tendencia es registrada para *A. caven*

(Donoso *et al.* 2015). Los resultados obtenidos en las variables de intercambio gaseoso, sugieren que *L. caustica* sería capaz de sobrellevar el periodo de restricción hídrica por medio del ajuste osmótico, pero manteniendo la fotosíntesis y el intercambio gaseoso, a una tasa reducida.

En condiciones normales, la mayoría de las plantas superiores posee un rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (F_v/F_m) a pre-alba óptimo cercano a 0,83, mientras que al mediodía F_v/F_m oscila entre 0,7 y 0,8, valores típicos de plantas sanas (Krause y Weis 1991, Maxwell y Johnson 2000, Peña-Rojas *et al.* 2004). Para *L. caustica*, el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II a pre-alba se mantuvo estable durante las evaluaciones de los días 0, 35 y 82, no mostrando diferencias estadísticas entre los tratamientos, con valores promedios de 0,8. Sin embargo, cuando la restricción hídrica fue más fuerte (día 82), se produjo una disminución significativa en los valores de F_v/F_m al mediodía, en el tratamiento con restricción hídrica severa.

Se ha observado en especies arbóreas mediterráneas que frente a estrés hídrico ocurre una reducción significativa de F_v/F_m a pre-alba bajo los rangos establecidos, que implica que los fotosistemas son afectados durante el día y no logran recuperarse durante la noche (Peña-Rojas *et al.* 2004, Fleck *et al.* 2010). Para el caso de *L. caustica*, existe una disminución de F_v/F_m al mediodía, pero una posterior recuperación durante la noche, lo que se refleja en los valores de F_v/F_m a pre-alba. Esto sugiere que *L. caustica* es capaz de reparar los daños provocados durante el periodo de fotoinhibición observado a mediodía (Fleck *et al.* 2010).

La limitación del crecimiento y acumulación de biomasa debido al estrés hídrico es causada principalmente por

la reducción en el balance de carbono de la planta (Flexas *et al.* 2006), condición que sería provocada en una primera instancia, por la disminución en la tasa de fotosíntesis neta debido a un descenso de la conductancia estomática. Para *L. caustica*, el proceso ocurrió cuando el contenido hídrico del sustrato se situó por debajo del 30 % (día 82). Luego de este periodo ambos tratamientos recuperaron las tasas de crecimiento, siendo similares a las observadas en las plantas con riego permanente.

Respecto al crecimiento en altura, los resultados concuerdan con lo mencionado por Fotelli *et al.* (2000) para cuatro especies mediterráneas del género *Quercus*, concluyendo que la restricción hídrica no tendría incidencia en el incremento en altura. En el ensayo, esta situación fue atribuida a que el crecimiento de *L. caustica* es tanto horizontal como vertical, presentando a veces un crecimiento mayor en las ramas de la sección horizontal que en el eje principal.

En diferentes estudios, realizados con plantas bajo condiciones de déficit hídrico, se observa una disminución en el cociente biomasa aérea/biomasa radical, ocasionada por un mayor crecimiento del sistema de raíces (McMillin y Wagner 1995). En *L. caustica*, la biomasa radical de plantas severamente estresadas prácticamente igualó a la biomasa radical obtenida en plantas regadas permanentemente, no encontrando diferencias significativas en el crecimiento del sistema radical, entre tratamientos. El mismo comportamiento es observado para *A. caven*, no presentando diferencias significativas en cuanto a la biomasa de tallo y raíz (Donoso *et al.* 2015). En cambio, *Q. saponaria* presenta valores significativamente menores de biomasa radicular en plantas estresadas que en plantas no estresadas, bajo condiciones de ensayo similares (Donoso *et al.* 2015). Además, la biomasa total de *Q. saponaria* en plantas regadas es ampliamente superior a las plantas estresadas, situación que no ocurre en *L. caustica*, pues el valor de biomasa total en ambas condiciones fue prácticamente el mismo. Esto indicaría que *L. caustica* invierte una mayor proporción del crecimiento en sistema radical, desarrollando raíces finas aún bajo condiciones de estrés, permitiéndole acceder a nuevas fuentes de recurso hídrico y poblar sitios con clima mediterráneo. Parece, entonces, que *L. caustica* estaría mejor preparado para tolerar episodios de fuerte restricción hídrica que otras especies siempreverdes del bosque esclerófilo como *Q. saponaria* y *C. alba*.

Se ha señalado que en la región central de Chile, los procesos de reemplazo del bosque y matorrales esclerófilos están dando paso a procesos de recuperación por sucesión en campos abandonados (Hernández *et al.* 2016). Paralelo a esto, el cambio climático estaría aumentando los episodios más secos en esta región mediterránea (Peñuelas *et al.* 2004, Garreaud 2011). Los resultados logrados en este estudio muestran que *L. caustica* es una de las especies de mayor tolerancia al estrés hídrico entre las especies típicas, permitiendo entender mejor su establecimiento y desarrollo en los ambientes del bosque esclerófilo, en especial en etapas sucesionales tempranas. En este contexto,

su papel en la recuperación del bosque esclerófilo puede ser muy importante. Además, al poner de manifiesto los mecanismos de esa tolerancia, estos resultados pueden potenciar las estrategias de manejo para la reforestación, tanto con técnicas de vivero como de campo (Vilagrosa *et al.* 2005, Cortina *et al.* 2006).

CONCLUSIONES

Como se esperaba, *L. caustica* muestra una notable tolerancia al estrés hídrico, que puede considerarse mayor a la encontrada en *Q. saponaria* y *C. alba*, pero menor a la de *A. caven*. Los resultados sugieren una buena respuesta de *L. caustica* a periodos de estrés hídrico, permitiendo a la especie ocupar sitios con menor disponibilidad de agua, establecerse temprano en la sucesión ecológica o permanecer en el tiempo ante una restricción del recurso. La especie desarrolla el mecanismo de ajuste osmótico, permitiendo mantener el turgor celular y un contenido hídrico relativo foliar alto (superior a 80 %). Esto explicaría su dominancia en la mayoría de zonas altas y de media altitud en la región mediterránea de Chile y su asociación con *A. caven*, especie pionera en la zona semiárida del país.

Cuando la restricción hídrica se hace severa, se produce el cierre estomático y una disminución en el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II al mediodía, lo que trae consigo una disminución en la tasa fotosintética. Sin embargo, *L. caustica* es capaz de reparar los daños provocados durante el periodo de fotoinhibición observado a mediodía.

La reducción en el balance de carbono de la planta, provocada por la disminución en la tasa de fotosíntesis neta y el descenso de la actividad estomática, produce una reducción en la tasa de crecimiento en diámetro bajo condiciones de restricción hídrica moderada, y una detención cuando la restricción hídrica es severa. El crecimiento en altura no mostró un patrón claro, deficiencia que podría mejorarse en futuras evaluaciones aplicando una metodología de evaluación diferente a la presentada en este estudio.

Las plantas de *L. caustica* bajo estrés disminuyen el crecimiento foliar pero mantienen el crecimiento radical, lo que no ocurre en *Q. saponaria* y *C. alba* bajo condiciones similares. Independiente de la condición hídrica del suelo, existe una inversión constante de formar nuevas raíces para acceder a nuevas fuentes de recurso hídrico, condición que predispone a *L. caustica* a estar mejor preparado para tolerar los episodios de fuerte restricción hídrica.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo contó con el patrocinio del Programa Domyko de Biodiversidad de la Universidad de Chile y del Programa de Bosques Mediterráneos de la Facultad de Ciencias Forestales y Conservación de la Naturaleza de la Universidad de Chile. En especial agradecer el apoyo del Dr. Juan Silva en la revisión del documento y por sus recomendaciones.

REFERENCIAS

- Cabello A, C Donoso. 2006. *Lithraea caustica* (Molina) Hook. et Arn. In Donoso C ed. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Valdivia, Chile. Marisa Cuneo. p. 333-339.
- Ceacero C, J Díaz-Hernández, A del Campo, R Navarro-Cerrillo. 2012. Evaluación temprana de técnicas de restauración forestal mediante fluorescencia de la clorofila y diagnóstico de vitalidad de brinzales de encina (*Quercus ilex* sub. *ballota*). *Bosque* 33(2): 191-202. DOI: 10.4067/S0717-92002012000200009
- Corcuera L, J Camarero, E Gil-Pelegrín. 2002. Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees* 16(7): 465-472. DOI: 10.1007/s00468-002-0187-1
- Cortina J, RM Navarro, A del Campo. 2006. Evaluación del éxito de la reintroducción de especies leñosas en ambientes mediterráneos. Capítulo 1. In Cortina J, JL Peñuelas, J Puértolas, A Vilagrosa, R Savé eds. Calidad de planta forestal para la restauración en ambientes Mediterráneos. Estado actual de conocimientos. Madrid, España. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. p. 11-29.
- Donoso C. 1982. Reseña ecológica de los bosques mediterráneos de Chile. *Bosque* 4(2): 117-146.
- Donoso S, K Peña-Rojas, C Pacheco, G Luna, A Aguirre. 2011. Respuesta fisiológica y de crecimiento en plantas de *Quillaja saponaria* y *Cryptocarya alba* sometidas a restricción hídrica. *Bosque* 32(2): 187-195. DOI: 10.4067/S0717-92002011000200009
- Donoso S, K Peña-Rojas, C Pacheco, S Durán, R Santelices, C Mascaró. 2015. The physiological and growth response of *Acacia caven* under water stress and the application of different levels of biosólidos. *Ciencia e Investigación Agraria* 42(2): 273-283. DOI: 10.7764/rcia.v42i2.1516
- Fan S, T Blake, E Blumwald. 1994. The relative contribution of elastic and osmotic adjustments to turgor maintenance of woody species. *Physiologia Plantarum* 90(2): 408-413. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1994.tb00406.x
- Fleck I, K Peña-Rojas, X Aranda. 2010. Mesophyll conductance to CO₂ and leaf morphological characteristics under drought stress during *Quercus ilex* L. resprouting. *Annals of Forest Science* 67(3): 308. DOI: 10.1051/forest/2009114
- Flexas J, J Bota, J Galmés, H Medrano, M Ribas-Carbó. 2006. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum* 127(3): 343-352. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2006.00621.x
- Flexas J, A Diaz-Espejo, J Gago, A Gallé, J Galmés, J Gulías, H Medrano. 2014. Photosynthetic limitations in Mediterranean plants: a review. *Environmental and Experimental Botany* 103: 12-23. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2013.09.002
- Fotelli M, K Radoglou, H Constantinidou. 2000. Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiology* 20(16): 1065-1075. DOI: 10.1093/treephys/20.16.1065
- Gallé A, P Haldimann, U Feller. 2007. Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. *New Phytologist* 174(4): 799-810. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2007.02047.x
- Galmés J, J Flexas, R Savé, H Medrano. 2007. Water relations and stomatal characteristics of mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant Soil* 290(1): 139-155. DOI: 10.1007/s11104-006-9148-6
- Garreaud R. 2011. Cambio climático: Bases físicas e impactos en Chile. *Revista Tierra Adentro* 93: 13-19.
- Grassi G, F Magnani. 2005. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell and Environment* 28(7): 834-849. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2005.01333.x
- Hernández A, M Miranda, E Arellano, C Dobbs. 2016. Landscape trajectories and their effect on fragmentation for a Mediterranean semi-arid ecosystem in Central Chile. *Journal of Arid Environments* 127: 74-81. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2015.10.004
- Krause G, E Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual review of plant biology* 42(1): 313-349. DOI: doi/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525
- Luebert F, P Plischoff. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. 316 p.
- Maxwell K, G Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of experimental botany* 51(345): 659-668. DOI: 10.1093/jexbot/51.345.659
- McMillin J, M Wagner. 1995. Effects of water stress on biomass partitioning of Ponderosa Pine seedlings during primary root growth and shoot growth periods. *Forest Science* 41(3): 594-610.
- Peña-Rojas K, X Aranda, I Fleck. 2004. Stomatal limitation to CO₂ assimilation and down-regulation of photosynthesis in *Quercus ilex* resprouts in response to slowly imposed drought. *Tree Physiology* 24(7): 813-822. DOI: 10.1093/treephys/24.7.813
- Peñuelas J, S Sabaté, I Filella, C Gracia. 2004. Efectos del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación. In Valladares F ed. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid, España. EGRAF S. A. p. 425-460.
- Root-Bernstein M, R Valenzuela, M Huerta, J Armesto, F Jaksic. 2017. *Acacia caven* nurses endemic sclerophyllous trees along a successional pathway from silvopastoral savanna to forest. *Ecosphere* 8(2): e01667.10.1002/ecs2.1667. DOI: 10.1002/ecs2.1667
- Tyree M, H Richter. 1981. Alternative methods of analysing water potential isotherm: some caution and clarifications. *Journal of Experimental Botany* 32(128): 643-653. DOI: 10.1093/jxb/32.3.643
- Vilagrosa A, J Cortina, E Rubio, R Trubat, E Chirino, E Gil-Pelegrin, VR Vallejo. 2005. El papel de la ecofisiología en la restauración forestal de ecosistemas mediterráneos. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 14(3): 446-461.

Lecciones ecológicas de la historia amazónica: impacto diferencial del uso del suelo en las estructuras y biomásas aéreas de bosques secundarios en Napo, Ecuador

Ecological Lessons from Amazonian History: differential impact of land-uses on the structures and aboveground biomass of secondary forests in Napo, Ecuador

**Edgardo I Garrido-Pérez^{a,b*}, Katia Laura Sidali^c, Jamil Rojas-Salvatierra^a,
David Tella-Ruíz^{a,d}, Ángel Cajas^e, María Sol Peña^e**

*Autor de correspondencia: ^aAsociació *Llapis i llavors* (Pencil and seeds), Calle Aragó 565, bajos, Barcelona, España, edgardoga2@hotmail.com

^bFree University of Bolzano, Faculty-Transgressing project Unlocking the Potential of Social Agriculture in South Tyrol, Brixen, Italia.

^cFree University of Bozen/Bolzano, School of Economics and Management, Piazzetta dell'Università, 1 39031 Brunico (BZ), Italia.

^dUniversitat de Barcelona, Facultat de Geografia i Historia, Departament d'Historia d'America i Àfrica, Carrer Montalegre 6-8, Barcelona, España.

^eUniversidad Regional Amazónica –IKIAM, Vía Muyuna, km.7, Tena, Napo, Ecuador.

SUMMARY

Amazonian forests mitigate climate change, are being deforested and recover their structures and functions throughout secondary succession. It is necessary to understand how different land-uses alter such a recovery and why landowners decide to clear-cut some areas while letting others to fallow. That was addressed by counting and measuring all trees of at least 10 cm diameter in four one-hectare plots whose land-use histories were exhaustively reconstructed using ethnographic-historical methods. Plots A (12-15 years old), B (22-25 years old) and C (35-37 years old) were pastures and oligocultures for feeding human populations growing during a period of vigorous oil-exploration; next, food demands changed and plots were abandoned. Plot D (35-40 years old) was used for self-consumption, shifting agriculture (more than 50 planted species), afterwards used and managed for extracting resources during secondary succession. Tree diameters in plots B and C were larger compared to those found in plots A and D –which were similar. The latter suggests that fallow management in plot D kept its forest structurally young, hence, the Amazon may include forests chronologically older than the age suggested by their structures. Similar results were found for total basal area and aboveground biomass, while the high density of individuals in plot D suggests a vigorous gap regeneration. In conclusion: different land-uses are confirmed to alter further succession, and the changes of food demand and food security affect farmer's decisions on letting forests to recover. Local development planners may take the later into account.

Key words: carbon dioxide, ethno-ecology, secondary succession, shifting agriculture.

RESUMEN

Los bosques amazónicos mitigan el cambio climático, sufren deforestación y regeneran su estructura y funciones por sucesión secundaria. Por ello es necesario estudiar cómo distintos usos del suelo alteran dicha recuperación, y por qué se los deforesta o deja regenerar. Para investigarlo, se inventariaron los árboles (dap \geq 10 cm), reconstruyendo las historias de uso de cuatro parcelas de una hectárea mediante métodos etnográfico-históricos. Las parcelas A (12-15 años), B (22-25 años) y C (35-37 años) fueron potreros y oligo-cultivos, para alimentar una creciente población asociada a exploraciones petroleras, luego abandonadas por cambios de demanda alimentaria. La parcela D (35-40 años) fue autárquicamente usada para agricultura itinerante (más de 50 especies), luego para extracción de recursos maderables y no maderables durante la sucesión. Los diámetros arbóreos en B y C fueron mayores que en A y D, siendo estas últimas semejantes entre sí. El predominio de árboles delgados en D y A, sugiere que el manejo durante la sucesión “rejuveneció” al bosque en D y que en la Amazonía puede haber bosques más viejos que lo indicado por los diámetros de sus árboles. Algo similar ocurrió para el área basal total y la biomasa aérea, aunque la alta densidad de individuos en D sugiere una vigorosa regeneración de los claros. En conclusión, los distintos usos del suelo alteran la sucesión, los cambios de la demanda y seguridad alimentarias afectan la decisión campesina de permitir que las selvas se regeneren, y la gestión territorial puede optimizarse tomando lo antedicho en consideración.

Palabras clave: agricultura itinerante, dióxido de carbono, etno-ecología, sucesión secundaria.

INTRODUCCIÓN

Dos aspectos conocidos de los bosques amazónicos son: su mitigación del cambio climático al capturar dióxido de carbono en la biomasa (Brienen *et al.* 2015), y su alta tasa de deforestación (e.g. un 29 % entre 2015 y 2016 con respecto al periodo anterior en Brasil) (INPE 2016). Pero también ocurren procesos de recuperación forestal mediante sucesión secundaria, aunque aún se sabe poco sobre cómo distintos usos del suelo alteran dicha sucesión (Chazdon y Guariguata 2016). Además de la mencionada mitigación del cambio climático, la regeneración de las selvas logra que el dosel y los ciclos biogeoquímicos sean más cerrados que en los espacios abiertos, contrarrestando la pérdida de nutrientes del suelo y rehabilitándolo para la agricultura (Guariguata y Ostertag 2001). Eso es aprovechado mediante distintas formas de agricultura itinerante, revisadas por Aweto (2013): se talan globos de terreno pequeños (≤ 1 ha), luego se troza y deja que los microorganismos descompongan lo talado; o se quema, cuando el clima lo permite, mineralizando nutrientes útiles para los cultivos de crecimiento rápido (Aweto 2013). Después, se siembran y permiten brotar decenas de especies comestibles, medicinales y maderables. Finalmente, se deja de labrar el terreno después de 2-3 cosechas para que el bosque se regenere. Conforme la regeneración avanza, se extraen selectivamente recursos maderables y no maderables para uso doméstico (Aweto 2013). En cambio, otros agricultores establecen grandes mono- y oligocultivos, ganaderías y otras actividades lucrativas, de modo que los bosques que rebrotan cambian según cómo se usó cada sitio. Así, cada cultivador protagoniza una historia de uso única, tomando decisiones que, luego de abandonar el lote, alteran la sucesión secundaria con respecto a lo que hicieron otros cultivadores (Chazdon 2003, Garrido-Pérez y Glasnović 2014). Tales decisiones obedecen a los contextos natural, socioeconómico y personal (Garrido-Pérez y Glasnović 2014). Según dichos autores, las decisiones de uso del suelo son influenciadas por factores como el clima, el suelo y la distancia a los cuerpos de agua, combinados con fuerzas conductoras socioeconómicas (e.g. presiones de mercado) y políticas (e.g. regulaciones de la tala). Otras fuerzas conductoras son las tecnológicas (e.g. carreteras, instrumentos de labranza), las tradiciones (modos de trabajar la tierra aprendidos de los antepasados), así como asuntos estocástico-individuales (e.g. abandonar un lote para ir a estudiar a la ciudad) (Garrido-Pérez y Glasnović 2014). Si ello es así, y si la regeneración de los bosques varía según el uso que cada propietario le da a su terreno, entonces deben existir asociaciones entre los contextos histórico y socioeconómico que determinan las decisiones de uso del suelo, por un lado, y las características que adquieren los ecosistemas forestales durante la sucesión secundaria, por el otro (ver también Chazdon 2003, Bürgi *et al.* 2016).

Lo que hacen los humanos sobre un lote se refleja con retardo en los ecosistemas (Chazdon 2003, Bürgi *et al.*

2016). Garrido-Pérez y Glasnović (2014) respaldan eso argumentando que los árboles son organismos sésiles y más longevos que los humanos por lo que sus individuos, poblaciones y comunidades tardan décadas en crecer y estructurarse después del impacto antrópico, reteniendo señales de impactos ocurridos en el pasado, tales como cicatrices de poda, tocones post-tala, y reclutamiento pulsado debido a remoción, alterándose la estructura del bosque resultante (Garrido-Pérez y Glasnović 2014). Ello explica que propiedades como la densidad (y biomasa aérea) que adquieren los bosques secundarios sean menores en los sitios donde el impacto durante el uso del suelo fue mayor (e.g. Pascarella *et al.* 2000). Con base en todo eso se propone la hipótesis de trabajo que las características de los bosques secundarios de hoy son el resultado de los distintos disturbios que en el pasado hicieron los humanos allí. Como corolario, la historia y el contexto socioeconómico en torno a los bosques deben permitir la identificación de prácticas de impacto severo, y la propuesta de prácticas que viabilicen la sucesión secundaria.

Este trabajo se realizó con los siguientes objetivos: (a) agregar conocimientos sobre cómo diferentes historias de uso del suelo explican la estructura y la biomasa aérea que, durante la sucesión secundaria, adquieren los bosques amazónicos. (b) Formular sugerencias sobre cómo conservar esos bosques, con base en las historias y contextos socioeconómicos que causaron su transformación.

Se responden las siguientes preguntas:

1. ¿Cuál es el contexto socioeconómico y cuáles fueron las historias del uso que se dio al suelo en lo que hoy son bosques secundarios cercanos, con condiciones abióticas similares?
2. ¿Cuáles son las diferencias en la estructura y biomasa aérea de los árboles del dosel (≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (dap) a 1,3 m sobre el suelo) entre esos bosques secundarios?
3. ¿Cómo explica la historia dichas diferencias; cuáles prácticas de impacto fueron más severas y cuáles otras viabilizaron mejor la recuperación de la estructura y biomasa aérea del bosque?
4. ¿Qué tendencias de recuperación de la densidad de individuos, el área basal y la biomasa aérea a través de la sucesión secundaria, asociadas a la historia de uso del suelo, bosqueja este estudio, en combinación con otras investigaciones en bosques amazónicos maduros (Pitman *et al.* 2001, Baker *et al.* 2004, Pallqui *et al.* 2014)?

MÉTODOS

Lugar del estudio. Este estudio se realizó en los alrededores de Atacapi, comunidad de indígenas Kichwa en Muyuna, Cantón Tena, Napo, Ecuador (aprox. 7 km de la ciudad de Tena; 0°57'11,76" S; 77°51'36,49" O), cercana a la Reserva Biológica Colonso-Chalupas (figura 1). Los

ríos Tena, Pashimbi y Colonso drenan el área. Es zona de bosque húmedo tropical de tierra firme; altitud ~650 m s.n.m. La temperatura media anual es de 22-24 °C; lluvias de ~4.100 mm año⁻¹, los suelos son inceptisoles bien drenados (MAGAP 2011).

Evaluación socioeconómica e histórica. Se obtuvieron y consultaron: una imagen de satélite Landsat 7 (ruta 9, fila 60, año 2012) y un mapa catastral de la zona estudiada

correspondiente al año 2012 (DHUA 2014). Se efectuaron reconocimientos sobre el terreno para identificar los diferentes bosques secundarios y zonas cultivadas y abiertas para interpretar los usos del suelo en la imagen satelital. Otras imágenes y catastros no pudieron obtenerse, por lo que se usaron métodos etnográficos (Garrido-Pérez y Glasnović 2014), especialmente entrevistas narrativas a 15 adultos (cuadro 1). No se accedió a datos del total de habitantes de Atacapi, pero dicho poblado es parte de

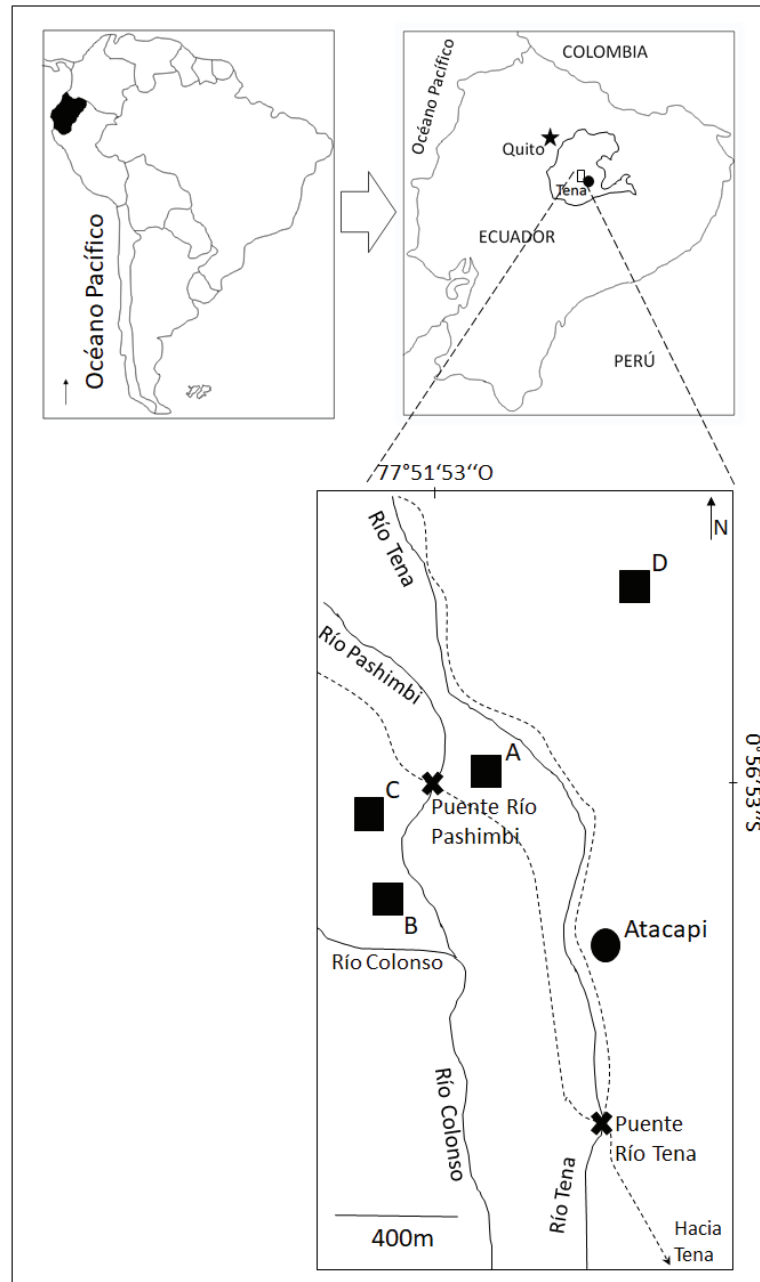


Figura 1. Ubicación de la zona de estudio y de las cuatro parcelas (A, B, C y D) de una hectárea en Atacapi (Napo, Ecuador). Las líneas punteadas en el recuadro inferior representan calles y caminos no pavimentados.

Study site and location of four one-hectare plots (A, B, C and D) in Atacapi, (Napo, Ecuador). Roads are represented as discontinuous lines inside the square on lower panel.

Cuadro 1. Características de las 15 personas clave entrevistadas para la reconstrucción de la historia de uso del suelo de bosques secundarios amazónicos en Atacapi (Napo, Ecuador). Las entrevistas se hicieron en castellano. M = masculino, F = femenino.

Characteristics of 15 key interviewees contacted for the reconstruction of the land-use histories of Amazonian, secondary forests in Atacapi (Napo, Ecuador). Interviews were made in Spanish. M = male, F = female.

	Oficio principal	Género	Etnia
1	Agricultor de <i>chakra-ushun-purun</i> ; propietario de la parcela D	M	Kichwa
2	Agricultor de <i>chakra-ushun-purun</i> ; propietario de la parcela D (hijo del primer entrevistado)	M	Kichwa
3	Comerciante y co-propietaria de las parcelas A y B junto a su padre cuando se realizaron los usos del suelo de este estudio	F	Mestiza
4	Agricultora de <i>chakra-ushun-purun</i>	F	Kichwa
5	Hijo de la agricultora de <i>chakra-ushun-purun</i> antedicha	M	Kichwa
6	Agricultora de <i>chakra-ushun-purun</i>	F	Mestiza
7	Agricultora de <i>chakra-ushun-purun</i>	F	Mestiza
8	Agricultora de <i>chakra-ushun-purun</i>	F	Mestiza
9	Agricultora de <i>chakra-ushun-purun</i>	F	Mestiza
10	Agricultor de <i>chakra-ushun-purun</i>	M	Kichwa
11	Agricultor de <i>chakra-ushun-purun</i>	M	Kichwa
12	Funcionario público en Tena	M	Mestiza
13	Maestro jubilado y operador de un agriturismo cerca Tena	M	Kichwa
14	Agricultor de <i>chakra-ushun-purun</i> ; chamán residente en otro poblado	M	Kichwa
15	Agricultor de <i>chakra-ushun-purun</i> , consultor científico residente en otro poblado	M	Kichwa

la Parroquia Muyuna que posee 1335 habitantes (GAD Municipal de Tena 2016). Eso, junto a observaciones en eventos públicos de la localidad, sugiere que en Atacapi deben habitar aproximadamente 300 personas, muchas de ellas emparentadas (se observó que tres apellidos son muy comunes). Ello indica que los 15 entrevistados representan aproximadamente un 5 % de la población total. Considerando que los niños componen un amplio conjunto de la población, es muy probable que los 15 entrevistados representen más de un 15 % de los habitantes en capacidad de suministrar información histórico-etnográfica. Es más, el uso del suelo, aunque protagonizado por las amas de casa, es una tarea altamente familiar y estas suelen tener cinco o más miembros. Esto apunta a que los informantes representan un conocimiento del uso del suelo de la región más representativo de lo que sugiere su número.

Casi todos los entrevistados habitan en torno a las parcelas; en un radio de 700 m con respecto al puente de Pashimbi (figura 1). Dos entrevistados son propietarios de la parcela D y un tercero fue propietario de las parcelas A y B; todos nacieron y crecieron en la zona. Cada persona fue entrevistada al menos tres veces, aunque a quienes fueron propietarios o trabajadores de alguna parcela se les entrevistó hasta seis veces. Dos informantes clave (propietarios de la parcela D que además habían crecido y trabajado en las fincas correspondientes a las parcelas A, B y C durante varias décadas) fueron contratados para ayudarnos en el

trabajo de campo, aprovechando lo cual se les entrevistaba dos-tres veces a la semana por aproximadamente seis meses, conversando seis horas al día. Las entrevistas se hicieron con base en los métodos etnogáficos (*e.g.*, Albuquerque *et al.* 2010). También se consultaron otros trabajos; sobre todo Vitery (2015).

Las entrevistas se efectuaron entre octubre de 2014 y mayo de 2016. A todos se les explicó que se trataba de una investigación sobre la flora y la historia del lugar indicándoles que no dijeran- ni permitieran que se les preguntase nada que ellos no quisieran responder. También se les dieron los correspondientes términos de consentimiento libre y autorizado. El total de entrevistadores fue de cuatro, pero para cada entrevista los entrevistadores presentes fueron dos. Todos los entrevistadores estaban entrenados y después reportaban a un solo diario escrito. La información se analizó para identificar los actores (que permanecen anónimos en este reporte), factores y fuerzas conductoras de cambio ambiental (Garrido-Pérez y Glasnović 2014), para articular los eventos y causas de disturbio y regeneración de los bosques en líneas de tiempo cuyas fechas se dedujeron de las biografías orales de los entrevistados.

Emplazamiento de las parcelas, mediciones de los árboles y procesamiento de los datos. La parcela A fue ubicada a ~200 m del río Tena y otros ~200 m del río Pashimbi. La parcela B está a ~100 m del río Pashimbi y ~200 m

del río Colonso. La parcela C se ubicó a ~200 m del río Pashimbi y la parcela D a ~600 m del río Tena. Las condiciones climáticas, así como comparaciones preliminares entre suelos (Garrido-Pérez *et al.* 2017) indican que estos factores no varían entre los parches estudiados. Cada parcela midió 1ha (50 m × 200 m) y fue trazada siguiendo el contorno de su terreno. Todas las plantas leñosas con $dap \geq 10$ cm fueron etiquetadas y medidas en cada parcela (método usado por la Red Amazónica de Inventarios Forestales –RAINFOR para bosques no intervenidos) (e.g., Baker *et al.* 2004, Pallqui *et al.* 2014). Los indicadores de estructura de las selvas fueron: densidad de individuos, área basal ($m^2 h^{-1}$) y área basal promedio ($m^2 \text{árbol}^{-1}$). Se hicieron histogramas con la distribución de diámetros arbóreos para detectar diferencias de estos entre parcelas (prueba de Kruskal-Wallis). Se calculó la biomasa aérea de los árboles usando la siguiente fórmula de Cuenca *et al.* (2014): $BT = -26,63 + 0,42 \text{dap}^2$. Se eligió dicha fórmula porque se basa en los diámetros arbóreos (no se midieron longitudes) y porque, de las dos fórmulas basadas en diámetros reportadas por los autores antedichos, es la que se basaba en un mayor número de especímenes ($n = 22$ árboles; coeficiente de determinación $R^2 = 0,86$). Luego de calcular la biomasa aérea de cada árbol, se transformaron los resultados a toneladas por hectárea. Finalmente, se compararon gráficamente los datos con los de los bosques amazónicos maduros de tierra firme reportados por Pitman *et al.* (2001), Baker *et al.* (2004), Pallqui *et al.* (2014) para ilustrar cambios en la sucesión secundaria asociados a la historia de uso del suelo.

RESULTADOS

Evaluación del contexto socioeconómico. Las actividades económicas de los moradores Kichwa en 2014-2016 incluyeron: (1) agricultura itinerante de roza-tumba-troza-quema. (2) Extracción de recursos forestales. (3) Trabajo eventual asalariado, -mayormente los hombres; sobre todo la albañilería en la ciudad de Tena. (4) Trabajo semi-permanente en comercios y restaurantes de Tena y la vecina Archidona. (5) Guía eventual a turistas y científicos. (6) Labores para una universidad fundada en octubre de 2014 y construida con materiales provisionales de fuera de la zona sobre un potrero abandonado y pantanoso rellenado con tierra. Los jardines domésticos de los Kichwa incluyen algunas gallinas, plantas medicinales y ornamentales. Ninguna familia tuvo cerdos (*Sus scrofa* L.) ni vacas (*Bos taurus* L.); solamente un hogar tuvo un caballo (*Equus ferus* L.). El principal medio de transporte para distancias ~5 km es la bicicleta. Para distancias mayores se usan motocicleta y -mayormente, autobuses provenientes desde Tena; no fueron vistos más de tres carros en las residencias. Todo esto implica un nivel de integración a la economía de mercado relativamente bajo y una escasa capacidad de movilizar productos hacia y desde los hogares, campos y bosques.

Una fuente independiente de este estudio (Vitery 2015) confirmó ante Naciones Unidas algo que explicaron varios informantes de esta investigación: la agricultura itinerante de los Kichwa es protagonizada por las mujeres, aunque con participación de los demás familiares. Vitery (2015) indicó que el proceso consta de las siguientes tres fases: (a) *Chakra*: se clarea un terreno por roza-tumba-troza y quema luego de decidir en familia qué terreno será. Se hacen viveros con semillas de especies medicinales, frutales y maderables recolectadas de los alrededores. Se plantan especies de ciclo corto; especialmente yuca (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). (b) *Ushun*: cumplida la primera cosecha de yuca (novenos meses) se siembran los plantones del semillero, haciéndolos co-existir con las especies de ciclo corto. (c) *Purun*: a partir del sexto año, el lote consta de un barbecho natural que co-existe con los árboles plantados. El manejo sigue conforme avanza la sucesión. Allí los hombres les transmiten a sus hijos de manera demostrativa sus conocimientos sobre las plantas (Vitery 2015).

Un lote trabajado así puede llegar a tener 62 especies manejadas, de las cuales 44 son árboles (Vitery 2015). Son cifras similares a las suministradas por dos de los informantes y la observación de fincas de este estudio (> 55 especies en media hectárea). Las especies más comúnmente observadas, sobre todo en el período de *chakra*, fueron: yuca (*M. esculenta*; cultivo principal), maíz (*Zea mays* L., Poaceae), frijoles (*Phaseolus* spp., Fabaceae), bananos y plátanos (*Musa* spp., Musaceae). El período de *ushun* incluye -además de yuca, cítricos (*Citrus* spp., Rutaceae), chonta o pixvae (*Bactris gasipaes* Kunth, Arecaceae), morete (*Mauritia flexuosa* L.f., Arecaceae), coco (*Cocos nucifera* L., Arecaceae) y otras palmas, cacao blanco (*Theobroma bicolor* Humb. Et Bonpl., Sterculiaceae), guabas (*Inga* spp., Fabaceae) y aguacate (*Persea americana* Mill., Lauraceae). También estimulantes ricos en antioxidantes como: guayusa (*Ilex guayusa* Loes., Aquifoliaceae), cacao (*Theobroma cacao* L., Sterculiaceae) y café robusta (*Coffea canephora* Pierre ex A. Froehner, Rubiaceae); así como condimentos como el ají (*Capsicum* spp., Solanaceae). Durante el *purun*, muchas de las especies plantadas durante el *ushun* coexisten con las especies silvestres que brotan durante la sucesión.

Por su parte, la minoría de pobladores criollos y mestizos: (1) (semi)-monocultiva comercialmente especies como *T. cacao*, *Citrus* spp., *C. canephora* L., e *I. guayusa*. (2) Cría cerdos, caballos (arrieros y “finos”), y vacas. (3) Posee o gerencia restaurantes y hosterías para turistas y estudiantes. (4) Hay una finca con >250ha de espacios abiertos, entre los cuales se incluyen estanques para la cría de peces (tilapias, *Oreochromis* sp.). (5) Otros tienen casas en la zona y la frecuentan, pero alternan eso con sus vidas en Tena y otras ciudades, por lo que su arribo, asociado al asfaltado de una carretera en ~2011, está urbanizando el área. Varios usan automóviles sedán, carros de doble tracción y “pick-ups” con capacidad de carga de ~2 Mg; no

hubo camiones. Estos datos sugieren que, en comparación con los kichwa, están más integrados al mercado, aunque sus ventas y producción siguen siendo bajas.

La universidad es estatal y ocupa una finca de aproximadamente 260 ha. Fue fundada en octubre de 2014 y tiene ~500 estudiantes más ~100 docentes y empleados. La rodean 25 fincas que cubren 741,9 ha; un 98 % de esa superficie lo usan los indígenas (DHUA 2014). El Estado también está presente mediante del Ministerio del Ambiente del Ecuador (MAE). Este administra la Reserva de la Flora y Fauna Colonso-Chalupas, cuya entrada está a menos de 3,5 km al oeste del puente sobre el río Pashimbi. La cacería, la tala y la extracción de recursos de la reserva están prohibidas. La extracción y venta de madera, incluso de cada finca, están estrictamente reglamentadas, aunque las leyes cambian en períodos tan cortos como cinco años. Empero, los diámetros mínimos de corta generalmente son de 50 cm. Otras influencias externas provienen del mercado de *I. guayusa* para consumo por los restaurantes y habitantes de Tena (ciudad de 60.880 habitantes) (GAD Municipal de Tena 2016). Una empresa extranjera exporta hojas de dicha planta. No hay explotaciones petroleras ni aserraderos en el lugar estudiado, pero en zonas aledañas hay 10 aserraderos pequeños y poco tecnificados que convierten rollos de *Piptocoma discolor* Kunth (Asteraceae) en cajas para legumbres (Erazo *et al.* 2014).

Vegetación circundante. La parcela A estuvo en un parche de bosque secundario menor que 2 ha rodeado de: (a) pasturas abandonadas aproximadamente en 2013. (b) Cítricos (~0,5 ha). (c) Dos casas, una de ellas incompleta. (d) La carretera. La parcela B estuvo rodeada de un bosque secundario con al menos dos zonas: una “joven” donde se colocó la parcela B y otra más madura, donde fue emplazada la parcela C (ver edades sucesionales en los resultados). A partir de ~850m al oeste de parcela B el bosque secundario da lugar a otro más viejo, aunque con dosel irregular. Esto sugiere una vigorosa formación de claros por caída (y/o derribo) de árboles. No fueron vistos indicios de tala; sí de árboles tumbados por el viento. También, el lado del río Pashimbi opuesto a donde está la parcela B (figura 1) lo ocupa el espacio abierto de lo que, hasta 2013, era potrero. La parcela C estuvo rodeada por el mismo bosque que la parcela B, aunque en una zona donde aquel es más viejo, sobre una meseta a ~4m por encima de la parcela B. La meseta forma un risco a cuyo fondo está el río Pashimbi (~8 m hacia abajo). Las parcelas B y C tienen en su interior pendientes suaves que llevan a un arroyo.

La parcela D se ubicó a ~550 m del río Tena (figura 1), en terrenos de una familia Kichwa, sobre una meseta a aprox. 10m de altura con respecto al río Tena. La parcela incluye un arroyo grande, aunque este se ubica luego de un risco de 90° con respecto a la horizontal. El bosque donde se estableció la parcela D, además de la finca de los dueños, abarca terrenos de otras fincas de indígenas Kichwa. Ello rodeó a la parcela D y su rodal de plantíos Kichwa, vi-

viendas con traspatios, y bosques secundarios de distintas edades. Nada de eso circundaba a las otras tres parcelas.

Evaluación de historias de uso del suelo. Todas las edades sucesionales que se indican a continuación son con respecto al año 2015 (figura 2). El bosque de la parcela A tiene una edad de 12-15 años, en regeneración desde ~2003. Durante su crecimiento, el 50 % del área del bosque fue dehesado y desmalezado. Fueron vistos tocones de brinzales que indican que dicha práctica continúa. Una red de caminos sugiere que también fue y sigue siendo transitada intensamente a pie. Después de 1980, el terreno fue fumigado una vez con herbicidas no identificados. Entre 1980 y 2003, una zona equivalente a la mitad de la parcela A era parte de un potrero (número de reses desconocido), pero menor al que pastaba allí durante los años 1970 (figura 2). Entre 1980-2003, la otra mitad de la parcela estaba separada del ganado: tenía un oligocultivo de plantas perennes de los que fueron vistos algunos árboles de *C. canephora* y cítricos. Entre los años 1980 y 2003 la matriz circundante incluía un espacio semi-abierto con canelos (*Nectandra* y *Ocotea* spp, Lauraceae) y guayacanes (*Tabebuia guayacana* Hemsl., Bignoniaceae), además del potrero.

El bosque de la parcela B tiene 22-25 años (en regeneración desde ~1991, figura 2). Perduran fuera de la parcela corredores de aprox. seis metros de ancho por donde pasaban vehículos. Se hallaron restos de una cerca: alambres de púas y estacas de madera curada y cortada en tablas. La trayectoria de las estacas atravesaba diagonalmente la parcela, separando una sección de ~40 % del área de otra de ~60 % de la hectárea. Aquel 40 % parece haber estado dedicado mayormente a la ganadería y ofrecía al ganado la oportunidad de beber de un arroyo que hay en la parcela, y tal vez de las inmediaciones del río Pashimbi.

En una meseta de la parcela B se hallaron: un alero de zinc, fragmentos de parales, de madera curada y labrada para paredes, una pequeña acera de aprox. 2,5 m x 0,5 m, fragmentos de un piso de cemento, y restos de un rollo de alambre de púas. Eso correspondió a una vivienda de 28 m² según mediciones de campo, aunque estas se basaron en las posiciones del fragmento del piso y los pedazos de los parales. Los informantes indicaron que la habitó una persona solitaria, no indígena, quien falleció y, luego, el terreno quedó abandonado. Los materiales señalados sugieren que el habitante podía adquirir insumos de afuera. Se criaba ganado menor como guatusas (*Dasyprocta* spp.) y cerdos. El uso de leña para cocinar puede considerarse como poco intenso debido al bajo número de habitantes. De acuerdo con los informantes, y con observaciones en otras fincas de mestizos, en torno a la casa había algunos cultivos perennes como: plátanos (*Musa* spp.), yuca (*M. esculenta*), guabas (*Inga* spp). De estas últimas quedaron algunos individuos como legado. En el espacio mayor de la parcela (~60 % de la hectárea) se cultivaron naranjas (*Citrus sinensis* Pers.), toronjas (*Citrus x paradisi* Macfad.) y limones (*Citrus limon* L.; todos Rutaceae). Esto de acuerdo

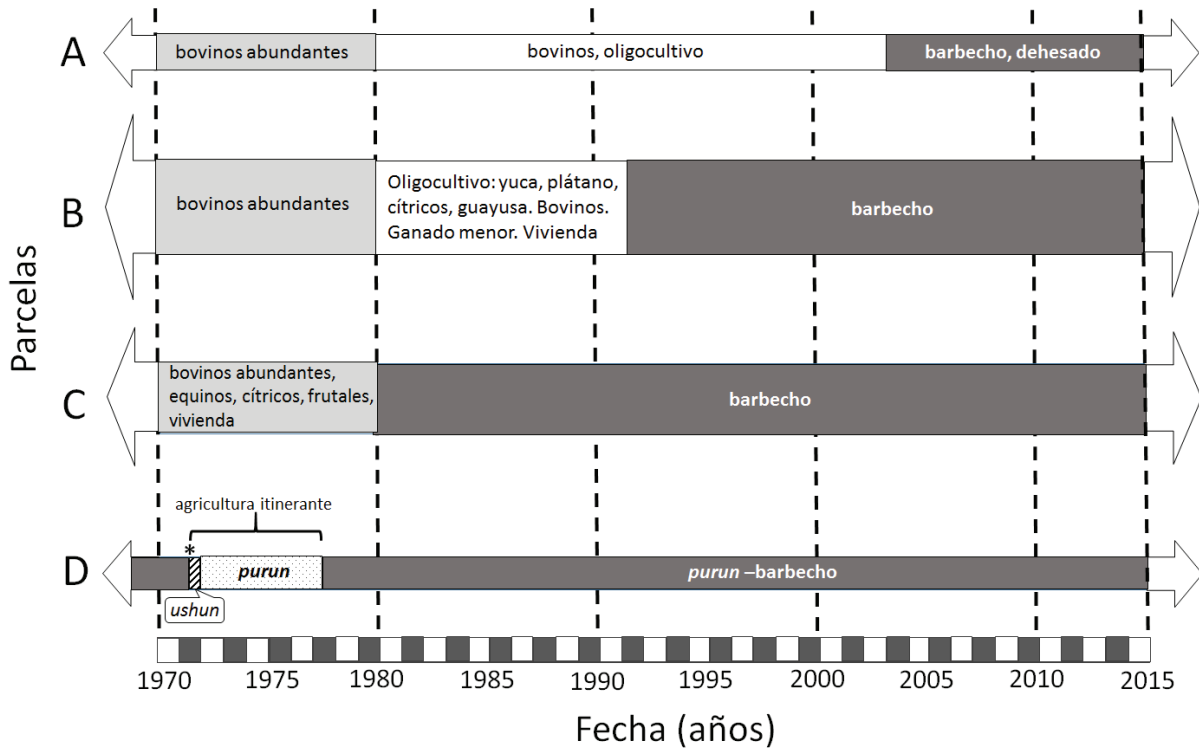


Figura 2. Historias de uso del suelo de cuatro parcelas de una hectárea en bosques secundarios amazónicos de tierra firme en Atacapi, Napo, Ecuador. El asterisco indica el momento en que el lote que ocupa la parcela D se clareó para la siembra.

Land-use histories of four one-hectare plots in secondary, Terra Firme Amazonian forests in Atacapi, Napo, Ecuador. The asterisk (*) shows the moment where the stand currently occupied by plot D was clear-cut before planting.

con los informantes, y con algunos de esos árboles que aún quedaron. La producción de cítricos requirió de desmalezado periódico, lo cual implicó el frecuente caminado de personas con machete. Todo esto sucedió entre aprox. 1980 y 1991 (figura 2). Previo a eso (década de 1970s), el lote estaba englobado en la misma matriz de ganadería abundante en que estaba la parcela A.

El bosque en la parcela C tiene ~35-37 años (en regeneración desde ~1980, figura 2). Entre 1970-1980 el lote tuvo una edificación de madera con patio, una caballeriza (aproximadamente ocho caballos; ahora ocupada por abundantes *Selaginella* sp.), parte de un potrero (~300 reses), y árboles frutales. No hubieron rastros de la infraestructura ni de cercas o pilotes; solo una fosa (presunta letrina) ahora tapada con tierra y plantas. Entre la parcela y el río hay un camino (todavía usado pese al cierre del dosel), por donde propietarios, arrieros, empleados y visitantes solían entrar y salir tanto a pie como a caballo. Hacia el extremo opuesto a la edificación, la parcela tuvo cítricos y otros árboles frutales. Este período de uso (1970-1980) coincide con el de ganadería abundante en las parcelas A y B.

El bosque de la parcela D tiene 35-40 años (en regeneración desde aprox. 1977) pero con un manejo de *purun* entre 1972-1977 y lustros posteriores (figura 2). Aunque la familia tuvo ~30 reses, el lote que ocupa la parcela fue usa-

do solo para agricultura itinerante por la matriarca. Consecuentemente, tuvo un periodo de *ushun* (aprox. 1972) después del clareo (*chakra*, figura 2). El número de especies e individuos plantados se desconoce. Algunas especies cultivadas fueron: *M. esculenta*, *Z. mays*, *Musa spp.*, *B. gasipaes*, *T. bicolor*, *T. cacao*, guabas “pakai” (*Inga edulis* Mart., Fabaceae), *P. americana*, algunos cítricos y maderables. Por tratarse de un sistema agroforestal multiestratificado, el desmalezado no fue homogéneo ni regular o intenso. Por ejemplo, durante el *ushun* el desmalezado era menos intenso y frecuente que en los oligocultivos. La poda prácticamente no se practicaba. Conforme la selva se regeneraba (periodo *purun*), las especies plantadas inicialmente co-existían con las plantas perennes. Pero al caminar a veces se cortaban brinzales con el machete, por ejemplo, en torno a los de especies eventualmente útiles como madera. Esta se extrajo esporádica y selectivamente según necesidades como el reemplazo de vigas o parales en la casa, la cual estaba fuera del lote donde se estudiaron los árboles. Tales manejos persistieron durante la sucesión secundaria (~1977-presente).

Estructuras y biomasa aérea. Las cuatro parcelas juntas tuvieron 1.559 árboles. Parcelas A = 323, B = 332, C = 489 y D = 415 individuos. Los diámetros de los árboles varia-

ron mucho entre parcelas (errores estándar, cuadro 2) mayormente por los árboles grandes en algunas parcelas. Ello sugiere que –al clarear, los usuarios del suelo dejaron árboles remanentes que dieron sombra. Los diámetros de los árboles en las parcelas B (mediana = 16,7 cm; n = 332) y C (mediana = 17,1; n = 489) fueron similares, pero menores a los de las parcelas A (mediana = 19,9 cm; n = 323) y D (mediana = 19,4 cm; n = 415) cuyos valores fueron semejantes entre sí (Kruskal-Wallis, $P < 0,001$; ver medias en el cuadro 2); pese a que el rodal en D era mucho más viejo que en A (cuadro 2). Puesto que la prueba de KW también compara distribuciones, en la variación de los diámetros en las parcelas A y D también predominaron los árboles delgados en comparación con las otras dos parcelas. Ello sugiere que el manejo durante la sucesión secundaria; es decir, durante el periodo de *purun*, “rejuveneció” al bosque en la parcela D (bosque de 35-40 años), haciendo que sus

clases diamétricas se asemejaran a un barbecho de tan solo 12-15 años (parcela A) y no a las de su bosque contemporáneo (parcela C; figura3). En los histogramas, fueron comparativamente profundos: el segundo valle en el de la figura 3B-D, y el tercer valle en la figura 3C. Ello, sugiere que, durante la sucesión secundaria, pudo haber derribo de árboles por el viento y tala selectiva en más de una parcela.

El área basal promedio varió poco entre parcelas (cuadro 2) lo cual sugiere que hubo un efecto pobre de los árboles más grandes en la estructura del bosque en unas parcelas con respecto a las otras, y que la sucesión secundaria homogenizó con rapidez al área basal promedio a pesar de las distintas historias de uso del suelo. En contraste, las variaciones de las áreas basales totales entre parcelas se tradujeron en cambios amplios de la biomasa aérea (última columna del cuadro 2) en el siguiente orden: $C > B > D > A$. Dicho orden no es plenamente consistente con el de las

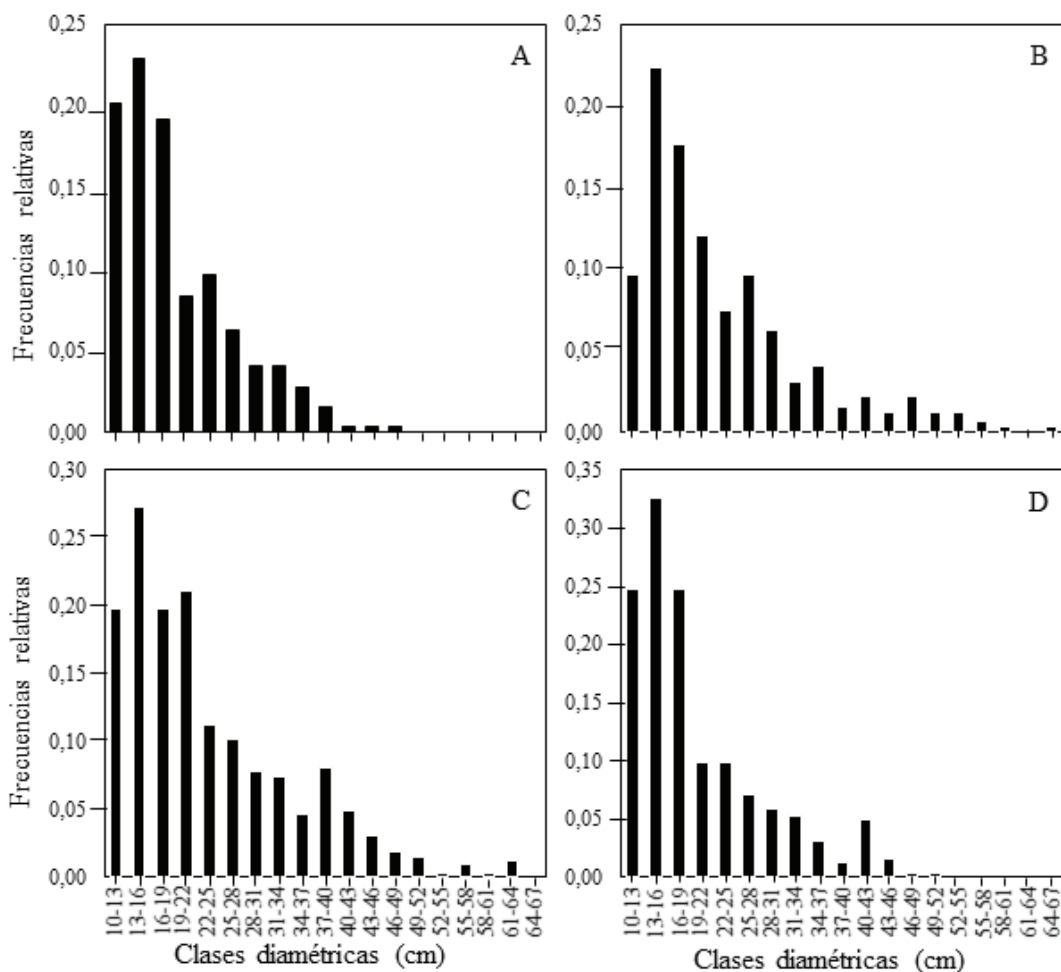


Figura 3. Distribuciones de frecuencias de las clases diamétricas (cm) de los árboles de diámetro a la altura del pecho (1,3 m sobre el suelo) ≥ 10 cm en cuatro parcelas (A, B, C y D) de 1 ha en bosques secundarios en la amazonia ecuatoriana. Prueba de Kruskal-Wallis, $P < 0,001$.

Frequency distribution of diameter classes of trees ≥ 10 cm diameter at breast height (1.3 m above ground) for four one-hectare plots (A, B, C and D) in secondary forests of the Ecuadorian Amazon. Kruskal-Wallis, $P < 0.001$.

Cuadro 2. Estructuras y biomásas aéreas de las comunidades de árboles ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (1,3 m sobre el suelo) en cuatro parcelas de 1 ha de bosques secundarios con historias de uso del suelo diferentes en la amazonia ecuatoriana. ABt = área basal total, ABp = área basal promedio, BT = biomasa aérea total calculada para cada árbol usando la fórmula de Cuenca *et al.* (2014) $BT = -26,63 + 0,42 \text{ dap}^2$. Ver las historias de uso en la figura 2.

Structures and aboveground biomass for communities of trees ≥ 10 cm diameter at breast height (1.3 m above ground) for four one-hectare plots with different land-use histories in the Ecuadorian Amazon. ABt = total basal area, ABp = mean basal area, BT = above ground biomass calculated using the formula $BT = -26.63 + 0.42 \text{ dap}^2$ (by Cuenca *et al.* 2014). See land-use histories in figure 2.

Parcela (edad en años)	Densidad (individuos ha ⁻¹)	dap (cm) (±EE)	dap del árbol más grande (cm)	ABt. (m ² ha ⁻¹)	ABp. (m ² árbol ⁻¹)	BT (Mg ha ⁻¹)
A (12-15)	323	19,47 (0,61)	163,06	12,60	0,04	58,79
B (22-25)	332	22,89 (3,53)	66,88	16,20	0,05	79,97
C (35-37)	489	23,50 (3,30)	62,90	25,89	0,05	125,47
D (35-40)	415	19,41 (0,39)	50,96	14,17	0,03	64,78

edades de los rodales ($D \approx C > B > A$; cuadro 2). Esto sugiere que las edades sucesionales no bastaron para explicar los cambios en la captura de CO₂ atmosférico: el bosque de la parcela D, cuyo historial es de *purun* y barbecho manejado y rodeado de una compleja matriz de *chakras*, *puruns* y bosques secundarios manejados, capturó menos CO₂ que su contemporáneo de la parcela C, la cual fue una edificación-potrero-oligocultivo, hoy rodeada de bosques secundarios menos manejados.

Comparaciones con otros estudios. La densidad de individuos tendió a aumentar según la edad de los rodales a pesar del bajo número de parcelas estudiadas; lo cual se nota incluso si el observador excluye la parcela D al mirar la figura 4A. Ello sugiere que la acumulación de individuos durante la sucesión secundaria progresó en las parcelas independientemente de sus historias de uso del suelo. En contraste, observando la figura 4b se nota que la acumulación del área basal sí varió en asocio a la historia de uso del suelo. Cuando se excluye de la observación a la parcela D al mirar la figura 4B, los resultados sugieren que los rodales alcanzaron un área basal comparable a la de los bosques maduros después de los 35-37 años. En cambio, al incluir al punto correspondiente a la parcela D en la observación, se infiere que la recuperación del área basal durante la sucesión se retardó debido al uso del suelo por *chakra-ushun-purun* y barbecho manejado. También la biomasa aérea tendió a recuperarse con la edad sucesional siguiendo un patrón mucho más predecible cuando se excluye de la observación de la figura 4C a la parcela D, que cuando se la incluye.

DISCUSIÓN

Al igual que otros trabajos (*e.g.*, Pascarella *et al.* 2000), esta investigación ha usado las ciencias sociales como auxiliares para interpretar los resultados de las mediciones de los árboles, explicando por qué algunos bosques secunda-

rios siguen rutas sucesionales distintas a las de otros (ver también Bürgi *et al.* 2016). Así, para los bosques secundarios estudiados, la tala y el retiro selectivos de árboles durante la sucesión, y su concomitante formación de claros, explican por qué un bosque cercano a los 40 años posee un área basal y una biomasa aérea semejantes a las de otro bosque de apenas ~12 años, pero con una densidad mayor a la de este último. Contrástese eso con las siguientes explicaciones menos plausibles o parsimoniosas. (a): Es conocido que los cambios espaciales del clima y el suelo alteran las características de los bosques (*e.g.*, Esquivel-Muelbert *et al.* 2017), pero el clima fue semejante entre las parcelas estudiadas, y las observaciones preliminares del suelo indican que este también lo fue (Garrido-Pérez *et al.* 2017). (b) Procesos densodependientes, como la supresión del crecimiento de un alto número de individuos mediante la competencia por otros en el pasado, son más difíciles de someter a prueba (Connell 1990). Eso en comparación con la historia de uso del suelo.

Las historias de uso del suelo también ayudan a aclarar contradicciones entre estudios de estructura y funciones forestales. En Puerto Rico y República Dominicana se descubrió que la densidad y el área basal son menores en los ex-potreros que en los ex-sistemas agroforestales (Pascarella *et al.* 2000). Esto pareciera inconsistente con los resultados reportados para la parcela D. Pero, a la luz de la historia, es plausible que lo antedicho se deba a que la parcela D no fue abandonada, sino que continuó usándose recurrentemente para extracción y tala selectiva durante la sucesión. Según otro estudio (Garrido-Pérez *et al.* 2017) la misma parcela tuvo mayor diversidad de especies que las otras; algo consistente con la tradición indígena de mantener bosques con una amplia variedad de especies para usarlas (Vitery 2015).

Comparando con los estudios de RAINFOR, los resultados de esta investigación: (a) confirman que las velocidades de recuperación de las características de los bosques

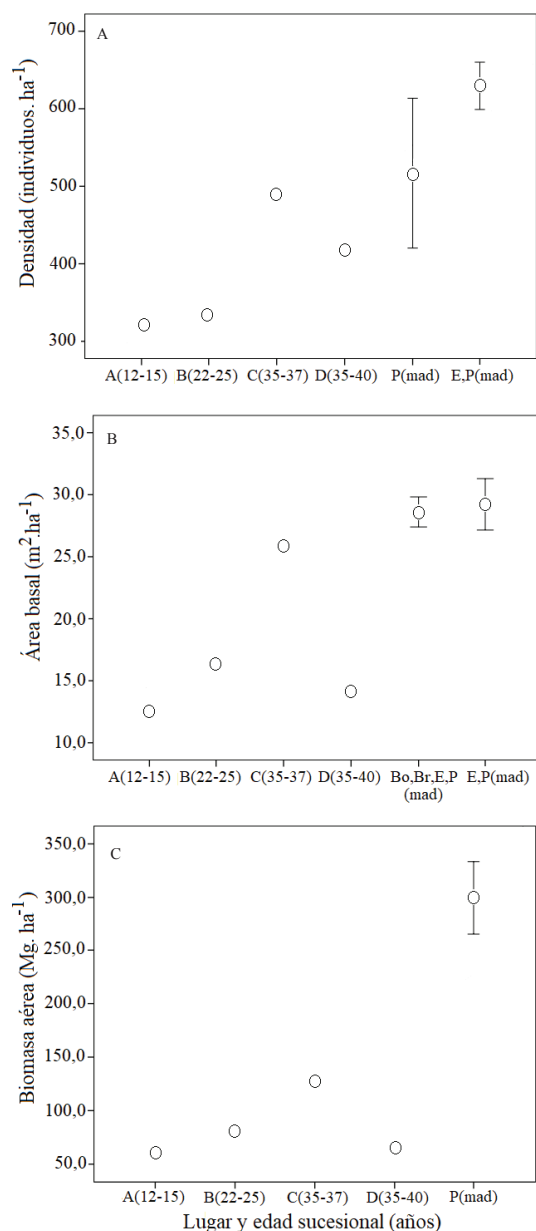


Figura 4. Aumento de la densidad (A), área basal (B) y biomasa aérea (C) de los árboles ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (1,3 m sobre el suelo) en parcelas de 1 ha, según la edad de bosques amazónicos de tierra firme. A, B, C y D son bosques secundarios (este estudio); “mad” significa “bosques maduros”. P(mad) = datos de Tambopata-Madre de Dios, Perú (Pallqui *et al.* 2014; n = 9 parcelas). E,P(mad) = datos de Yasuní y Manu (Ecuador y Perú respectivamente) (Pitman *et al.* 2001; n = 26 parcelas). Bo, Br, E, P(mad) = datos de Bolivia, Ecuador y Perú (Baker *et al.* 2004; n = 44 parcelas).

Increase of tree-density (A), basal area (B), and aboveground biomass (C) for all trees ≥ 10 cm diameter at breast height (1.3 m above ground) for one-hectare plots according to forest age for Amazonian Terra Firme forests. A, B, C and D are secondary forests (this study); “mad” means “mature forest”. P(mad) = data from Tambopata-Madre de Dios, Peru (Pallqui *et al.* 2014; n = 9 plots). E,P(mad) = data from Yasuní and Manu (Ecuador and Peru, respectively) (Pitman *et al.* 2001; n = 26 plots). Bo,Br,E,P(mad) = data from Bolivia, Ecuador and Peru (Baker *et al.* 2004; n = 44 plots).

son alteradas por los disturbios durante el uso (Chazdon y Guariguata 2016). (b) Sugieren que la extracción durante la sucesión retarda la recuperación del área basal y la biomasa (compárese con Pitman *et al.* 2001, Baker *et al.* 2004 y Pallqui *et al.* 2014). Pero (c): la densidad puede recuperarse con cierta rapidez gracias a la colonización desde la matriz circundante y la formación de claros (comparando con Pitman *et al.* 2001 y Baker *et al.* 2004). Todo eso puede ayudar a explicar por qué hay ecosistemas forestales tropicales cuyo recobro tarda 50-80 años (Martin *et al.* 2014), en lugar de aprox. 25 años (Guariguata y Ostertag 2001): los disturbios recurrentes por el uso probablemente retardaron la acumulación de área basal y biomasa detectados por Martin *et al.* (2014).

Para decidir cómo manejar los territorios, conviene determinar qué fuerzas conductoras (*sensu* Garrido-Pérez y Glasnović 2014) promueven- o revierten la deforestación. A la luz de la historia ecuatoriana reciente, la reconstrucción histórica aquí efectuada indica que el que tres de las cuatro parcelas amazónicas estudiadas hayan sido ocupadas por ganaderías y oligo-cultivos durante la década de los 1970s, se explica por el aumento en el consumo de alimentos que generaron las exploraciones y explotaciones petroleras en la región a partir de ~1967 (Rivadeneira 2004). Dicho autor indica que hacia 1980 la explotación se mantuvo, pero las exploraciones bajaron –reduciéndose el número de consumidores con respecto al periodo previo. Se infiere que no todos los usuarios del suelo reaccionaron igual: los de las parcelas A y B redujeron sus hatos y fortalecieron la diversificación; los de la parcela C no la trabajaron más; los de la parcela D continuaron con su práctica, autárquica y agro-bio-diversa, de *chakra-ushun-purun*. También se infiere que, en su calidad de fuerza conductora, el Estado influyó menos que el mercado alimentario en los cambios ambientales: las limitaciones a la tala de parte del MAE contribuyeron más a mantener los bosques que a clarearlos. El propio Estado ha padecido irregularidades: Ecuador ha tenido casi dos Presidentes por cuatrienio entre 1970 y 2010. Así que, con base en las evidencias acopiadas, se interpreta que las fuerzas conductoras que coadyuvaban al cese del uso de las parcelas B y C en 1991 y 1980, respectivamente, fueron: el fallecimiento de los usuarios del suelo y el cambio de actividad económica de sus descendientes ante una menor demanda alimentaria.

El caso aquí estudiado ilustra cómo el aumento de la demanda alimentaria en zonas de frontera agrícola acicatea allí los (cuasi) monocultivos y la ganadería. Cuando se reduce aquella demanda, el uso del suelo cambia: se abandonan algunos lotes, y los bosques que rebrotan allí siguen rutas sucesionales distintas a las que resultan de la agricultura itinerante (Chazdon 2003). Ello porque los agricultores itinerantes amazónicos perciben al bosque como una fuente de valores de uso complementaria a los cultivos, por lo cual los barbechos siguen siendo manejados y utilizados para extraer alimentos, materiales de reparación casera, medicinas y otros valores de uso (Vitery 2015).

La evaluación aquí publicada sugiere que la demanda de alimentos y viviendas en la zona estudiada puede aumentar futuramente debido a dos fuerzas conductoras que aparecieron en 2014. (1) La universidad fundada en dicho año, la cual atrae estudiantes y personal de otras provincias en número creciente. Ello puede fomentar la urbanización y los (cuasi)monocultivos; si no en Atacapi, al menos en la periferia –recuérdese que, pese a estar a cientos de kilómetros de Atacapi, las exploraciones petroleras provocaron cambios allí. (2) La empresa exportadora de *I. guayusa* puede generar interés en los (cuasi) monocultivos de dicha especie (Sidali *et al.* 2016). En este contexto, para ayudar a conciliar la producción alimentaria con la conservación se recomienda:

- Imitar la manera como la agricultura itinerante palió el disturbio por clareo: rodear los potreros de matrices boscosas. Incluir en la forma de cada lote abierto un corredor por donde transiten los insumos y productos, mientras el resto del perímetro esté circundado por los bosques secundarios ya existentes. Eso acelerará la recuperación de los bosques durante los barbechos.
- Aprovechar las estadísticas (*e.g.*, número anual de universitarios, turistas y moradores) para proyectar la dinámica de la demanda alimentaria; ajustando con anticipo el número, las hectáreas, y la cantidad de animales y plantas lucrativas. Ajustar también los tiempos de barbecho por finca para rotar el uso de los terrenos, considerando que hay usos que retardan más que otros la recuperación de los ecosistemas (*e.g.*, Pascarella *et al.* 2000; este estudio).
- Agregar valor a la agricultura itinerante. Por ejemplo, usándola para turismo responsable –como dijeron muchos de los indígenas entrevistados, y protegiendo a *I. guayusa* con etiqueta de indicación geográfica, en lugar de favorecer a una sola empresa (Sidali *et al.* 2016). La indicación geográfica otorga mejores precios a cambio de que la naturaleza y las culturas de todo el territorio permanezcan (Sidali *et al.* 2016).

CONCLUSIONES

En los estudios ecológicos, la historia de uso del suelo no debería restringirse a nombrar para qué se utilizó un lote: es necesario caracterizar qué manipulaciones fueron realizadas y por qué, para inferir mejor cómo eso determina las propiedades que, durante la sucesión secundaria, adquiere un ecosistema. Las historias de uso del suelo aquí documentadas indican que la producción alimentaria y la conservación ambiental en la Amazonía no necesitan estar contrapuestas, porque la cultura de muchas personas incluye comportamientos capaces de permitir que los ecosistemas se regeneren. Para conservar mejor los bosques y la seguridad alimentaria, los científicos, administradores y gobernantes deben aprender de la historia y costumbres de cada sociedad; abrir la mente a las facetas conservacionis-

tas de cada cultura, y establecer contextos socioeconómicos que estimulen la conservación de los bosques.

REFERENCIAS

- Albuquerque UP, RFP Lucena, EMFL Neto. 2010. Seleção dos participantes da pesquisa. In Albuquerque UP, RFP de Lucena, LVFC da Cunha eds. Métodos e técnicas na pesquisa etnobiológica e etnoecológica. Recife, Brasil. Nupeea. p. 21-38.
- Aweto AO. 2013. Shifting cultivation and secondary succession in the tropics. Oxfordshire, Reino Unido. CABI. 196 p.
- Baker TR, OL Phillips, Y Malhi, S Almeida, L Arroyo, A Di Fiore, T Erwin, TJ Killeen, SG Laurance, WF Laurance, SL Lewis, J Lloyd, A Monteagudo, DA Neill, S Patiño, NCA Pittman, JNM Silva, RV Martínez. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10(5):545-562. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2004.00751.x.
- Brienen RJW, OL Phillips, TR Feldpausch, y otros 99 autores. 2015. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* 519:344-348. DOI: 10.1038/nature14283.
- Bürgi M, L Östlund, DJ Mladenoff. 2016. Legacy effects of human land-use: ecosystems as time-lagged systems. *Ecosystems* 20(1):94-103. DOI 10.1007/s10021-016-0051-6.
- Chazdon RL. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6(1-2):51-71. DOI: 10.1078/1433-8319-00042.
- Chazdon RL, MR Guariguata. 2016. Natural regeneration as a tool for large scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica* 48(6):716-730. DOI: 10.1111/btp.12381.
- Connell JH. 1990. “Apparent” versus “real” competition in plants. In Grace JB, D Tillman eds. *Perspectives in plant competition*. San Diego, Estados Unidos de Norteamérica. Academic Press. p 9-26.
- Cuenca ME, O Jadán, K Cueva, C Aguirre. 2014. Carbono y ecuaciones alométricas para grupos de especies y bosques de tierras bajas, Amazonía Ecuatoriana. *Cedemaz* 4(1):21-31.
- DHUA (Del Hierro, Urbanismo y Arquitectura, EC). 2014. Propuesta final de diseño, integración y afectación urbana del proyecto Ikiam con su entorno inmediato: integración a los asentamientos, sistema vial y movilidad, paisajístico y esquemas generales para la dotación de servicios básicos y Conectividad (Producto 1-Lámina A1-01). 1p.
- Erazo G, JC Izurieta, P Cronkleton, A Larson, L Putzel. 2014. El uso del pigüe (*Piptocoma discolor*) por los pequeños productores de Napo, Ecuador: manejo sostenible de una especie pionera para los medios de vida locales. *CIFOR Brief* 26:1-6. DOI: 10.17528/cifor/004424.
- Esquivel-Muelbert A, TR Baker, Dexter KG, y otros 79 autores. 2017. Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography* 40(5):618-629. DOI: 10.1111/ecog.01904.
- GAD (Gobierno Autónomo Descentralizado Municipal de Tena, EC). 2016. Datos estadísticos. Consultado 10 ago. 2017. Disponible en <http://www.tena.gob.ec/index.php/tena/datos-estadisticos>.
- Garrido-Pérez EI, P Glasnović. 2014. The search of human-dri-

- ven patterns of global plant diversity: why and how? *Brenesia* 81-82:96-107.
- Garrido-Pérez EI, D Tella-Ruiz, J Rojas-Salvatierra, FR Grefa, L Díaz, K Bonilla, J Grefa. 2017. Human intervention, neutral theory, and the assembly of Amazonian secondary forest communities in Napo, Ecuador. *International Journal of Science and Nature* 8(3):418-429.
- Guariguata MR, R Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206. DOI: 10.1016/S0378-1127(00)00535-1.
- INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, BR). 2016. PRODES estima 7.989 km² de desmatamento por corte raso na Amazonia em 2016. Consultado 10.sep.2017. Disponible en: http://www.inpe.br/noticias/noticia.php?Cod_Noticia=4344.
- MAGAP (Ministerio de Agricultura, Ganadería, Acuacultura y Pesca, EC). 2011. Mapa de suelos del Ecuador continental (variable taxonomía) escala 1:250.000.
- Martin PA, AC Newton, JM Bullock. 2014. Carbon pools recover more quickly than plant biodiversity in tropical secondary forests. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 280 (1773):20132236. DOI: 10.1098/rspb.2014.0303.
- Pallqui, NC, A Monteagudo, OL Phillips, G López-González, L Cruz, W Galiano, W Chavez, R. Vásquez. 2014. Dinámica, biomasa aérea y composición florística en parcelas permanentes Reserva Nacional Tambopata, Madre de Dios, Perú. *Revista Peruana de Biología* 21(3):235-242. DOI: 10.15381/rpb.v21i3.10897.
- Pascarella JB, TM Aide, MI Serrano, JK Zimmerman. 2000. Land-use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* 3: 217-228. DOI: 10.1007/s100210000021.
- Pitman NCA, JW Terborg, MR Silman, P Núñez, DA Neill, C Cerón, W Palacios, M Ulestia. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian Terra Firme forests. *Ecology* 82(8):2101-2117. DOI: 10.1890/0012-9658(2001)082[2101:DADOTS]2.0.CO;2.
- Rivadeneira M. 2004. Breve reseña histórica de la explotación petrolera de la cuenca Oriente. In Baby P, M Rivadeneira, R Barragán eds. La cuenca Oriente: geología y petróleo. Lima, Perú. IFEA- Instituto Francés de Estudios Andinos. p. 205-228.
- Sidali KL, PY Morocho, EI Garrido-Pérez. 2016. Food tourism in indigenous settings as a strategy of sustainable development: the case of *Ilex guayusa* Loes. in the Ecuadorian Amazon. *Sustainability* 8(10):967. DOI: 10.3390/su8100967.
- Vitery PV. 2015. Women as creators of biodiverse forests: Ecuadorian Amazon –ancestral system chakra ushun purun. Consultado 19 dic. 2016. Disponible en: <https://unfccc6.meta-fusion.com/sb42/events/2015-06-08-10-00/ms-pas-vitery-ecuador>.

Recibido: 02.02.17

Aceptado: 16.11.17

Modeling forest stand attributes using Landsat ETM+ and QuickBird satellite images in western Turkey

Modelado de atributos de rodales forestales utilizando imágenes de satélite Landsat ETM+ y QuickBird en el oeste de Turquía

Alkan Günlü **, Ali İhsan Kadioğulları ^b

*Corresponding author: ^a Çankırı Karatekin University, Faculty of Forestry, Department of Forest Engineering, Çankırı, Turkey, alkangunlu18@gmail.com

^b Karadeniz Technical University, Faculty of Forestry, Department of Forest Engineering, Trabzon, Turkey.

SUMMARY

This study assessed the suitability of Landsat ETM+ and QuickBird digital number values and various vegetation indices for predicting some structural parameters of forests in western Turkey. The empirical relationships between the structural parameters such as stand volume, basal area, tree density and quadratic mean diameter, and Landsat ETM+ and QuickBird satellite images were estimated using stepwise multiple regression analysis. Results indicated weak relationships between forest structural parameters and Landsat ETM+ images. The adjusted R^2 values of the regression analysis using the spectral digital number values for stand volume, basal area, tree density and quadratic mean diameter were found to be 0.37, 0.32, 0.44 and 0.25, respectively. Based on the vegetation indices, the adjusted R^2 values of the regression analysis were attained as 0.36, 0.34, 0.28 and 0.17, respectively. However, the results demonstrated moderate relationships between the forest structural parameters and the QuickBird satellite image. The adjusted R^2 values from the regression analysis using the digital number values for stand volume, basal area, tree density and quadratic mean diameter were found as 0.57, 0.45, 0.29 and 0.30, respectively. Depending on the vegetation indices, the adjusted R^2 values from the regression analysis were obtained as 0.54, 0.41, 0.41 and 0.44, respectively. When the results from Landsat ETM+ and QuickBird satellite images are compared with each other, it could be stated that the QuickBird satellite images provide better representation of structural parameters of forests.

Key words: forest structural parameters, Landsat ETM+ and QuickBird Satellite Images, vegetation indices, western Turkey.

RESUMEN

Este estudio evaluó la idoneidad de los valores de número digital Landsat ETM+ y QuickBird y varios índices de vegetación para predecir parámetros estructurales de bosques en el oeste de Turquía. Las relaciones empíricas entre los parámetros estructurales tales como volumen del rodal, área basal, densidad y DMC, y las imágenes satelitales Landsat ETM+ y QuickBird se estimaron mediante análisis de regresión múltiple por pasos. Los resultados indicaron relaciones débiles entre los parámetros estructurales del bosque y las imágenes Landsat ETM+. Los valores ajustados de R^2 del análisis de regresión, utilizando los valores numéricos digitales espectrales para el volumen del rodal, área basal, densidad y DMC fueron 0,37, 0,32, 0,44 y 0,25, respectivamente. Con base en los índices de vegetación, los valores R^2 ajustados alcanzaron a 0,36, 0,34, 0,28 y 0,17, respectivamente. Los resultados demostraron relaciones moderadas entre parámetros estructurales del bosque y la imagen del satélite QuickBird. Los valores ajustados de R^2 del análisis de regresión usando los valores numéricos digitales para volumen, área basal, densidad y DMC fueron 0,57, 0,45, 0,29 y 0,30, respectivamente. Según los índices de vegetación, los valores ajustados de R^2 fueron 0,54, 0,41, 0,41 y 0,44, respectivamente. Al comparar resultados de imágenes Landsat ETM+ y QuickBird, podría decirse que este último proporcionan mejor representación de parámetros estructurales de los bosques.

Palabras clave: parámetros estructurales del bosque, Landsat ETM+, QuickBird, índice de vegetación, Turquía.

INTRODUCTION

Forest structural parameters such as stand volume, basal area, tree density and quadratic mean diameter are important indicators for forest management and are essential elements for effective and successful resource ma-

agement (Zimble *et al.* 2003). Traditionally, these forest structural parameters have been gathered through national forest inventories using temporary sample plots. Although this method offers highly accurate measurements of forest structural parameters, it is very costly and time-consuming (Trotter *et al.* 1997). Many investigators have recommen-

ded that remotely sensed data be investigated as an alternative method of obtaining information about forest structural parameters (Lu *et al.* 2004).

Recently, remote sensing studies have demonstrated that estimation of forest structural parameters using satellite images depends on empirical relationships established between field data and satellite image data such as band reflectance values and vegetation indices (Rouse *et al.* 1974). Landsat images and other moderate resolution sensors are crucial for a wide range of forest applications with the estimation of forest structural parameters. Landsat images have several prevailing characteristics, including free availability and a long period of observation. Furthermore, multiple regression models derived from Landsat imagery are useful for deriving forest structural parameters (Cohen and Goward 2004). Applications of these models at landscape level are cost efficient with continuous temporal observations, permitting to evaluate the past and the present patterns of changes.

In many studies, efforts combining remote sensing data with field measured data focus on the estimation of forest structural parameters through the multiple regression analysis. The possibility of predicting forest structural parameters using satellite data has been examined in several studies (Lu *et al.* 2004, Hall *et al.* 2006, Mohammadi *et al.* 2010). For example, Zheng *et al.* (2004) found that diameter at breast height for hardwood forests was strongly related to stand age and near-infrared reflectance ($R^2 = 0.77$), whereas for softwood forests the similar estimation was strongly related to Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) ($R^2 = 0.79$). Hall *et al.* (2006) modelled forest stand structure attributes using Landsat ETM+ data. The model for forest stand volume using the Biostruct method was developed with an $R^2 = 0.71$. Mohammadi *et al.* (2010) investigated the relationships between forest structural parameters (stand volume and tree density) with Landsat ETM+ data. They found that ETM 4 and ETM 5 indicated the best performance with tree density ($R^2 = 0.734$) and the weak performance with stand volume ($R^2 = 0.43$). Kahriman *et al.* (2014) showed the relationships between Landsat TM reflectance and vegetation indices values with crown closure and tree density in mixed stands. Crown closure and tree density could be estimated with Landsat data with $R^2 = 0.674$ and $R^2 = 0.702$; $R^2 = 0.610$ and $R^2 = 0.613$, respectively. Noorian *et al.* (2016) indicated the relationship between different satellite images and forest structural attributes in Hyrcanian forests. In recent years, new high-resolution satellite images such as QuickBird and WorldView have been used in estimating forest structural parameters (Özdemir and Karnieli 2011, Noorian *et al.* 2016, Günlü *et al.* 2017).

This study primarily aims both at determining the relationships between forest structural parameters with band digital number values and some vegetation indices using the multiple regression analysis and at comparing the model results from Landsat ETM+ and QuickBird images

with the results of the related previous studies in literature. Based on the objectives, the hypothesis of the research is that QuickBird images would be able to present better estimation of forest structural parameters as compared with Landsat ETM+ images. The objectives, along with the hypothesis, are tested with the measurements of the forest structural parameters (stand volume, basal area, tree density and quadratic mean diameter) from sample plots and the interpretation of the band digital number and some vegetation indices values generated from Landsat ETM+ and QuickBird satellite images of each sample plot.

METHODS

The study area, with 18639.75 ha, is located in the Honaz Planning Unit in the western region of Turkey (702171-712252 E 4165992-4184358 N, UTM ED 50 datum Zone 35) (figure 1). Forests cover nearly 41.4 % of the study area. The elevation ranges from 360 to 2113 m above sea level with an average slope of 39 %. The study area, characterized by several types of conifer forests, is composed mostly by Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.) and black pine (*Pinus nigra* Arnold. subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe). Mean annual temperature of the study area is about 16.1 °C and the mean annual precipitation is 557.1 mm.

In this study, field data were collected from 488 sample plots. Their locations were obtained from forest inventory data based on the spatial distribution of 300 x 300 m grids of plots in August 2009. The size of sample plots ranged from 400 m² to 800 m². The geographical locations of sample plots were positioned and registered using ground control points and a Global Positioning System (GPS) device. In each sample plot, dendrometric details of all trees possessing a diameter superior to 7.9 cm at breast height were measured and recorded in inventory sheets. For example, stand height was measured with the nearest 0.1 m with digital hypsometer in randomized sub-sample and diameter at breast height (DBH) was measured with the nearest 0.5 cm. The stand volume in each sample plot was calculated by using a local volume table including DBH, developed to estimate the volume of different species (*P. brutia* and *P. nigra*) in plots. Eventually, the stand volume (m³ ha⁻¹) was predicted by using a sum of the volumes of whole trees in each sample plot. Furthermore, tree density was calculated by counting the trees in each sample plot. Basal area (BA) (m² ha⁻¹) and the quadratic mean diameter (dg) (m) were calculated using equations 1 and 2, respectively:

$$BA = \frac{10000}{a} \cdot \frac{\pi}{4} \sum d_i^2 \quad [1]$$

Where, d_i = stem diameter taken at 1.30 m from the ground, a = sampling plot area (m²) and n = number of trees in the sampling plot.

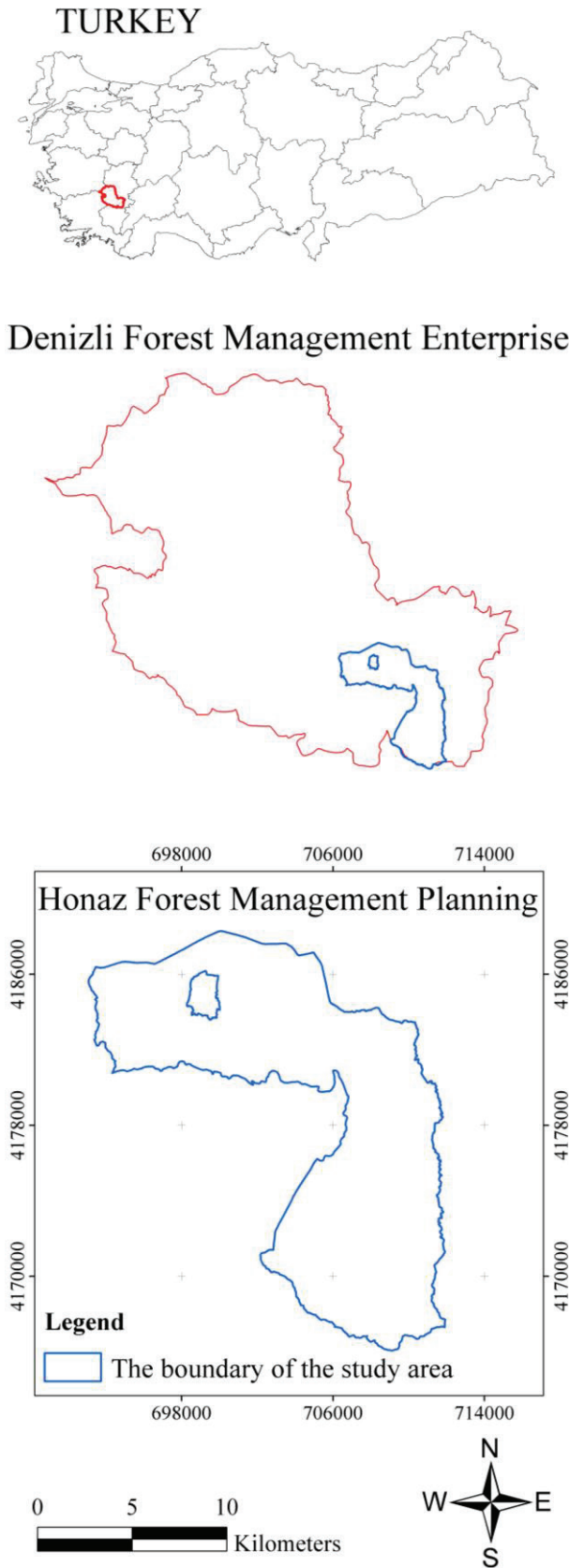


Figure 1. The geographical location of the study area.
 Localización geográfica del área de estudio.

$$dg = \sqrt{\frac{\sum di^2}{N}} \quad [2]$$

Where, di = diameter at breast height of an individual tree, and N = total number of trees.

Descriptive statistical values for the forest structural parameters are given in table 1.

Two satellite images were used as remote sensing data resources; one was the medium spatial resolution Landsat ETM+ image acquired on July 12, 2009 and the other was the high-resolution QuickBird image acquired on April 23, 2007. The first six bands (visible, NIR and MIR) of the Landsat ETM+ satellite image with a spatial resolution of 30 m were used, the QuickBird data consisted of four spectral bands with 2.4 m spatial resolution and one panchromatic band with 0.60 m spatial resolution. A panchromatic band with four spectral bands was fused through IHS transformation using Erdas Imagine 2014 (Erdas 2014). Fused pan-sharpened satellite data were used in this study. Geometric rectification of remote sensing data is essential for many applications. The significance of correct geometric rectification is clear because the satellite image is frequently related to the ground truth data. The research area was subtracted from the satellite images using “subset” tools. The subset satellite images were georeferenced with a 1:25,000 scaled topographic map. Later, the satellite images were re-projected with UTM projection (ED 50 Datum, Zone 35) using 25 ground control points taken from topographic maps. A nearest neighbor resampling technique was used and the root mean square error (RMSE) was less than 0.5 pixels for Landsat ETM+ and average positional RMSE of ± 4 m for QuickBird obtained from the rectified satellite images. The software package Erdas Imagine (2014) was used for satellite image preprocessing. The geometric accuracy of the Landsat ETM+ satellite data and the positional accuracy of sample plots are connected to the spatial approximation of spectral and field measured data. In this study, the positional RMSE of the field measurement data was less than 4 m (determined by GPS device), whereas the geometric RMSE of the satellite image was 0.5 pixels (*i.e.* 15 m) and total spatial appropriate RMSE between the two was less than 19 m. Nevertheless, it was well enough for the spatial approximation of the current satellite image and field measurement data. The satellite image was spatially graded by two times using a nearest neighbor resampling technique. This resampling resulted in scaling up spectral data to the sample plot size (400 m², 600 m² and 800 m²), thus guaranteeing a better spatial approximation of the satellite image and field measurement datasets.

After geometric corrections, some vegetation indices (VIs) were calculated for the study area (table 2). All sample plots have correct coordinates obtained from GPS devices and located on rectified satellite images over the study

Table 1. Descriptive statistics of the forest structural parameters (488 plots).

Estadística descriptiva de los parámetros estructurales de los bosques (448 parcelas).

Forest structural parameter	Minimum	Maximum	Mean	Standard deviation
dg (cm)	8.3	61.5	25.3	8.8
V (m ³ ha ⁻¹)	3.0	1,073.4	151.6	144.9
N (trees ha ⁻¹)	0	7,650	651.9	1,017.6
BA (m ² ha ⁻¹)	0.30	57.4	19.62	10.05

Table 2. Definition of vegetation indices used in the study area.

Definición de índices de vegetación utilizados en el área de estudio.

Vegetation indices	Formula	Reference
SR	(ETM4)/(ETM3)	Jordan (1969)
NDVI	(ETM4-ETM3)/(TM4+TM3)	Rouse <i>et al.</i> (1974)
TVI	((ETM4-ETM3)/(ETM4+ETM3))+0.5	Deering <i>et al.</i> (1975)
DVI	(ETM4)-(ETM3)	Clevers (1988)
SAVI	(ETM4-ETM3)*(1+L)/(ETM4+ETM3+L)	Huete (1988)
NLI	((ETM4) ² -ETM3)/((ETM4) ² +ETM3))	Gong <i>et al.</i> (2003)

NDVI, Normalized Difference Vegetation Index; SR, Simple ratio; SAVI, Soil Adjusted Vegetation Index; DVI, Difference Vegetation Index; TVI, Transformed Vegetation Index; NLI, Vegetation Index; VIS, visible wavelengths (ETM1, ETM2, ETM3 for Landsat ETM+ satellite image; Band 1, Band 2, Band 3 for QuickBird satellite image); NIR, near infrared wavelengths (ETM4 for Landsat ETM+ satellite image; Band 4 for QuickBird satellite image), L:1.0

area. A sample plot level average digital number value was obtained from the corresponding satellite images for each sample plot following calculation vegetation indices. The spectral response of pixels within a 1x1 pixel window corresponding to each sample plot was extracted after overlapping the sample plots on the resampled Landsat ETM+ satellite image. In QuickBird satellite image, to analyze spectral values in sample plots, the average digital number of pixels within a 35x35 pixel window (for the size of 400 m²), 41x41 pixel window (for the size of 600 m²) and 48x48 pixel window (for the size of 800 m²) centered on the GPS location of each field plot was extracted from the QuickBird spectral band values (Günlü *et al.* 2017).

Descriptive statistical values for the band digital number values and some vegetation indices of the Landsat ETM+ and QuickBird satellite image are given in tables 3 and 4, respectively.

A stepwise multiple linear regression analysis was used to model and examine the relationships between ETM 1-5 and 7 digital number values and six VIs for Landsat ETM+ satellite image, and Band 1, Band 2, Band 3 and Band 4 values and six VIs for QuickBird image with forest structural parameters such as stand volume, basal area, tree density and quadratic mean diameter. The models were

used to estimate the forest structural parameters using remote sensing data, band digital number values and VIs, and their combination as independent variable. The dependent variables were forest structural parameters such as stand volume, tree density, basal area and quadratic mean diameter, measured from the case study area.

The modeling process starts out just as in forward selection, nonetheless, at each step the variable that is already in the model is first evaluated for removal. If variables are found eligible for removal, then the one whose values show the least low R² is removed. The analysis was performed using SPSS version 15.0 (SPSS 2007). The stepwise regression technique was used to select the best site variables that are significant ($P < 0.05$) with the highest value of the determination of coefficient adjusted by number of parameters (Δ), also called adjusted coefficient of determination. In this study, the following linear relationship was assumed [3]:

$$SP = \beta_0 + \beta_1 \cdot X_1 + \beta_2 \cdot X_2 + \dots + \beta_n \cdot X_n + \varepsilon \quad [3]$$

Where: SP = forest structural parameter (stand volume, basal area, tree density and quadratic mean diameter), X1...Xn = variable vectors corresponding to remote sen-

sing data, *e.g.* the digital number values, ETM 1-5 and TM 7 for Landsat ETM+ satellite image, Band 1, Band 2, Band 3 and Band 4 for QuickBird, and six VIs variables, $\beta_1 \dots \beta_n$ = model coefficients and ε = additive error term (Corona *et al.* 1998).

A separate regression analysis was performed using the relevant remote sensing data to compare the predictive power of the digital number values, *e.g.* ETM 1-5 and 7 for

Landsat ETM+ image, Band 1, Band 2, Band 3 and Band 4 for QuickBird satellite image and VIs. Therefore, sixteen regression models were developed (four forest structural parameters and Landsat ETM+ and QuickBird images, *e.g.*, band digital number values and VIs).

For example, one model predicting basal area uses digital number values, and another model uses VIs and predicts tree density using the band digital number values, and another model using VIs. In each sub-group, the rela-

Table 3. Descriptive statistics on the band digital number values and some vegetation indices of the Landsat ETM+ satellite image (488 plots).

Estadística descriptiva de los valores numéricos digitales de banda y algunos índices de vegetación de la imagen del satélite Landsat ETM+ (488 parcelas).

Image	Minimum	Maximum	Mean	Standard deviation
ETM 1	64.00	154.00	81.26	12.43
ETM 2	46.00	163.00	70.27	16.21
ETM 3	40.00	208.00	74.09	25.02
ETM 4	40.00	112.00	64.99	10.93
ETM 5	40.00	191.00	87.28	28.64
ETM 7	23.00	146.00	59.44	23.53
NDVI	-0.35	0.24	-0.05	0.101
SR	0.48	1.62	0.93	0.18
DVI	-96.00	34.00	-9.10	17.99
TVI	0.15	0.74	0.45	0.10
NLI	0.93	0.99	0.97	0.01
SAVI	-0.53	0.35	-0.07	0.15

Table 4. Descriptive statistics on the band digital number values and some vegetation indices of the QuickBird satellite image (488 plots).

Estadística descriptiva de los valores numéricos digitales de banda y algunos índices de vegetación de la imagen del satélite QuickBird (488 parcelas).

Image	Minimum	Maximum	Mean	Standard deviation
Band 1	197	478	252.2	43.17
Band 2	260	824	369.3	86.07
Band 3	144	704	257.2	88.32
Band 4	336	1058	509.8	77.23
NDVI	0.00	0.72	0.34	0.11
SR	1.00	6.05	2.11	0.50
DVI	-1.00	883.00	252.61	71.42
TVI	0.00	0.72	0.34	0.11
NLI	0.99	1.00	0.99	0.00
SAVI	0.00	1.07	0.51	0.16

ted forest structural parameters were predicted by using the digital number values of ETM 1-5 and 7 for Landsat ETM+ image, Band 1, Band 2, Band 3 and Band 4 for QuickBird image and VIs.

The regression models were evaluated based on the accuracy statistics, covering the absolute and relative biases and the root mean square error (RMSE and RMSE %). These statistics were calculated for the models as follows: [4-7].

$$bias = \frac{\sum (y_i - \hat{y}_i)}{n} \quad [4]$$

$$bias\% = 100 \frac{\sum (y_i - \hat{y}_i) / n}{\sum \hat{y}_i / n} \quad [5]$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum (y_i - \hat{y}_i)^2}{n-1}} \quad [6]$$

$$RMSE\% = 100 \frac{\sqrt{\sum (y_i - \hat{y}_i)^2 (n-1)}}{\sum \hat{y}_i / n} \quad [7]$$

Where, n = number of observations, and y_i and \hat{y}_i = observed and predicted values of stand parameters *e.g.* stand volume, basal area, tree density and quadratic mean diameter from developed models.

RESULTS

The selected best regression models provided accuracy statistics such as coefficients of determination (R^2_{adj}), standard error of the model ($S_{y.x}$), bias, bias%, RMSE and RMSE% values. Tables 5 and 6 summarize the best regression models for the forest structural parameters based on individual band reflectance values and VIs obtained from the Landsat ETM+ satellite image. In these selected regression models for the forest structural parameters, the F statistics and coefficients were significant at a probability level of 95 %. The quadratic mean diameter model that used ETM 1 and ETM 5 as independent variables had an R^2 of 0.25 and RMSE of 1.702 cm (table 5). The quadratic mean diameter with VIs was developed by NDVI, DVI and SAVI as independent variables. The model performance was calculated with adjusted $R^2 = 0.17$ and RMSE = 1.61 cm (table 6). The tree density model that used ETM 5 and ETM 7 as independent variables had an R^2 of 0.44 and RMSE of 139.931 n ha⁻¹ (table 5). The tree density with VIs was developed by DVI, NLI and SAVI as independent variables, and the model performance was calculated with $R^2 = 0.28$ and RMSE = 126.86 n ha⁻¹ (table 6). The basal area model that used ETM 1 and ETM 2 as independent variables had

an R^2 of 0.32 and RMSE of 2.22 m² ha⁻¹ (table 5). The basal area with VIs was developed by NLI, DVI, SAVI and NDVI as independent variables, and the model performance was calculated with $R^2 = 0.34$ and RMSE = 2.22 m² ha⁻¹ (table 6). The stand volume model that used ETM 5 and ETM 7 as independent variables had an R^2 of 0.37 and RMSE of 29.13 m³ ha⁻¹ (table 5). The stand volume with VIs was developed by DVI and NLI as independent variables, and the model performance was calculated with $R^2 = 0.36$ and RMSE = 36.43 m³ ha⁻¹ (table 6). Table 7 and Table 8 summarize the best regression models for the forest structural parameters based on individual band reflectance values and VIs obtained from the QuickBird satellite image. The quadratic mean diameter model that used Band4 as independent variables had an R^2 of 0.30 and RMSE of 1.64 cm (table 7). The quadratic mean diameter with VIs was developed by NLI, SR and DVI as independent variables, and the model performance was calculated with adjusted $R^2 = 0.44$ and RMSE = 1.34 cm (table 8). The tree density model that used Band4 as independent variables had an R^2 of 0.29 and RMSE of 116.63 n ha⁻¹ (table 7). The tree density with VIs was developed by SR, TVI, NLI and SAVI as independent variables, and the model performance was calculated with $R^2 = 0.41$ and RMSE = 114.15 n ha⁻¹ (table 8). The basal area model that used Band1, Band2 and Band4 as independent variables had an R^2 of 0.45 and RMSE of 1.79 m² ha⁻¹ (table 7). The basal area with VIs was developed by DVI, TVI, NLI and SAVI as independent variables, and the model performance was calculated with $R^2 = 0.41$ and RMSE = 1.74 m² ha⁻¹ (table 8). The stand volume model that used Band1, Band2 and Band3 as independent variables had an R^2 of 0.57 and RMSE of 25.37 m³ ha⁻¹ (table 7). The stand volume with VIs was developed by SR, DVI and NLI as independent variables, and the model performance was calculated with $R^2 = 0.54$ and RMSE = 22.85 m³ ha⁻¹ (table 8).

DISCUSSION

Both Landsat ETM+ and QuickBird images were used and evaluated for estimation of stand volume, basal area, tree density and quadratic mean diameter. First, the regression models were employed for establishing models between the forest structural parameters and the digital number values and VIs from Landsat ETM+ image. The results of the regression models from Landsat ETM+ band values and VIs indicated that 25 % to 44 % and 17 % to 36 % of forest structural parameters variability could be explained, respectively (table 5 and 6). All models were statistically significant. However, the models estimating the stand volume, basal area, tree density and quadratic mean diameter provided low R^2 values. Therefore, the results obtained from this study seem to be unsuitable for forest management practices. When literature is examined, it seems that there are numerous studies on this topic. Related to these studies; Landsat TM reflectance bands were found to

Table 5. Parameters of the ‘best fit’ regression models of forest structural parameters based on the digital number values, ETM 1-5 and 7 (Landsat ETM+ satellite image).

Parámetros de los modelos de regresión de “mejor ajuste” de los parámetros estructurales de los bosques basados en los valores numéricos digitales, ETM 1-5 y 7 (imagen satelital Landsat ETM+).

Model group	Model description		Coefficients of independent variables	S.E. of variables	t statistics	P-value
	Dependent variables	Independent variables				
Quadratic mean diameter	dg	Constant	31.1458	1.469	21.195	0.000
		ETM 1	-0.1587	0.029	-5.444	0.000
		ETM 5	0.0771	0.012	6.178	0.000
$R_a^2 = 0.25$			Bias= -3.17	Bias%= -1.27	RMSE= 1.702	RMSE%= 6.82
Tree density	N	Constant	427.1724	50.366	8.481	0.000
		ETM 5	20.2064	2.752	7.343	0.000
		ETM 7	-27.8432	3.320	-8.386	0.000
$R_a^2 = 0.44$			Bias= 1.41	Bias%= 2.77	RMSE= 139.931	RMSE%= 27.45
Basal area	BA	Constant	39.7179	2.571	15.445	0.000
		ETM 1	-0.6364	0.088	-7.244	0.000
		ETM 2	0.4446	0.068	6.514	0.000
$R_a^2 = 0.32$			Bias= 1.73	Bias%= 9.07	RMSE= 2.22	RMSE%= 11.62
Stand volume	V	Constant	117.8140	11.587	10.168	0.000
		ETM 5	4.1649	0.629	6.623	0.000
		ETM 7	-5.6362	0.767	-7.352	0.000
$R_a^2 = 0.37$			Bias= -6.02	Bias%= -4.25	RMSE= 29.13	RMSE%= 20.56

R_a^2 : adjusted coefficient of determination, S.E.: standard error, t statistics: probability values, RMSE: the root mean square error.

be significant predictors of stand volume, basal area, tree density and quadratic mean diameter based on correlation, regression and other statistical analyses (Zheng *et al.* 2004, Hall *et al.* 2006, Mohammadi *et al.* 2010. Hall *et al.* (2006) investigated the possibility of estimation of stand volume using Landsat ETM+ data. The model for stand volume was developed with an adjusted $R^2 = 0.71$. Mohammadi *et al.* (2010) modelled stand volume and tree density using Landsat ETM+ data. The models for tree density and stand volume were obtained with an adjusted $R^2 = 0.73$ and $R^2 = 0.43$, respectively. When our results were compared with the previous studies, it was seen that the results obtained in some of the studies examined and given below are better than those of our study. When the reasons for the low results from our study are examined, the reasons for the low output can be listed as follows: the study area mainly consists of young and dense forest stands. There are fewer openings in canopy of the forest stands. Thus, the infrared digital number value is very high. However, in old aged

stands with lower density, there are openings in the crown closure causing crown closure shadows. In this case, infrared radiation would enter deeper into the forest areas, thus, inner and sucking may occur, decreasing rising radiance (Danson and Curran 1993).

The performance of prediction ability of the models with the QuickBird band digital number values differed among the forest structural parameters. The research results showed that the estimation of the forest structural parameters (especially stand volume and basal area) is possible with sufficient accuracy when compared with Landsat ETM+ image. Whereas the models had moderate explanation power with stand volume and basal area ($R^2 = 0.57$ and $R^2 = 0.45$). The models had weak explanation power with tree density and quadratic mean diameter (table 7 and 8). After two thousand years, novel satellite images such as those from QuickBird and WorldView have been used to predict forest structural parameters. Özdemir and Karnieli (2011) researched the possibility of predicting forest stand

Table 6. Parameters of the ‘best fit’ regression models of forest structural parameters based on vegetation indices (Landsat ETM+ satellite image).

Parámetros de los modelos de regresión de “mejor ajuste” de los parámetros estructurales de los bosques basados en los índices de vegetación (imagen satelital Landsat ETM+).

Model description			Coefficients of independent variables	S.E. of variables	t statistics	P-value
Model group	Dependent variables	Independent variables				
Quadratic mean diameter	dg	Constant	25.21	0.167	150.928	0.000
		NDVI	-183.565	45.627	-4.023	0.000
		DVI	0.097	0.026	3.722	0.000
		SAVI	110.435	30.495	3.621	0.000
$R_a^2 = 0.17$			Bias= -8.06	Bias%= -3.19	RMSE= 1.61	RMSE%= 6.40
Tree density	N	Constant	-5,946.63	1921.28	-3.095	0.000
		DVI	8.92	2.20	4.054	0.000
		NLI	6,760.23	1,990.53	3.396	0.000
		SAVI	-790.38	302.75	-2.611	0.000
$R_a^2 = 0.28$			Bias= -7.94	Bias%= -1.48	RMSE= 126.86	RMSE%= 23.74
Basal area	BA	Constant	214.12	32.03	6.685	0.000
		NLI	-201.026	33.13	-6.067	0.000
		DVI	-0.253	0.038	-6.598	0.000
		SAVI	171.351	35.56	4.818	0.000
		NDVI	-195.162	53.46	-3.651	0.000
$R_a^2 = 0.34$			Bias= 2.13	Bias%= 1.09	RMSE= 2.22	RMSE%= 11.42
Stand volume	V	Constant	2,762.78	408.45	6.764	0.000
		DVI	1.527	0.154	9.938	0.000
		NLI	-2,687.45	422.044	-6.368	0.000
$R_a^2 = 0.36$			Bias= 1.30	Bias%= 8.69	RMSE= 36.43	RMSE%= 24.33

R_a^2 : adjusted coefficient of determination, S.E.: standard error, t statistics: probability values, RMSE: the root mean square error.

parameters using the image texture obtained from World-view-2 satellite data in a dryland forest. They found that the R^2 and RMSE values were 0.38 and 109.56 n ha⁻¹ for tree density, 0.54 and 1.79 m² ha⁻¹ for basal area, and 0.42 and 27.18 m³ ha⁻¹ for stand volume. When examining some studies for predicting stand parameters using the Quick-Bird satellite image, it is seen that better results are obtained compared with our study. Hirata *et al.* (2008) used the QuickBird satellite image to predict stand density and stand volume in coniferous plantations. They found significant relations between stand density and stand volume with QuickBird data ($R^2 = 0.82$ and $R^2 = 0.78$, respectively). Özdemir (2008) used the pansharpened QuickBird data to predict stem volume in a sparse Crimean juniper using shadow area and crown area. It was found that the R^2 and RMSE values were 0.67 and 12.5 %; 0.51 and 15.2 %,

respectively. In a case study conducted by Mora *et al.* (2010) a medium relationship ($R^2 = 0.53$) was found between the mean stand height and the reflectance values obtained from the QuickBird satellite images. Günlü *et al.* (2013) investigated the QuickBird satellite image for predicting stand volume in pure beech stands. They found the R^2 and RMSE values were 0.70 and 28.56 m³ ha⁻¹ for the stand volume.

When the results were examined, it was seen that the QuickBird satellite image used in the study was inadequate for mapping and monitoring the forest stand attributes. Owing to the fact that 488 sample plots taken in the study are primarily of different stand development stages, crown closures and site classes, the stand structures in the sample plots are also different. The stand crown closure is significant attribute in this issue. Particularly in a low cover stand

Table 7. Parameters of the ‘best fit’ regression models of forest structural parameters based on the digital number values, Band 1-3 and Band 4 (QuickBird satellite image).

Parámetros de los modelos de regresión de “mejor ajuste” de los parámetros estructurales de los bosques basados en los valores numéricos digitales, banda 1-3 y banda 4 (imagen satelital QuickBird).

Model group	Model description		Coefficients of independent variables	S.E. of variables	t statistics	P-value
	Dependent variables	Independent variables				
Quadratic mean diameter	dg	Constant	32.49	1.10	29.50	0.000
		Band4	-0.015	0.002	-6.78	0.000
$R_a^2 = 0.30$			Bias= -1.32	Bias%= -5.28	RMSE= 1.64	RMSE%= 6.54
Tree density	N	Constant	98.27	71.94	1.36	0.000
		Band4	0.98	0.14	6.85	0.000
$R_a^2 = 0.29$			Bias= -8.62	Bias%= -1.47	RMSE= 116.63	RMSE%= 19.92
Basal area	BA	Constant	47.98	3.51	13.65	0.000
		Band1	-0.25	0.04	-6.58	0.000
		Band2	0.12	0.01	-4.04	0.000
		Band4	-0.02	0.02	5.74	0.000
$R_a^2 = 0.45$			Bias= -2.08	Bias%= -1.05	RMSE= 1.79	RMSE%= 9.14
Stand	V	Constant	212.66	32.25	6.59	0.000
volume		Band1	1.80	0.50	3.59	0.000
		Band2	-1.80	0.38	-4.65	0.000
	Band3	0.61	0.20	3.07	0.000	
$R_a^2 = 0.57$			Bias= -5.98	Bias%= -3.87	RMSE= 25.37	RMSE%= 16.42

R_a^2 : adjusted coefficient of determination, S.E.: standard error, t statistics: probability values, RMSE: the root mean square error.

in the study area, stratum such as weeds, shrubs, soil etc. have affected the digital number values of the satellite data. Thus, in estimating forest stand parameters using satellite data, the different stratum in the lower layers of the stand may cause confusion.

CONCLUSIONS

Results from statistical analyses indicated that digital number values (except for tree density) and VIs recorded by the QuickBird satellite sensor are better predictors than Landsat ETM+ satellite sensor. Based on these results, we conclude that QuickBird satellite data are beneficial for the estimation of forest structural parameters, whereas the Landsat ETM+ satellite data are not useful for the prediction of those parameters in the western part of Turkey. The study results indicate significant potential for the use of QuickBird satellite image of, at least, estimating some forest structural parameter (stand volume and basal area) of conifer forests in the study area. However, further studies are required to apply this research design in different forest

ecosystems (pure and mixed forest areas) situations including various topographical factors, different acquired time or location of other satellite images and different stand structures (mixed or deciduous forest areas) to look for wider use of both satellite images in forest management. In addition, different modeling techniques may be used to predict forest structural attributes using remote sensing data. For example, the use of different other models, such as artificial neural networks and mixed-effect modeling techniques, may enhance model success criteria.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank, for support, the Head of Forest Management and Planning Department, General Directorate of Forestry, Republic of Turkey. Similarly, we would like to thank the forest management team leader whose name is Mehmet Ali Sayın and the staff assigned to prepare forest management plan in Honaz. Many thanks also to the TÜBİTAK (Project ID: TOVAG 108 O 127) for a partial support of the work.

Table 8. Parameters of the ‘best fit’ regression models of forest structural parameters based on vegetation indices (QuickBird satellite image).
 Parámetros de los modelos de regresión de “mejor ajuste” de los parámetros estructurales de los bosques basados en los índices de vegetación (imagen satelital QuickBird).

Model Group	Model description		Coefficients of			
	Dependent variables	Independent variables	Independent variables	S.E. of variables	t statistics	P-value
Quadratic mean diameter	dg	Constant	1971.90	1,027.96	1.91	0.000
		NLI	-1,954.04	1,031.89	-1.89	0.000
		SR	4.65	0.61	7.63	0.000
		DVI	-0.026	0.01	-3.04	0.000
$R_a^2 = 0.44$			Bias= -3.18	Bias%= -1.26	RMSE= 1.34	RMSE%= 5.35
Tree density	N	Constant	224,945.7	27,174.49	-8.27	0.000
		SR	274.49	123.33	2.22	0.000
		TVI	-21,282.51	3,967.29	-5.36	0.000
		NLI	226,241.88	27,253.11	8.30	0.000
		SAVI	12,583.64	2,691.41	4.67	0.000
$R_a^2 = 0.41$			Bias= -1.54	Bias%= -2.76	RMSE= 114.15	RMSE%= 20.39
Basal area	BA	Constant	1,140.53	642.74	1.77	0.000
		DVI	-0.026	0.01	-3.01	0.000
		TVI	176.49	60.34	2.92	0.000
		NLI	-1,126.25	645.53	-1.74	0.000
		SAVI	-98.79	40.63	-2.43	0.000
$R_a^2 = 0.41$			Bias= -1.29	Bias%= -6.56	RMSE= 1.74	RMSE%= 8.86
Stand volume	V	Constant	-18,703.87	8,357.72	-2.23	0.000
		SR	104.17	9.19	11.33	0.000
		DVI	-0.687	0.08	-8.05	0.000
		NLI	18,851.66	8,389.42	2.24	0.000
$R_a^2 = 0.54$			Bias= 2.10	Bias%= 1.38	RMSE= 22.85	RMSE%= 15.03

R_a^2 : adjusted coefficient of determination, S.E.: standard error, t statistics: probability values, RMSE: root mean square error.

REFERENCES

Clevers JGPW. 1988. The derivation of a simplified reflectance model for the estimation of leaf area index. *Remote Sensing of Environment* 25: 53-70.

Cohen WB, SN Goward. 2004. Landsat’s role in ecological applications of remote sensing. *BioScience* 54: 535-545.

Corona P, R Scotti, N Tarchiani. 1998. Relationship between environmental factors and site index in Douglas-fir plantations in central Italy. *Forest Ecology and Management* 101: 195-207.

Danson FM, PJ Curran. 1993. Factors affecting the remotely sensed response of coniferous forest plantations. *Remote Sensing of Environment* 43: 55-65.

Deering DW, JW Rouse, RH Jr Haas, JA Schell. 1975. Measurement of ‘forage production’ of grazing units from Landsat MSS data. *In Proceedings of the 10th International Symposium on Remote Sensing of the Environment*. Ann Arbor, Michigan, USA. p. 1169-1178.

Erdas. 2014. Erdas Imagine 2014. Hexagon Geospatial, Peachtree Corners Circle Norcross. Available in [http://www.scrip.org/\(S\(351jmbntvnsjt1aadkpozje\)\)/reference/ReferencesPapers.aspx?ReferenceID=1557945](http://www.scrip.org/(S(351jmbntvnsjt1aadkpozje))/reference/ReferencesPapers.aspx?ReferenceID=1557945)

Günlü A, İ Ercanlı, EZ Başkent, M Şenyurt. 2013. Predicting stand volume using Quickbird and Landsat 7 ETM+ satellite images for stands of oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky): a case study in Ayancık Göldağ. *SDU Faculty of Forestry Journal* 14:24-30.

Günlü A, S Keleş, İ Ercanlı, M Şenyurt. 2017. Estimation of leaf area index using WorldView-2 and Aster satellite image: a

- case study from Turkey. *Environment Monitoring and Assessment* 189:538. DOI 10.1007/s10661-017-6254-2.
- Gong P, R Pu, GS Biging, MR Larrieu. 2003. Estimation of forest leaf area index using vegetation indices derived from Hyperion hyperspectral data. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 41(6): 1355-1362.
- Hall RJ, RS Skakun, EJ Arsenault. 2006. Modeling forest stand structure attributes using Landsat ETM+ data: application to mapping of aboveground biomass and stand volume. *Forest Ecology and Management* 225: 378-390.
- Hirata Y. 2008. Estimation of stand attributes in *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa* stands using Quick-Bird panchromatic data. *Journal of Forest Research* 13: 147-154.
- Huete AR. 1988. A soil adjusted vegetation index (SAVI). *Remote Sensing of Environment* 25: 295-309.
- Jordan CF. 1969. Derivation of leaf area index from quality of light on the forest floor. *Ecology* 50: 663-666.
- Kahrman A, A Günlü, U Karahalil. 2014. Estimation of crown closure and tree density using Landsat TM satellite images in mixed forest stands. *Journal of the Indian Society of Remote Sensing* 42(3):559-567
- Lu D, P Mausel, E Brondizio, E Moran. 2004. Relationships between forests stand parameters and Landsat TM spectral responses in the Brazilian Amazon Basin. *Forest Ecology and Management* 198: 149-167.
- Mohammadi J, SS Joibary, F Yaghmaee, AS Mahiny. 2010. Modelling forest stand volume and tree density using Landsat ETM data. *International Journal of Remote Sensing* 31: 2959-2975.
- Mora B, M.A Wulder, J.C White. 2010. Segment-constrained regression tree estimation of forest stand height from very high spatial resolution panchromatic imagery over a boreal environment. *Remote Sensing of Environment* 114: 2474-2484.
- Noorian N, S Shataee-Jouibary, J Mohammadi. 2016. Assessment of different remote sensing data for forest structural attributes estimation in the Hyrcanian forests. *Forest Systems* 25(3): e074. <http://dx.doi.org/10.5424/fs/2016253-08682>
- Ozdemir I. 2008. Estimating stem volume by tree crown area and tree shadow area extracted from pan-sharpened Quick-Bird imagery in open Crimean juniper forests. *International Journal of Remote Sensing* 29: 5643-5655.
- Özdemir İ, A Karnieli. 2011. Predicting forest structural parameters using the image texture derived from WorldView-2 multispectral imagery in a dryland forest, Israel. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 13(5): 701-710.
- Rouse JW, RH Haas, JA Schell, DW Deering, JC Harlan. 1974. Monitoring the vernal advancement and retrogradation (green wave effect) of natural vegetation. NASA/GSFC Type III Final Report. Greenbelt, MD, USA. Goddard Space Flight Center. 380 p.
- SPSS. 2007. IBM SPSS Statistics 15 Core System User's Guide. Chicago, USA. SPSS. 426 p.
- Trotter CM, JR Dymond, CJ Goulding. 1997. Estimation of timber volume in a coniferous plantation forest using Landsat TM. *International Journal Remote Sensing* 18: 2209-2223.
- Zheng D, J Rademacher, J Chen, T Crow, M Breesee, JL Moine, S Ryu. 2004. Estimating aboveground biomass using Landsat ETM+ data across a managed landscape in northern Wisconsin, USA. *Remote Sensing of Environment* 93: 402-411.
- Zimble DA, DL Evans, GC Carison, RC Parker, SC Grado, PD Gerard. 2003. Characterizing vertical forest structure using small-footprint airborne lidar. *Remote Sensing of Environment* 87(2-3): 171-182.

Recibido: 23.01.17
Aceptado: 16.11.17

Active chlorine and charcoal affect the *in vitro* culture of *Bambusa vulgaris*

El cloro y el carbón activos afectan el cultivo *in vitro* de *Bambusa vulgaris*

Fernanda Cardoso Furlan ^a, Natália Helena Gavilan ^a, Alex Zichner Zorz ^a,
Leandro Silva de Oliveira ^b, Enéas Ricardo Konzen ^c, Gilvano Ebling Brondani ^{a,c,*}

^a Federal University of Mato Grosso (UFMT), College of Forestry, Fernando Corrêa da Costa Avenue, 2367, Cuiabá, MT, 78060-900, Brazil.

^b Federal University of Minas Gerais (UFMG), Institute of Agronomic Sciences, 39404-547, Montes Claros, MG, Brazil.

*Corresponding author: ^c Federal University of Lavras (UFLA), Department of Forest Sciences, P.O. Box 3037, 37200-000, Lavras, MG, Brazil, gebrondani@gmail.com

SUMMARY

We evaluated the supplementation of the MS culture medium with active chlorine and activated charcoal for the *in vitro* culture of *Bambusa vulgaris*. Lateral shoots were collected from field-cultivated plants to obtain explants, which consisted of nodal segments of 1-2 cm length, containing one axillary bud. The MS culture medium was supplemented with the following treatments: E₁ = 0.004 % v v⁻¹ of active chlorine + 4 g L⁻¹ of charcoal; E₂ = 0.004 % v v⁻¹ of active chlorine; E₃ = 4 g L⁻¹ charcoal and E₄ = control (no active chlorine and no charcoal). The percentage of oxidation, fungal and bacterial contamination, explant establishment, survival, sprout and adventitious rooting were evaluated every 21 d, during 63 d. The use of active chlorine reduced the fungal (28 %) and bacterial (38 %) contamination, being the treatment with the highest percentage of established explants (16 %), survival (68 %) and sprout induction (95 %) after 63 d. After 36 days from the beginning of the multiplication stage, some explants presented spontaneous rooting, without the application of plant growth regulators. An anatomical analysis of sprouts and roots revealed the presence of meristematic zones. Furthermore, it indicated that the emergence of adventitious roots occurred from the nodal region in association with axillary buds. Our results contribute toward the development of more efficient protocols for the *in vitro* propagation of *B. vulgaris*, from which we recommend using active chlorine for further assessments.

Key words: bamboo, asepsis, contamination, sprout induction, micropropagation.

RESUMEN

En el estudio se evaluó el suplemento de cloro activo y carbono activado en el cultivo *in vitro* de *Bambusa vulgaris*. Brotes laterales fueron colectados de las plantas cultivadas en el campo para obtener explantes. Los explantes consistieron en segmentos nodales de 1-2 cm de longitud que contenían una yema axilar. El medio MS se suplementó con los siguientes tratamientos: E₁ = 0,004 % v v⁻¹ de cloro activo + 4 g L⁻¹ de carbón; E₂ = 0,004 % v v⁻¹ de cloro activo; E₃ = 4 g L⁻¹ de carbón y E₄ = control (sin suplemento con cloro activo y sin carbón). El porcentaje de oxidación, la contaminación por hongos y bacterias, el establecimiento del explante, la supervivencia, la inducción del brote y enraizamiento se evaluaron durante 63 días. El uso de cloro activo redujo la contaminación por hongos (28 %) y bacterianas (38 %), siendo el tratamiento con mayor porcentaje de explantes establecidos (16 %), supervivencia (68 %) y inducción de brotes (95 %). Después de 36 días, algunos explantes presentaron enraizamiento espontáneo, sin aplicación de reguladores de crecimiento. Un análisis anatómico de los brotes y raíces mostró zonas meristemáticas, la conexión entre el sistema vascular del tallo y las hojas y la aparición de raíces adventicias en la región nodal en asociación con los brotes axilares. Los resultados contribuyen al desarrollo de protocolos más eficientes para la propagación *in vitro* de *B. vulgaris*, de los cuales se recomienda el uso de cloro activo para futuras evaluaciones.

Palabras clave: bambú, asepsia, contaminación, inducción de brotes, micropropagación.

INTRODUCTION

The increasing demand of woody biomass and derivatives for developing products into the market has promoted the development of new methods and biotechnology approaches for breeding forest species. Viable alternative species have been searched and analyzed for supplying the

industry demands. Bamboos fit as such option for producing sustainable biomass (Mudoí *et al.* 2013, Singh *et al.* 2013). One species to be highlighted is *Bambusa vulgaris* Schrad. ex J. C. Wendl, widely cultivated where its main uses are for energy, paper and cellulose (Ramanayake *et al.* 2006) and with potential application in the food industry as flours and as source of fibers.

The supply of saplings for large-scale production systems of various species is frequently based on their propagation by seeds. Bamboos such as *B. vulgaris*, however, are difficult to propagate by seeds as they rarely produce them. Generally, bamboos are propagated through vegetative methods, including tillering, cuttings and culm sectioning. Such strategies, however, are expensive, time-consuming and provide low adventitious rooting, which have limited their application for commercial purposes so far (Singh *et al.* 2013).

The *in vitro* propagation of bamboos is a viable alternative for large-scale production of clonal plants from selected materials, as it provides new plants in a short period, independently of the seasonality (Jiménez *et al.* 2006, Mudoj *et al.* 2013, Singh *et al.* 2013). In bamboo, direct organogenesis has been partially achieved from segmental nodes with axillary dormant buds (Jiménez *et al.* 2006, Bakshi *et al.* 2015). Despite all efforts, to establish an efficient protocol for growing plants from such explants remains a challenge. Usually, high microbial contamination has been reported, including endophytic fungi, challenging the supply of commercial demands (Singh *et al.* 2013).

The contamination might be diminished by using efficient methods for asepsis of the explants before inoculation, coupled with the supplementation of the culture medium with germicides, fungicides and antibiotics (Singh *et al.* 2013). Among the germicides, active chlorine has been widely used for the asepsis prior the *in vitro* inoculation and supplemented to the culture medium to reduce the contamination by microorganisms in herbaceous and woody species (Brondani *et al.* 2013, Brondani *et al.* 2017). Moreover, active chlorine has been considered less toxic to plant tissues than other compounds in

certain working conditions (Teixeira *et al.* 2006, Brondani *et al.* 2013).

Another recurring factor in the *in vitro* cultivation of bamboos involves the darkening (*i.e.*, tissue necrosis) of tissues (oxidation), which might be associated with mechanisms of cicatrization in response to injuries caused by the explant sectioning during inoculation, reducing *in vitro* establishment (Mudoj *et al.* 2013). Among the compounds that might be used for minimizing tissue oxidation, activated charcoal is a suitable option (George *et al.* 2008, Singh *et al.* 2013, Silva *et al.* 2015).

Our work was aimed at evaluating the effect of the supplementation of the MS culture medium with active chlorine and activated charcoal in the *in vitro* establishment of explants from adult individuals of *B. vulgaris*. With the experiments, we wanted to achieve higher rates of established explants for improving further steps of the *in vitro* protocols, such as multiplication and adventitious rooting. The anatomical origin of sprouts and roots are also discussed, based on histological sections of *B. vulgaris* explants.

METHODS

Selection and preparation of explants. Lateral shoots containing dormant buds originated from the median part (central region in length) of the culm were collected from *B. vulgaris* plants (approximately seven years old) cultivated under field conditions. The shoots were placed in opaque plastic bags to prevent exposition to light and dehydration and, afterward, transported (period of 48 h) to the laboratory for the experiments.

From the materials collected, leaf sheaths near each axillary bud were removed (figure 1A-B). After, the shoots

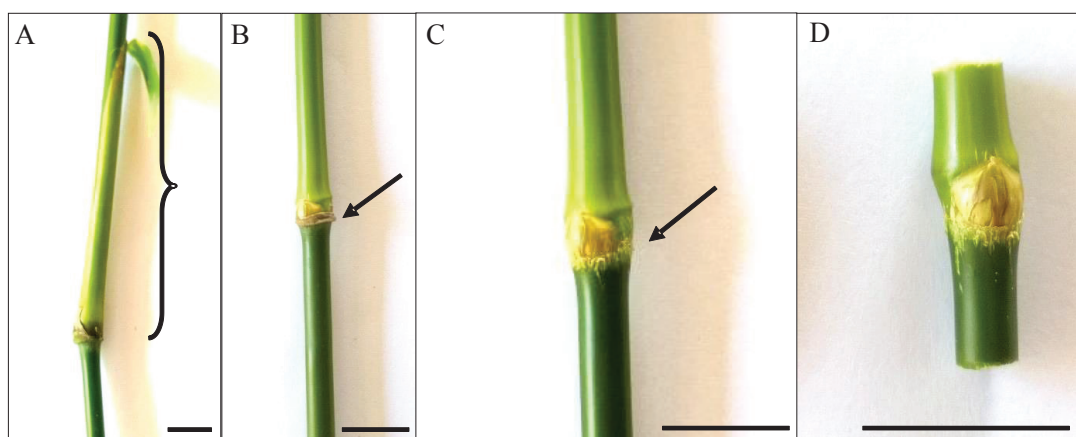


Figure 1. Detail of the preparation of explants of *Bambusa vulgaris*. (A) Lateral shoot, highlighting the presence of the leaf sheath. (B) Propagule without the leaf sheath. The black arrow indicates the axillary bud. (C) Propagule with arrow indicating the peeled area. (D) Standardized nodal segments for *in vitro* inoculation. Bar = 1 cm.

Detalle de la preparación de explantes de *Bambusa vulgaris*. (A) Brote lateral, destacando la presencia de la vaina foliar. (B) Segmento nodal sin la vaina foliar. La flecha negra indica la yema axilar. (C) Segmento nodal con flecha indicando el área. (D) Segmento nodal estandarizado para la inoculación *in vitro*. Barra = 1 cm.

were placed in distilled water containing commercial neutral detergent. The adjacent area to each axillary bud was peeled (figure 1C). Axillary buds were washed with a sponge; and the nodal segments were sectioned to 1-2 cm in length (explants) (figure 1D). The nodal segments were subsequently rinsed in distilled water before the asepsis treatment.

Asepsis of the explants. Operating in a laminar flow chamber, the explants (figure 1D) were placed in a hydroalcoholic solution (70 % v v⁻¹) for 1 min and rinsed with distilled and sterilized water. The explants were later placed in a 2.0-2.5 % (p p⁻¹) solution of active chlorine (NaOCl) with commercial neutral detergent (0.05 % v v⁻¹) for 10 min. Finally, the explants were rinsed five times in distilled and sterilized water. The explants were vertically inoculated in test tubes containing the culture medium. The axillary bud of each explant was placed in direct contact with the culture medium.

Treatments and experimental design. The effects of chlorine (Anhambi[®]) and activated charcoal (Alphatec[®]) supplemented in MS culture medium (Murashige and Skoog 1962) were tested for the *in vitro* establishment of *B. vulgaris*. Treatments consisted of: E₁ = 0.004 % of active chlorine (p p⁻¹, with NaOCl) + 4 g L⁻¹ of charcoal; E₂ = 0.004 % of active chlorine; E₃ = 4 g L⁻¹ of charcoal; and E₄ = explants cultivated in culture medium without active chlorine and charcoal (control). The explants were subcultivated in the same culture medium after 21, 42 and 63 d, maintaining the same treatments.

The explants were inoculated in test tubes (2×10 cm) containing 5 mL of the culture medium which was prepared with distilled water, 6 g L⁻¹ of agar, 20 g L⁻¹ of sucrose (C₁₂H₂₂O₁₁) and 2 mg L⁻¹ of BAP (6-benzylaminopurine; Sigma[®]). The medium was supplemented with 2 mg L⁻¹ of the fungicide benomyl [Methyl 1-(butylcarbomyl)-2-benzimidazolecarbamate; Bayer[®]]. After 21 d, the explants were transferred to culture medium with the same formula, nonetheless in absence of the fungicide. The explants were subcultivated in this culture medium for 63 d.

The experiment was conducted in a completely randomized design in 2² factorial with repeated measures at 0, 21, 42 and 63 days (*i.e.*, split-plot in time). Four concentrations of active chlorine and charcoal (E₁, E₂, E₃ e E₄) and four periods of time (0, 21, 42 and 63 d) were tested. Each test tube containing an inoculated explant was considered as one replicate. In total, we analyzed 50 replicates per treatment.

At each period of time (0, 21, 42 and 63 d) we evaluated the percentage of oxidization, fungal and bacterial contamination, explant establishment and survival, the percentage of sprout induction and adventitious rooting. We considered an explant as established when it was absent from fungal or bacterial contamination and without oxidation. Conversely, we considered survival the number of explants that were absent of fungi, even though it might have had bacterial contamination or oxidation.

Bud multiplication. At 63 days of *in vitro* cultivation, we selected explants with more than three sprouts per nodal region (with the axillary bud). From this explant source, we isolated the sprouts produced by sectioning them to the length of 1 cm (± 0.5 cm). The explants were afterwards inoculated in culture medium for 63 d, being transferred every 21 days to new culture medium prepared in the same conditions. The explants were inoculated in test tubes (2×10 cm) containing 5 mL of culture medium prepared with distilled water, 6 g L⁻¹ of agar, 20 g L⁻¹ of sucrose and 2 mg L⁻¹ of BAP (6-benzylaminopurina).

Acclimatization. The root development was observed under *in vitro* conditions, followed by a simple acclimatization process to maximize the survival rate. The plants were cultivated in white plastic cups with 30 mL capacity, containing substrate composed by a mixture of parboiled rice husk and vermiculite (1:1; p p⁻¹), and submitted to *ex vitro* conditions, in growth room with controlled temperature and light, as a final step for acclimatization.

Incubation conditions. The culture medium was adjusted to pH 5.8 and sterilized in autoclave at 121 °C (~1.0 kgf cm⁻²) for 20 min. The explants were cultivated in growth room at 25 °C (± 2 °C), photoperiod of 16 h and 32 μmol m⁻² s⁻¹ of light intensity (provided by white fluorescent lamps).

Histological analyses. Samples of nodal segments of *B. vulgaris* were fixed in a modified formaldehyde and glutaraldehyde solution (glutaraldehyde 1 %, paraformaldehyde 4 % in sodium phosphate buffer, NaH₂PO₄·H₂O, 0.1 M, pH 7.2) (Karnovsky 1965) and submitted to six vacuum series (-600 mmHg) for 30 min each. The samples were stored for 30 days at 4 °C. Samples were placed in infiltration medium (Histo-resin[®], Leica) for 24 h and prepared according to the manufacturer's instructions, remaining 28 days at 24 °C. The blocks containing the samples were sectioned longitudinally or transversally to 10 μm thickness using the automatic rotary microtome Microm HM 355S (Thermo Scientific). Each section was stained with toluidine blue (0.05 %, v v⁻¹) in sodium phosphate buffer and citric acid (Sakai 1973) for 30 min and mounted on histological blades with synthetic resin (Entellan[®]). The histological sections were analyzed and photographed in optic microscope (Opton) and the images were captured in micrometric scale. A descriptive analysis was performed on each sample, aimed at identifying the disposition of the tissues connecting the axillary buds and nodes, the region of the adventitious root emergence and evidences for meristematic zones.

Statistical analyses. The data were submitted to Hartley's test ($P < 0.05$) and Shapiro-Wilk ($P < 0.05$) and transformed, when necessary, according to the Box-Cox test. The data were submitted to analysis of variance (ANOVA, $P < 0.05$). The data obtained from quantitative factors

were analyzed through polynomial regression (logistic or exponential), the best models were adopted for graphic representation.

RESULTS

In vitro oxidation, contamination and establishment. The ANOVA revealed an interaction ($P < 0.05$) between the

concentration of active chlorine and charcoal with the time-interval as regards the variables oxidation, fungal and bacterial contamination, established explants, survival and sprout induction (data not shown). Oxidation was observed as the progressive darkening (*i.e.*, necrosis) of the *B. vulgaris* explants. After 42 days of cultivation, all explants (100 %) exhibited oxidation, including the explants treated with activated charcoal (figure 2A, figure 3).

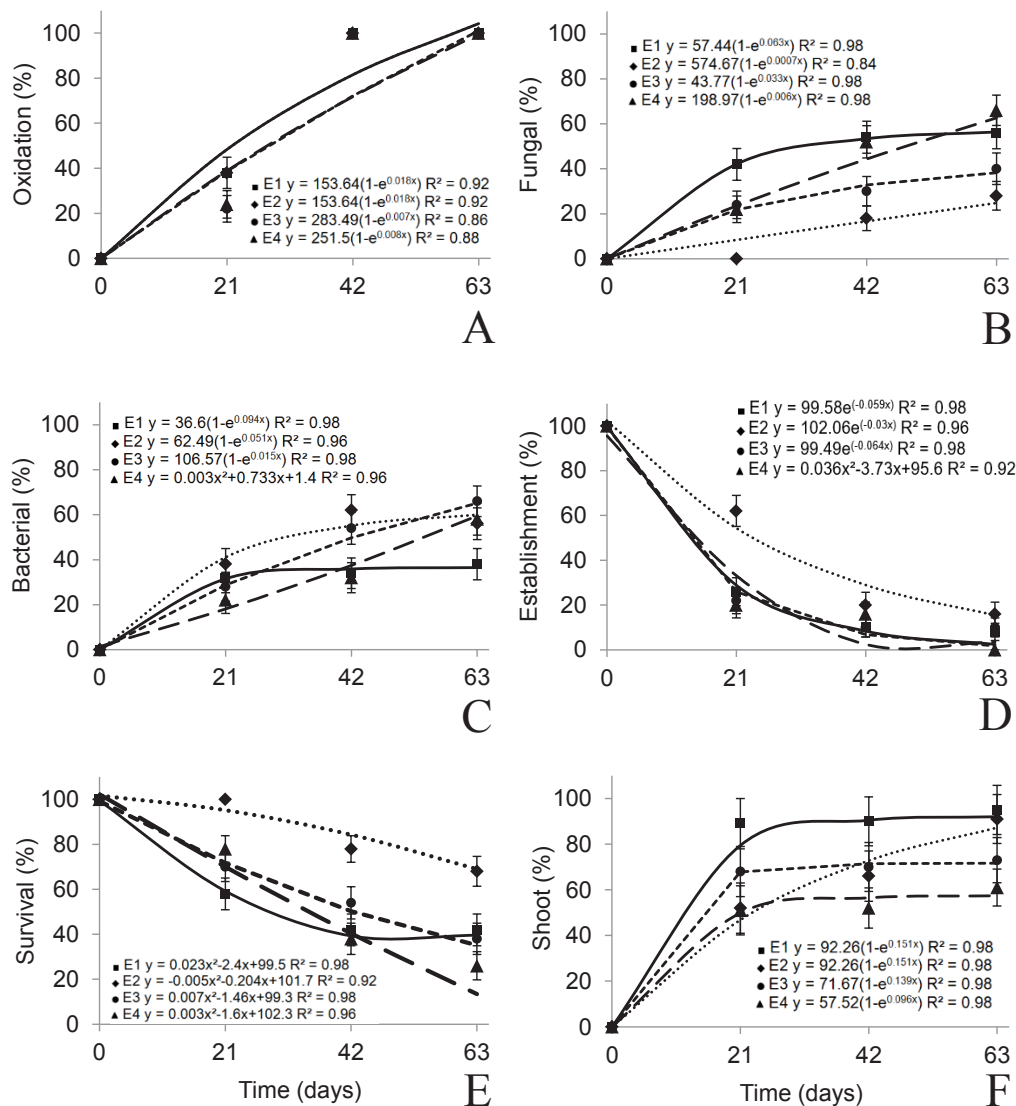


Figure 2. Results of the *in vitro* establishment of nodal segments (explants) of *Bambusa vulgaris* considering the MS medium supplemented with different combinations of active chlorine and activated charcoal: $E_1 = 0.004\% v v^{-1}$ of active chlorine + $4 g L^{-1}$ of charcoal; $E_2 = 0.004\% v v^{-1}$ of active chlorine; $E_3 = 4 g L^{-1}$ of charcoal; and $E_4 =$ explants cultivated in culture medium without active chlorine and charcoal (control). The explants were subcultivated in the same culture medium after 21, 42 and 63 d, maintaining the same treatments. (A) Percentage of oxidation. (B) Percentage of fungal contamination. (C) Percentage of bacterial contamination. (D) Percentage of established explants. (E) Percentage of survival. (F) Percentage of explants that induced shoots.

Resultados del establecimiento *in vitro* de segmentos nodales (explantes) de *Bambusa vulgaris* considerando el medio MS suplementado con diferentes combinaciones de cloro activo y carbón activado: $E_1 = 0.004\% v v^{-1}$ de cloro activo + $4 g L^{-1}$ de carbón; $E_2 = 0.004\% v v^{-1}$ de cloro activo; $E_3 = 4 g L^{-1}$ de carbón y $E_4 =$ control (sin suplemento con cloro activo y sin carbón). Los explantes fueron subcultivados en el mismo medio de cultivo después de 21, 42 y 63 días, manteniendo los mismos tratamientos. (A) Porcentaje de oxidación. (B) Porcentaje de contaminación por hongos. (C) Porcentaje de contaminación bacteriana. (D) Porcentaje de explantes establecidos. (E) Porcentaje de supervivencia. (F) Porcentaje de explantes que presentaron brotes.

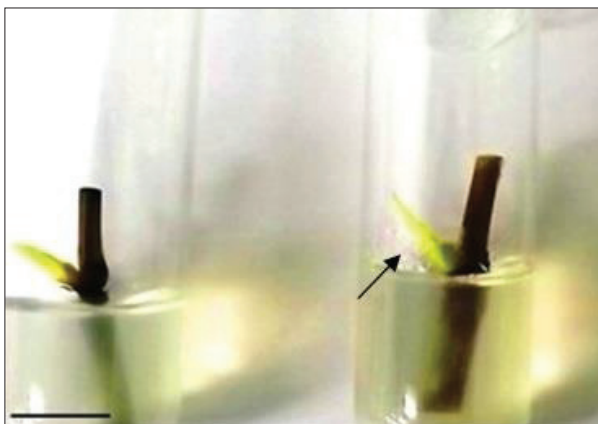


Figure 3. Explants of *Bambusa vulgaris* presenting oxidation after 42 days of *in vitro* cultivation. The arrow indicates that the oxidation showed no spreading over the axillary buds. Bar = 1 cm.

Explantes de *Bambusa vulgaris* oxidado después de 42 días de cultivo *in vitro*. La flecha indica que la oxidación no mostró propagación sobre los brotes axilares. Barra = 1 cm.

The supplementation of the culture medium with active chlorine diminished fungal contamination (figure 2B). After 63 days of cultivation, the percentage of fungal contamination was reduced in 28 % for the treatment containing only active chlorine (0.004 %, E₂). The treatment with active chlorine coupled with charcoal resulted in 40 % of contamination (E₁). When only charcoal was used (E₃), the contamination reached 56 %. The control (E₄, no chlorine and no charcoal) presented 66 % of contaminated explants.

Bacterial contamination was also variable among treatments. The lowest contamination rate after 63 days was observed in treatment E₁, containing both active chlorine and charcoal (figure 2C). Conversely, when only active chlorine was used (E₂), 56 % of the explants were contaminated with bacteria. The control treatment resulted in 58 % of contaminated explants. The highest bacterial contamination (66 %) was observed from E₃, with only charcoal (figure 2C).

The *in vitro* establishment of the explants of *B. vulgaris* (explants with no fungal or bacterial contamination) was progressively reduced over time, with the subsequent cultivations. Low rates of establishment were recorded at the end of the experiment (< 10 % at 63 days of *in vitro* cultivation). The culture medium that provided the highest establishment rate (16 %) after 63 days was E₂, supplemented only with active chlorine. A 10 % establishment rate was the result of the cultivation in culture medium supplemented only with charcoal (E₃). The percentage of establishment was lower when both chlorine and charcoal were combined (8 %). No establishment was observed with the control treatment (0 %) (figure 2D).

The survival of the explants was progressively reduced over time (figure 2E). Only 26 % of the explants survived

with the control treatment (no chlorine and no charcoal – E₄) at the end of the experiment. Higher survival rates were observed, though, when active chlorine or activated charcoal were applied separately or combined. The application of only active chlorine (E₁) resulted in the highest survival (68 %). The combination of both compounds (E₂) resulted in 42 % of survival, while 38 % was observed from the treatment with charcoal only (E₃) (figure 2E).

The use of active chlorine and charcoal was beneficial for the induction of sprouts in *B. vulgaris* (figure 2F). The highest percentage was observed in the culture medium containing the combination of both compounds, resulting in 89 % of explants with sprout induction after 21 days and 95 % after 63 days of cultivation. The explants cultivated in culture medium supplemented only with active chlorine (E₂), presented 91 % of sprout induction. In the treatment without chlorine, the explants presented lower percentage of sprouting, resulting in 73 % when only charcoal was used (E₃) and 61 % for the control treatment (figure 2F).

In this work, we did not aim at testing different plant growth regulators and their effects on adventitious rooting (auxins). However, after 63 days of *in vitro* cultivation, some explants were selected as viable for the multiplication stage, as they presented more than three sprouts (figure 4A). Nodal segments were isolated from the explants (figure 4B), and inoculated in culture medium for the multiplication of the axillary buds. The development of the axillary buds was evaluated after 21 days (figure 4C). After 36 days of cultivation, we observed the development of spontaneous adventitious roots in a few of the explants (< 10 %) in the *in vitro* condition (figure 4D). The propagules were afterwards submitted to *ex vitro* conditions in a growth chamber aiming at acclimatization (figure 4E).

Histological analysis. The histological sections of the nodal segments of *B. vulgaris* showed the presence of meristematic regions, cells of leaf primordia, stem apical meristem and groups of compacted cells. Such elements are presented in figure 5A. A high number of fibers were also observed (figure 5B). The disposition of the cortex, parenchyma and the vascular tissues are presented in figure 5C.

The stem and leaves were observed as continuous structures. The vascular tissue of the stem connects with the leaf vascular tissue, where one or more stem bundles diverge to the leaf, which might present smaller quantities of trichomes, showing normal growth and development (figure 6).

A further observation from the histological analysis was performed on the region of emergence of the adventitious roots. It occurred in association with the axillary buds (figure 7A). The adventitious roots were analyzed, from which we identified the medulla (figure 7B) and the presence of root hair (figure 7C), which facilitate the entrance of solutes to the plant. We also observed the epidermis, parenchyma, endodermis and the vascular system (figure 7D).

DISCUSSION

In vitro oxidation, contamination, survival and establishment. Our results revealed the effectiveness of using active chlorine for reducing contamination in bamboo explants. Nevertheless, the use of activated charcoal presented no effect in reducing oxidation, as 100 % of the materials were oxidized after 42 days of *in vitro* cultivation. The oxidation process is commonly associated with mechanisms of tissue cicatrization, which promote exudation of phenolic compounds in response to the injuries in the explants during their preparation and *in vitro* inoculation (Mudoj *et al.* 2013). The severity of the darkening (*i.e.*, necrosis) of the explant might vary according to factors such as the bamboo species, the tissue or organ chosen as the explant and the culture medium (Huang *et al.* 2002), the seasonality of the propagule collection (Singh *et al.* 2013). As the sources of explants were transported through a long distance, it also contributed to accelerating the oxidation process.

Despite oxidation commonly represents a negative impact to the *in vitro* cultivation of forest species (Huang *et al.* 2002, Silva *et al.* 2015), the explants of *B. vulgaris* of this study were still able to develop sprouts. The oxidation caused no damage to the axillary buds and the emerged sprouts (figure 3). Bamboo species have shown proclivity to oxidation, which not necessarily implicates in the mortality of the propagated materials (Mudoj *et al.* 2013).

Another limiting factor on the propagation of bamboos has been the high contamination with fungi and bacteria, compromising the development of the propagules. Fungal and bacterial contamination commonly affects the initial stage of the *in vitro* cultivation, compromising the continuity of the propagation (Ramanayake *et al.* 2006). Contamination has been an issue for large-scale production of species of economic interest (Singh *et al.* 2013). Therefore, we supplemented the culture medium with active chlorine and achieved considerable reduction in the contamination rate.

In general, active chlorine has been used in the asepsis stage before inoculation (Teixeira *et al.* 2006, Brondani *et*

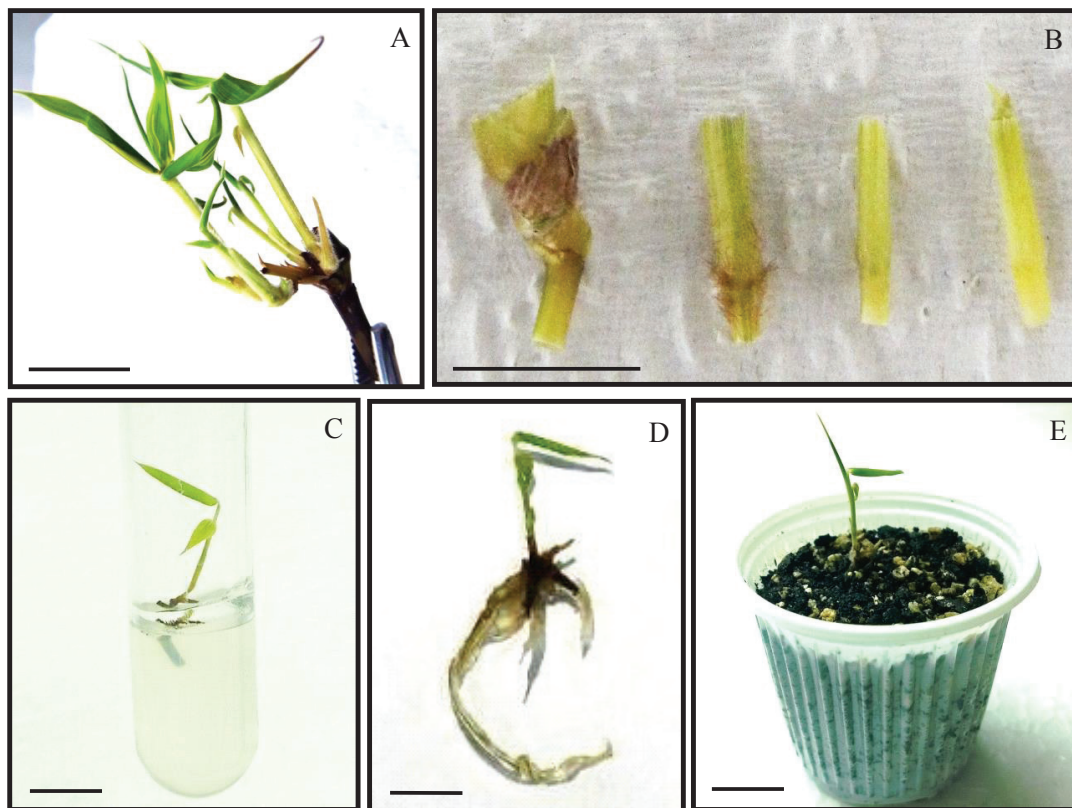


Figure 4. Details of the multiplication stage showing the sprout sectioning, *in vitro* adventitious rooting and acclimatization of *Bambusa vulgaris* explants. (A) Explant presenting multiple sprouts after 63 days of cultivation. (B) Nodal segments sectioned and selected for the multiplication of sprouts. (C) Detail of the *in vitro* sprouting after 21 days of cultivation. (D) *In vitro* adventitious rooting after 36 days of cultivation. (E) Cloned plant in acclimatization. Bar = 1 cm.

Detalles de la etapa de multiplicación que muestra la sección del brote, el enraizamiento adventicio *in vitro* y la aclimatación de los explantes de *Bambusa vulgaris*. (A) Explantes que presentan múltiples brotes después de 63 días de cultivo. (B) Segmentos nodales seccionados y seleccionados para la multiplicación de brotes. (C) Detalle del brote *in vitro* después de 21 días de cultivo. (D) Enraizamiento adventicio *in vitro* después de 36 días de cultivo. (E) Planta clonada en aclimatación. Barra = 1 cm.

al. 2013). Active chlorine is an effective compound toward the suppression of bacteria, fungi and their spores, virus and protozoa, exhibiting deleterious effects on microorganisms (Teixeira *et al.* 2006). It has been used in replacement to other compounds that are of much toxic effect, such as the mercury chloride ($HgCl_2$) and antibiotics (Jiménez *et al.* 2006, Brondani *et al.* 2013).

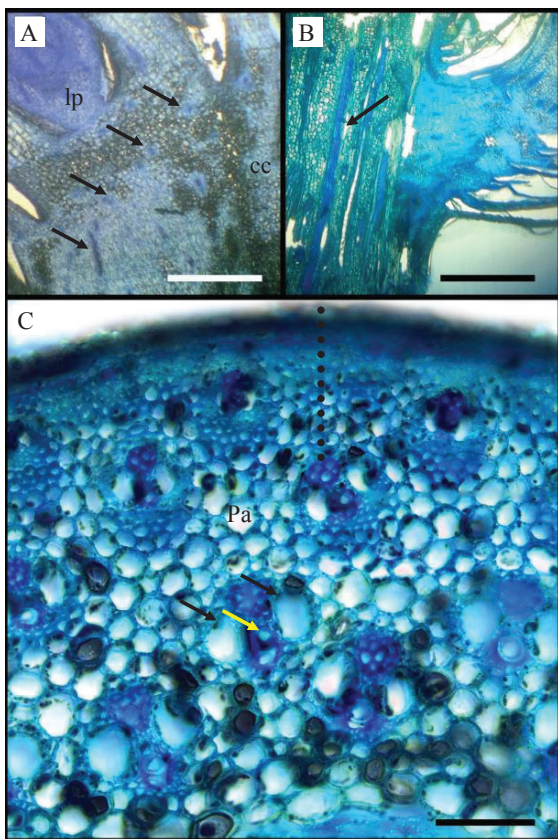


Figure 5. Anatomic structure of a nodal segment of *Bambusa vulgaris*. (A) Longitudinal section of the axillary bud evidencing cells of leaf primordia (lp), groups of compacted cells (cc). The arrows indicate the presence of multiple meristematic regions. Bar = 200 μ m. (B) Longitudinal profile of the node containing the axillary bud. The arrow indicates the presence of fibers. Bar = 200 μ m. (C) Transversal section of the nodal segment, with the dotted line evidencing the cortex (epidermis and hypodermis) and parenchyma (Pa). Details of the vascular system, with the black arrow indicating xylem and the yellow arrow the phloem. Bar = 100 μ m. Source: figure 5A according to Brondani *et al.* (2017).

Estructura anatómica de un segmento nodal de *Bambusa vulgaris*. (A) Sección longitudinal de la yema axilar que evidencia células de primordios foliares (lp), grupos de células compactadas (cc). Las flechas indican la presencia de múltiples regiones meristemáticas. Barra = 200 μ m. (B) Perfil longitudinal del nodo que contiene la yema axilar. La flecha indica la presencia de fibras. Barra = 200 μ m. (C) Sección transversal del segmento nodal, la línea discontinua que evidencia la corteza (epidermis y hipodermis) y parénquima (Pa). Detalles del sistema vascular, con la flecha negra indicando el xilema y la flecha amarilla. Barra = 100 μ m. Fuente: figura 5A de acuerdo con Brondani *et al.* (2017).

The use of active chlorine in our study implicated in partial elimination of the contamination with microorganisms. Similarly, contamination with microorganisms has been variable among different studies with bamboos using active chlorine, such as 55 % in *Bambusa ventricosa* McClure (Wei *et al.* 2015), 80.5 % (García *et al.* 2004), 91 % (Marulanda *et al.* 2002) and 95 % (Jiménez *et al.* 2006) in *Guadua angustifolia* Kunth and 100 % in *Bambusa tulda* Roxb (Mishra *et al.* 2008). Similarly, the microbial contamination was reduced to 55 % in *B. ventricosa* with NaClO and to 20 % with $HgCl_2$ (Wei *et al.* 2015). Therefore, the responses of the explants to germicides also depend on the bamboo provenance and the genotype used for propagation (Brondani *et al.* 2013), as the gene expression machinery of each genotype confers distinct resistance degrees to the microorganisms.

The high rates of contamination reported by different studies might be associated with endophytic microorganisms from bamboos (Singh *et al.* 2013) that are exuded to the culture medium after tissue sectioning, compromising the development of the explant and reducing the *in vitro* survival of the plant material. Contamination by fungi fully compromises the explants; however, bacterial contamination or later manifestation might be controlled under certain conditions, occasionally enabling the continuity of the cultivation of the explant.

Besides reduction in contamination rates, the use of active chlorine might have had a positive effect on the survival of the explants of *B. vulgaris*. Cl⁻ is considered an essential ion, which influences the photosynthetic reactions and cleavage of the water molecule, releasing oxygen (Her-



Figure 6. Longitudinal section of one leaf primordium of *Bambusa vulgaris*. The arrow indicates the presence of trichomes (tr) on the epidermis. Bar = 200 μ m.

Sección longitudinal de un primordio de hoja de *Bambusa vulgaris*. La flecha indica la presencia de tricomas (tr) en la epidermis. Barra = 200 μ m.

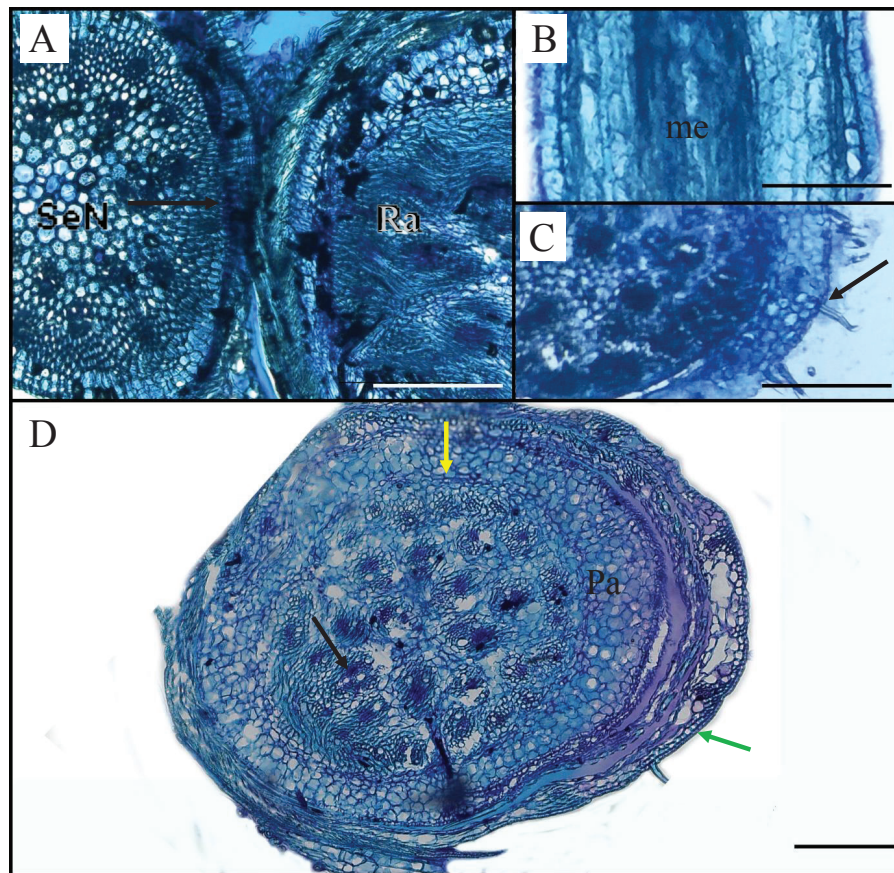


Figure 7. Anatomic structure of adventitious root from *Bambusa vulgaris*. (A) Transversal section of the connection between the adventitious root (Ra) with the nodal segment (SeN) as indicated by the arrow. (B) Longitudinal section evidencing the medulla (me). (C) Transversal sections of the root. The arrow indicates the presence of root hair on the adventitious roots (Bar = 200 µm). (D) Transversal sections of the root evidencing details of the epidermis in green arrows. The parenchyma (Pa) and endodermis are indicated by the yellow arrow. The vascular system is indicated with the black arrow. Bar = 100 µm.

Estructura anatómica de raíz adventicia de *Bambusa vulgaris*. (A) Sección transversal de la conexión entre la raíz adventicia (Ra) con el segmento nodal (SeN), como se indica por la flecha. (B) Sección longitudinal que evidencia el médula (me). (C) Sección transversal de la raíz, la flecha indica la presencia de raíz de pelo en las raíces adventicias (barra = 200 µm). (D) Sección transversal de la raíz que evidencia detalles de epidermis con la flecha verde, parénquima (Pa), endodermis con la flecha amarilla y sistema vascular con la flecha negra. Barra = 100 µm.

dean *et al.* 2016). Na^+ stimulates the growth by intensifying cellular expansion (Bassil *et al.* 2012). Effectively, in our work, the highest survival rates were obtained when active chlorine was added to the culture medium (68 % when only chlorine was supplemented to the culture medium and 42 % with the supplementation of both chlorine and charcoal). It might also have contributed to the higher percentage of sprout induction (91 % of explants) from the medium with supplementation of chlorine only. Other studies have reported similar trends, implying beneficial effects from the use of chlorine in sprout induction and vigor of the explants of bamboos (García *et al.* 2004).

Despite the beneficial effects of active chlorine in the reduction of contamination and increase of survival and sprouting, low rates of explant establishment were achieved in our study, as well as frequently reported by others. The highest rates of establishment (16 %) were achieved

with the treatment with only active chlorine, once more corroborating its beneficial effect toward the *in vitro* cultivation of *B. vulgaris*. Therefore, we recommend that the culture medium should be supplemented with active chlorine (0.004 %) in order to achieve better results for the *in vitro* propagation of the species. Such recommendation might also be extended to other bamboo species, as well as other trees. However, further assessment of methods for more effective reduction of the contamination and higher establishment of explants is necessary.

Spontaneous occurrence of adventitious rooting. At 63 days of cultivation, a few explants were selected for the multiplication phase, as they presented more than three sprouts (< 10 % of the explants) (figure 4A). After 36 d, we observed the development of adventitious roots in a few of the sprouts cultivated in the multiplication medium. Subsequently, the

sprouts were submitted to *ex vitro* conditions for acclimatization. The adventitious rooting occurred without supplementation of the culture medium with plant growth regulators of the auxin group such as indole-3-butyric acid (IBA) and might be explained by the accumulation of endogenous auxins in the explants (Ramanayake *et al.* 2006). The natural auxin accumulation might have increased metabolic rates and promoted the development of adventitious roots on the sprouts (Kapoor and Rao 2006). Low rooting rates are major issues encountered during the *in vitro* culture of bamboo (Ramanayake *et al.* 2006, Singh *et al.* 2013); necrosis may occur in some cases (Kapoor and Rao 2006). However, the development of spontaneous adventitious roots was also observed in nodal segments of *Bambusa bambos* var. *gigantea* Bennet and Gaur (Kapoor and Rao 2006) and *G. angusifolia* (Jiménez *et al.* 2006). The use of charcoal in the culture medium may have contributed to the rooting of the explant, as it conditioned it to a darker environment, suitable for the emergence of roots (George *et al.* 2008). Nevertheless, further work is required to effectively test for adventitious rooting ability of explants containing axillary buds of *B. vulgaris*, as protocols for such purpose remain scarce for the species. Concentrations of plant growth regulators such as IBA and α -naphthalene acetic acid (NAA) combined with cytokinins need to be tested for such goal (Singh *et al.* 2013).

Histological analysis. The anatomical analysis revealed that the explants contained the basic cell structure necessary for the development of new sprouts and roots. Histological sections of the nodal segments of *B. vulgaris* showed evidence of the presence of meristematic regions, cells of leaf primordia, stem apical meristem and groups of compacted cells, as shown in figure 5. The top of the bamboos presents only primary growth divided into the following regions: cortex, parenchyma and vascular bundles, in which the cortex covers the epidermis and hypodermis (Ray *et al.* 2004).

A high number of fibers were also observed (figure 5B). Fibers are made of sclerenchymatic tissue and are characterized by their long, tapered, forked shape and thickened walls, composed of lignin and various microfibril layers. The fibers contribute for structural support and flexibility of the stems (Ray *et al.* 2004).

The connection between the vascular system of the stem and the leaves, where one or more vascular bundles are oriented to the leaves, was evidenced from the histological sections (figure 7A). Therefore, stem and leaves are continuous structures. The presence of trichomes was evident from the histological analysis (figure 7C). Trichomes are common structures in bamboo leaves (Soderstrom and Ellis 1988), and the presence of smaller quantities of trichomes is a common feature observed in explants cultivated *in vitro* (Machado *et al.* 2014).

The explants that developed adventitious roots were analyzed with light microscopy. The emergence of the

root occurred from the nodal region in association with the axillary buds. Adventitious roots are encountered in all vascular plants, although in bamboos, they are generally originated from the stem (Kapoor and Rao 2006). We observed that the adventitious root arises at the nodal segment connection (Figure 7A), and its anatomical structure is systematically organized, beginning with the epidermis, cortex, vascular tissues and the medulla. We also observed root hair on the histological sections (figure 7C). Root hairs are important structures as they increase the surface area of the root, enabling a more efficient absorption of water and nutrients (Libault *et al.* 2010). They showed normal growth and development.

CONCLUSIONS

The active chlorine promoted the reduction of fungal and bacterial contamination of the explants and increased the survival and development of sprouts from the explants. The activated charcoal promoted no effect in avoiding the oxidation of the materials; however, the oxidation caused no damage to axillary buds and sprouts of *B. vulgaris*.

From the experiments, we obtained a single explant with adventitious rooting, even without the application of plant growth regulators. Such event was used in a histological characterization, showing evidences of the presence of meristematic regions and the emergence of adventitious roots from the nodal region in association with axillary buds.

Our protocol might be potentially applicable for the *in vitro* propagation of *B. vulgaris* aiming at the cloning of selected adult matrices of *B. vulgaris*, as well as other bamboos. Further tests are necessary to improve explant establishment and promote adventitious rooting of the materials.

ACKNOWLEDGMENTS

To the National Counsel of Technological and Scientific Development – CNPq (Furlan, F.C.; Konzen, E.R.), Coordination for Improvement of Higher Education Personnel – CAPES (Gavilan, N.H.; Oliveira, L.S.) and PAEC OEA/GCUB (Zorz, A.Z.) for the financial support and scholarships for the students.

REFERENCES

- Bakshi M, C Tiwari, S Razvi. 2015. Conservation of an important montane bamboo *Thamnochalamus falconeri*, Hook.f. ex Munro through axillary bud proliferation. *Journal of Forest Research* 26(1): 179-185.
- Bassil E, A Coku, E Blumwald. 2012. Cellular ion homeostasis: emerging roles of intracellular NHX Na⁺/H⁺ antiporters in plant growth and development. *Journal of Experimental Botany* 63(16): 5727-5740.
- Brondani GE, LS Oliveira, FC Furlan, AS Ribeiro. 2017. Estabelecimento *in vitro* de *Bambusa vulgaris* Schrad. ex J.

- C. Wendl e *Dendrocalamus asper* (Schult. et Schult. F.) Backer ex K. Heyne. In Drummond PM, G Wiedman eds. *Bambus no Brasil: da biologia à tecnologia*. Rio de Janeiro, Brasil. ICH. p. 86-102.
- Brondani GE, LS Oliveira, T Bergonci, AE Brondani, FAM França, ALL Silva, AN Gonçalves. 2013. Chemical sterilization of culture medium: a low cost alternative to *in vitro* establishment of plants. *Scientia Forestalis* 41(98): 257-264.
- Garcia MB, C Ros, Y Castellanos, M Silvio, RV Feria. 2004. Efecto de diferentes métodos de desinfección en el establecimiento *in vitro* de *Guadua angustifolia* Kunth. *Biotechnology Vegetal* 4(4): 237-242.
- George EF, MA Hall, GJ de Klerk. 2008. *Plant propagation by tissue culture*. v. 1. 3ª ed. Dordrecht, Netherlands. Springer. 501 p.
- Herdean A, E Teardo, AK Nilsson, BE Pfeil, ON Johansson, R Ünnep, G Nagy, O Zsiros, S Dana, K Solymosi, G Garab, I Szabó, C Spetea, B Lundin. 2016. A voltage-dependent chloride channel fine-tunes photosynthesis in plants. *Nature Communications* 7(11654): 1-11.
- Huang LC, YL Lee, BL Huang, CI Kuo, JF Shaw. 2002. High polyphenol oxidase activity and low titratable acidity in browning bamboo tissue culture. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant* 38(4): 358-365.
- Jiménez VM, J Castilho, E Tavares, E Guevara, M Montiel. 2006. *In vitro* propagation of the neotropical giant bamboo, *Guadua angustifolia* Kunth, through axillary shoot proliferation. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 86(3): 389-395.
- Kapoor P, IU Rao. 2006. *In vitro* rhizome induction and plantlet formation from multiple shoots in *Bambusa bambos* var. *gigantea* Bennet and Gaur by using growth regulators and sucrose. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 85(2): 211-217.
- Karnovsky MJ. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology* 27(2): 137-138.
- Libault M, L Brechnmacher, J Cheng, D Xu, G Stacey. 2010. Root hair systems biology. *Trends in Plant Science* 15(11): 641-650.
- Machado MP, ALL Silva, LA Biasi, C Deschamps, JC Bessalho Filho, F Zanette. 2014. Influence of calcium content of tissue on hyperhydricity and shoot-tip necrosis of *in vitro* regenerated shoots of *Lavandula angustifolia* Mill. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 57(5): 636-643.
- Marulanda ML, P Marquez, X Londono. 2002. AFLP analysis of *Guadua angustifolia* (Poaceae: Bambusoideae) in Columbia with emphasis on the coffee region. *Journal of the American Bamboo Society* 16(1): 32-42.
- Mishra Y, PK Patel, S Yadav, F Shirin, AS Ansari. 2008. A micropropagation system for cloning of *Bambusa tulda* Roxb. *Scientia Horticulture* 115(3): 315-318.
- Mudozi KD, SP Saikia, A Goswami, A Gogoi, D Bora, M Borthakur. 2013. Micropropagation of important bamboos: a review. *African Journal of Biotechnology* 12(20): 2770-2785.
- Murashige T, F Skoog. 1962. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum* 15(3): 473-497.
- Ray AK, SK Das, S Mondal, P Ramachandrarao. 2004. Microstructural characterization of bamboo. *Journal of Materials Science*. 39(3): 1055-1060.
- Ramanayake SMSD, VN Meemaduma, TE Weerawardene. 2006. *In vitro* shoot proliferation and enhancement of rooting for the large-scale propagation of yellow bamboo (*Bambusa vulgaris* Striata). *Scientia Horticulture* 110(1): 109-113.
- Sakai WS. 1973. Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue O. *Stain Technology* 48(5): 247-249.
- Silva ALL, AL Gollo, GE Brondani, MA Horbach, LS Oliveira, MP Machado, KKD Lima, JL Costa. 2015. Micropropagation of *Eucalyptus saligna* Sm. from cotyledonary nodes. *Pakistan Journal of Botany* 47(1): 311-318.
- Singh SR, R Singh, S Kalia, S Dalal, AK Dhawan, RK Kalia. 2013. Limitations, progress and prospects of application of biotechnological tools in improvement of bamboo – a plant with extraordinary qualities. *Physiology and Molecular Biology of Plants* 19(1): 21-41.
- Soderstrom TR, RP Ellis. 1988. The position of bamboo genera and allies in a system of grasses classification. In Soderstrom TR, KW Hilu, CS Campbell, ME Barkworth eds. *Grass systematics and evolution*. Washington DC, USA. Smithsonian Institution Press. p. 225-238.
- Teixeira SL, JM Ribeiro, MT Teixeira. 2006. Influence of NaClO on nutrient medium sterilization and on pineapple (*Ananas comosus* cv Smooth cayenne) behavior. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 86(3): 375-378.
- Wei Q, J Cao, W Qian, M Xu, Z Li, Y Ding. 2015. Establishment of an efficient micropropagation and callus regeneration system from the axillary buds of *Bambusa ventricosa*. *Plant Cell, Tissue, and Organ Culture* 22(1): 1-8.

Recibido: 11.04.17
Aceptado: 20.11.17

Impacts of roads and trails on floral diversity and structure of Ganga-Choti forest in Kashmir Himalayas

Impactos de caminos y senderos en la diversidad de flora y la estructura del bosque de Ganga-Choti en Cachemira, Himalaya

Hamayun Shaheen **, Amra Riffat ^a, Maria Salik ^a, Syeda Sadiqa Firdous ^a

*Corresponding author: ^aUniversity of Azad Jammu and Kashmir, Department of Botany, Muzaffarabad, 13100 Pakistan, phone: +92-344-5952552, hamayunmaldial@yahoo.com

SUMMARY

Roads and trails bring deteriorating changes in the structure and composition of forests. The present study investigated the impact of roads and trails on floral diversity and structure of Ganga Choti forest, Kashmir. Phytosociological attributes using systematic quadrat sampling were recorded and analyzed using multivariate ordination techniques including Principal Component Analysis and Cluster Analysis. The total number of species found in the area was 101 belonging to 47 plant families. The dominant family was Poaceae followed by Labiateae, Asteraceae and Rosaceae. The dominant species of the area included *Pinus wallichiana*, *Abies pindrow*, *Viburnum grandiflorum*, *Sarcococca saligna*, *Poa alpina*, *Fragaria nubicola*, *Onychium japonicum* and *Poa pratensis*. The dominant life form was Hemicryptophyte (31.68 %), whereas leaf spectra class was Microphyll (30.69 %). The average diversity value was 3.39 with a maximum of 3.71 at the control site and 3.08 at the disturbed site. Average tree density was 505/ha with a maximum of 680/ha at the control site and a minimum of 330/ha at the disturbed site. Intense deforestation was indicated by a stump density value of 330/ha. Results revealed that roads and trails have adversely affected the composition and structure of vegetation with high pressure on keystone tree species. Disturbed sites showed lower values of diversity indices, species richness and regeneration synchronized with high deforestation, overgrazing, erosion and increased frequency of invasive species. The study area needs immediate attention of the management for conservation of local forests by minimizing the impacts of roads and trails.

Key words: deforestation, Himalayas, species diversity, overgrazing.

RESUMEN

Los caminos y senderos deterioran la estructura y composición de los bosques. El presente estudio investigó el impacto de los caminos y senderos en la diversidad de flora y la estructura del bosque de Ganga Choti, Cachemira. Los atributos fitosociológicos se registraron mediante muestreo cuadrado sistemático. Los atributos fitosociológicos se registraron utilizando un muestreo cuadrado sistemático y se analizaron mediante técnicas de ordenación multivariante, que incluyeron análisis de componentes principales y análisis de conglomerados. Se encontraron 101 especies plantas en el área, pertenencias a 47 familias. La familia dominante fue Poaceae seguida de Labiateae, Asteraceae y Rosaceae. Las especies dominantes del área incluyeron *Pinus wallichiana*, *Abies pindrow*, *Viburnum grandiflorum*, *Sarcococca saligna*, *Poa alpina*, *Fragaria nubicola*, *Onychium japonicum* y *Poa pratensis*. La forma de vida dominante fue hemiptófito (31,68 %), mientras que la clase de espectros de hojas fue microfila (30,69 %). El valor de diversidad promedio fue 3,39 con un máximo de 3,71 en el sitio de control y 3,08 en el sitio alterado. La densidad promedio de árboles por hectárea fue de 505 con un máximo de 680 en el sitio de control y un mínimo de 330 en el sitio alterado. La deforestación intensa fue indicada por un valor de densidad de tocones por hectárea de 330. Los resultados revelaron que los caminos y senderos han afectado adversamente la composición y la estructura de la vegetación con alta presión sobre especies clave de árboles. Los sitios alterados mostraron valores menores de índices de diversidad, riqueza de especies y regeneración, sincronizados con alta deforestación, pastoreo excesivo, erosión y mayor frecuencia de especies invasoras. El área de estudio necesita una atención inmediata de la administración para la conservación de los bosques locales para minimizar los impactos de los caminos y senderos.

Palabras clave: deforestación, Himalaya, diversidad de especies, sobrepastoreo.

INTRODUCTION

Forest paths and trails strongly influence plant species composition in natural forests (Godefroid and Koedam 2004). Road infrastructure, and the access that it provides,

degrades forest ecosystem by increasing edge habitats, reducing forest cover, increasing agricultural expansion, promoting migration and forestland encroachment (Verburg *et al.* 2004). Roads affect forest ecosystem by altering the level of available light, water, drainage patterns,

soil structure and soil nutrients, and act as a barrier to migration and dispersal (van-Wyk and Smith 2001). Major impact on forest ecosystem regarding function is due to alteration of microclimate and the isolation of ecosystem patches by causing fragmentation and creating edges (Hill and Pickering 2006).

Road constructions also affect the impact on conservation potential of the area with secondary impacts such as people influx, economic development and construction activities. The invasion of alien weeds and invasive plants is another major issue associated with road development (Hua *et al.* 2013). Roads are the major source of landslides and sediment loss as well (Pietikainen 2006). Flow of surface and ground water and nutrients is affected by trails changing the geomorphic processes and sediment loads. Roads provide an easy passageway to nomads as livestock rearing has been the main source of livelihood in Himalayas for centuries (Kumar *et al.* 2001). Effects of trampling may exceed up to one meter from the trail edge by causing compaction of leaf litter and soil, reducing the abundance of woody and herbaceous plants (Nilsson 2001).

Population rise has resulted in exceeding forest use beyond the carrying capacity of the forest ecosystem in Kashmir Himalayas. Roads and trails are the easy passageways for the population to access the forest area for their needs, resulting into forest degradation (Shameem *et al.* 2010). The study area has four link roads and numerous trails used for the movement of locals and their livestock. The current study is based on the hypothesis that roads and trails have significant deteriorating consequences on forest structure and species diversity in the study area. Furthermore, roads and trails are associated with increased anthropogenic forest disturbances such as logging, over-

grazing and erosion affecting floral diversity and forest structure. The specific objective of the study is to investigate the effects of roads and trails on floral diversity, species composition, richness, community maturity and evenness of forest stands. It was further aimed at analyzing the impact of anthropogenic pressure regarding deforestation, overgrazing and soil degradation on the phytosociological attributes of forest vegetation.

METHODS

The study area lies in Azad Jammu and Kashmir in Pir Panjal Sub range of western Himalayas. Sudhan Galli is located at an elevation of 2300 m at 34°04'34.92" N latitude and 73°44'54.52" E Longitude (figure 1). Topographically the entire area is mountainous, generally sloping from northeast to southwest covered with moist temperate forest vegetation. Annual precipitation is about 1,500 millimeter. May and June are the hottest months with average temperature of 20-25 °C, while December and January are the coldest months with heavy snowfall and freezing temperature (Pak-Met 2014). The study was carried out during May-August 2016. Four forest sites were selected for the study including two disturbed and two control sites. The altitude, latitude and longitude of all study sites were recorded. The effect of roads and trails on vegetation distribution was investigated by placing quadrates along trails and roads. The quadrats were laid 5-20 m away from the trails and 5-50 m away from the roads. The quadrat size of 1 m × 1 m was used for the herbs, whereas for trees and shrubs quadrats size was 20 m × 20 m and 5 m × 5 m respectively. Vegetation attributes were recorded including density, frequency and cover. Phytosociological attributes



Figure 1. Map of the study area (Right) and satellite imagery of study sites (Left).

Mapa del área de estudio (derecha) e imágenes satelitales de los sitios de estudio (izquierda).

including Importance Value Index, Diversity, Evenness, Richness and maturity were calculated following standard protocols (Cox 1967, Ahmed and Shaukat 2012). Visual indicators such as hoof marks, animal excreta, browsed vegetation, eroded area and signs of trampling were used to determine grazing intensity. Deforestation rate was recorded by counting the number of stumps, whereas regeneration rate was calculated by counting the number of seedlings (Shaheen *et al.* 2011). Results were statistically analyzed by using Multivariate ordination techniques including Principal Component Analysis and Cluster Analysis (ter-Braak and Smilaur 1998).

RESULTS

A total of 101 plants were recorded from the study area belonging to 46 families. The dominant family was Poaceae with 11 species followed by Lamiaceae or Labiateae, Asteraceae and Rosaceae with nine members each. Pteridaceae displayed five species, whereas Pinaceae and Polygonaceae showed four species each. The dominant

species of the area included *Pinus wallichiana* and *Abies pindrow* with IVI values of 79.44 and 67.9, respectively, followed by *Viburnum grandiflorum* (36.83), *Sarcococca saligna* (19.8), *Poa alpina*, *Fragaria nubicola*, *Onychium japonicum*, *Poa pratensis* and *Oxalis corniculata*. Hemicryptophytes was the dominated life form class having a percentage of 31.68 followed by Phanerophytes (18.8 %) and Geophytes (16.8 %). Microphylls were the dominant leaf spectrum class with a percentage of 30.69 followed by Mesophyll (28.7 %) and Nanophylls (26.7 %) (table 1).

The number of species was higher (65) in the control sites range as compared to disturbed sites (43). Density, frequency and cover values recorded for the disturbed sites were also lower than those of control sites (table 2). The Average Shannon diversity value in the area was 3.39 with a maximum of 3.89 recorded at control site 2, whereas a minimum of 2.93 at disturbed site 1. The disturbed sites showed lower values (0.97) as compared with the control sites (3.71). Simpson diversity was calculated to be 0.97. Average evenness was 0.86 with a maximum of 0.94 at control site 2, whereas a minimum of 0.78 at dis-

Table 1. Floristic composition, importance values, life form and leaf spectra of studied sites.

Composición florística, valores de importancia, forma de vida y espectros foliares en los sitios estudiados.

	Species Name	Family	Life form	Leaf spectrum	Importance value
1	<i>Abies pindrow</i> Royle	Pinaceae	MP	L	44.88
2	<i>Achillea millefolium</i> L.	Asteraceae	H	L	0.70
3	<i>Adiantum venustum</i> D. Don	Adiantaceae	G	L	1.47
4	<i>Aesculus indica</i> Wall. Ex Camb.	Hippocastinaceae	MP	Me	1.98
5	<i>Ajuga bracteosa</i> Wall. ex Benth.	Lamiaceae	TH	Mi	0.50
6	<i>Arisaema flavum</i> (Forsk.) Schott.	Araceae	G	Me	2.10
7	<i>Arisaema jacquemontii</i> Blume	Araceae	G	Me	1.25
8	<i>Aristolochia punjabensis</i> Lace	Aristolochiaceae	L	Mi	0.96
9	<i>Artemisia dubia</i> Wall. ex Besser	Asteraceae	H	N	0.10
10	<i>Arthroxon prinodes</i> (Steud.)	Poaceae	H	N	2.92
11	<i>Asplenium adiantum-nigrum</i> L.	Adiantaceae	G	L	1.28
12	<i>Aster himalaicus</i> C.B. Clarke	Asteraceae	H	Mi	0.30
13	<i>Berberis lycium</i> Royle.	Berberidaceae	NP	N	2.54
14	<i>Bergenia ciliata</i> (Haw.) Sternb.	Saxifragaceae	H	Me	0.73
15	<i>Bistorta amplexicaulis</i> (D. Don)	Polygonaceae	H	Mi	3.45
16	<i>Bupleurum falcatum</i> Linn.	Umbelliferae	TH	N	0.66
17	<i>Calamintha umbrosa</i> Fisch. et Meyer	Lamiaceae	H	Mi	1.46
18	<i>Caltha alba</i> Jacq.ex.Camb.	Ranunculaceae	CH	Me	0.15
19	<i>Caltha palustris</i> L.	Ranunculaceae	CH	Me	1.21
20	<i>Cedrus deodara</i> (Roxb. ex D. Don)	Pinaceae	MP	L	0.35

Continue

Table 1 Continued

21	<i>Chrysopogon echinulatus</i> (Nees)	Poaceae	H	N	0.20
22	<i>Cichorium intybus</i> L.	Asteraceae	CH	Me	0.25
23	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Asteraceae	TH	Ma	4.79
24	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	Convolvulaceae	L	Me	0.18
25	<i>Conyza bonariensis</i> L.	Asteraceae	TH	Mi	0.92
26	<i>Cotoneaster rosea</i> Edgew.	Rosaceae	NP	L	0.32
27	<i>Cynodon dactylon</i> L.	Poaceae	H	N	1.28
28	<i>Cynoglossum glochidiatum</i> Wall. ex. Benth.	Boraginaceae	TH	Mi	1.21
29	<i>Cyperus compressus</i> L.	Cyperaceae	G	N	0.23
30	<i>Dactylis glomerata</i> L.	Poaceae	H	N	2.79
31	<i>Desmodium elegans</i> DC.	Papilionaceae	NP	Me	1.20
32	<i>Digitaria sanguinalis</i> (Linn.)	Poaceae	H	N	0.84
33	<i>Dryopteris juxtaposita</i> Christ.	Pteridaceae	H	N	0.23
34	<i>Dryopteris stewartii</i> More	Pteridaceae	G	Me	4.48
35	<i>Duchesnea indica</i> (Andrews)	Rosaceae	H	Mi	3.53
36	<i>Elaeagnus umbellata</i> Thunb.	Elaeagnaceae	NP	Mi	0.47
37	<i>Equisetum arvense</i> L.	Equisetaceae	TH	N	0.47
38	<i>Erigeron multiradiatus</i> Benth. ex C. B. Clarke	Asteraceae	TH	Mi	0.40
39	<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	Euphorbiaceae	CH	Mi	0.19
40	<i>Fragaria nubicola</i> Lindl.	Rosaceae	H	Mi	9.46
41	<i>Galium aparine</i> L.	Rubiaceae	TH	N	3.72
42	<i>Gentiana kurroo</i> Royle	Gentianaceae	TH	N	0.89
43	<i>Geranium wallichianum</i> D. Don. ex. Sweet.	Geraniaceae	H	Mi	3.61
44	<i>Hedera helix</i> auct.	Araliaceae	L	Me	1.58
45	<i>Hedera himalaica</i> Tobler	Araliaceae	L	Me	0.58
46	<i>Impatiens bicolor</i> L.	Balsaminaceae	G	Me	4.11
47	<i>Impatiens edgeworthii</i> Hook. f., Fl. Brit. Ind.	Balsaminaceae	G	Me	1.58
48	<i>Indigofera heterantha</i> Wall.ex Brandi	Papilionaceae	NP	N	1.91
49	<i>Isodon rugosus</i> Wall. ex Benth.	Lamiaceae	MC	Me	2.88
50	<i>Jasminum humile</i> L.	Oleaceae	H	N	2.29
51	<i>Lilium polyphyllum</i> D. Don	Liliaceae	G	Mi	0.38
52	<i>Lonicera quinquelocularis</i> Hardwicke	Caprifoliaceae	MC	Me	1.80
53	<i>Machilus odoratissima</i> Wall. ex Nees	Lauraceae	MP	Me	2.34
54	<i>Micromeria biflora</i> Benth	Lamiaceae	TH	L	1.00
55	<i>Nepeta erecta</i> Boyle ex Benth.	Lamiaceae	CH	Mi	4.89
56	<i>Oenothera rosea</i> L Her. Ex Ait	Onagraceae	CH	Mi	0.86
57	<i>Onychium japonicum</i> Thunb.	Pteridaceae	G	L	5.83
58	<i>Origanum vulgare</i> L.	Lamiaceae	H	Mi	0.77
59	<i>Oxalis corniculata</i> L.	Oxalidaceae	H	N	4.32
60	<i>Phalaris paradoxa</i> Lion.	Poaceae	TH	N	1.30
61	<i>Picea smithiana</i> (Wall.) Boiss	Pinaceae	MP	L	2.77

Continue

Table 1 Continued

62	<i>Pinus wallichiana</i> A B. Jackson	Pinaceae	MP	L	45.66
63	<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantaginaceae	H	Mi	1.43
64	<i>Plantago major</i> L.	Plantaginaceae	H	Me	3.88
65	<i>Poa alpina</i> L.	Poaceae	H	N	7.55
66	<i>Poa pratensis</i> L.	Poaceae	H	N	3.48
67	<i>Polygonum aviculare</i> L.	Polygonaceae	H	L	3.73
68	<i>Polygonum nepalense</i> Meisner.	Polygonaceae	G	Me	0.87
69	<i>Potentilla anserina</i> L.	Rosaceae	H	N	0.85
70	<i>Prunella vulgaris</i> L.	Lamiaceae	TH	Mi	2.61
71	<i>Prunus padus</i> L.	Rosaceae	MP	Me	2.31
72	<i>Pteris cretica</i> L.	Pteridaceae	G	Mi	2.29
73	<i>Pteris vittata</i> L.	Pteridaceae	G	Mi	1.40
74	<i>Quercus incana</i> Roxb.	Fagaceae	MP	Me	2.81
75	<i>Ranunculus muricatus</i> L.	Ranunculaceae	CH	Me	2.62
76	<i>Rosa macrophylla</i> Lindl.	Rosaceae	L	Mi	0.57
77	<i>Rubus arcticus</i> L.	Rosaceae	Np	Mi	0.20
78	<i>Rubus fruticosus</i> L.	Rosaceae	Np	Mi	2.06
79	<i>Rumex nepalensis</i> Spreng.	Polygonaceae	CH	Mi	4.95
80	<i>Salvia lanata</i> Roxb.	Lamiaceae	CH	Me	0.41
81	<i>Sambucus wightiana</i> Wall.ex Wight et Arn.	Sambucaceae	CH	Me	0.65
82	<i>Sarcococca saligna</i> (D.Don) Muell. Arg.	Buxaceae	NP	Me	7.46
83	<i>Sauromatum venosum</i> (Ait.) Schott.	Araceae	G	Me	0.31
84	<i>Sedum ewersii</i> Ledeb.	Crassulaceae	G	Mi	0.15
85	<i>Sibbaldia cunneata</i> O.kunz	Rosaceae	H	N	0.68
86	<i>Sisymbrium irio</i> L.	Brassicaceae	TH	Mi	0.44
87	<i>Skimmia laureola</i> DC	Rutaceae	NP	Me	2.67
88	<i>Solanum nigrum</i> L.	Solanaceae	CH	Ma	0.56
89	<i>Stellaria media</i> L.	Caryophyllaceae	H	N	2.13
90	<i>Tagetes minuta</i> L.	Asteraceae	TH	N	0.19
91	<i>Taraxacum officinale</i> Weber	Asteraceae	H	Mi	2.29
92	<i>Themeda anathera</i> (Nees) Hack.	Poaceae	H	N	0.19
93	<i>Thymus linearis</i> Benth.	Lamiaceae	CH	Mi	1.36
94	<i>Trifolium repens</i> L.	Poaceae	H	N	8.67
95	<i>Urtica dioica</i> L.	Urticaceae	H	Me	2.46
96	<i>Valeriana pyrolifolia</i> Decne.	Valerianaceae	G	Mi	0.20
97	<i>Verbascum thapsus</i> L.	Scrophulariaceae	TH	Ma	0.63
98	<i>Viburnum grandiflorum</i> Wall. ex DC	Caprifoliaceae	NP	Me	19.74
99	<i>Viola canescens</i> Wall. ex.Roxb.	Violaceae	G	Mi	5.76
100	<i>Viola odorata</i> L.	Violaceae	H	Mi	0.96
101	<i>Vulfia myrosus</i> L.	Poaceae	H	N	0.88

Life form. MP: Megaphanerophytes= 7.69 %. MC: Microphanerophytes= 1.92 %. NP: Nanophanerophytes= 10.57 %. CH: Chamaephytes = 12.5 %. TH: Therophytes = 14.42 %. G: Geophytes = 17.30 %. L: Liana = 4.807 %. H: Hemicryptophytes = 30.7 %.

Leaf spectra. Ma: Macrophyll = 2.88 %. Me: Mesophyll = 28.84 %. Mi: Microphyll = 30.76 %. L: Leptophyll = 11.53 %. N: Nanophyll = 25.96 %.

turbed site 1. Average richness recorded for the area was 1.81 with a maximum richness value of 2.23 at disturbed site 1, whereas a minimum value of 1.48 at disturbed site 2. The disturbed sites showed lower values of maturity index (25.75) when compared with 34.6 at control sites. The average maturity value recorded from the area was 30.17 with a minimum of 23.13 at disturbed site 1, whereas a maximum of 42.22 at control site 2. None of the forest sites was found to be mature (> 60 %) as the average maturity index values for the investigated area was 30.18. Relatively higher values were reported at control sites (34.6) than those reported for disturbed sites (25.75) revealing the negative impact of roads and trails on the forest (table 2).

Forest stands showed tree density of 505/ha with a maximum of 760/ha at control site 1, whereas a minimum of 200/ha at disturbed site 2. The disturbed sites showed lower density values (330/ha) as compared with 680/ha at control sites. Intense deforestation and logging were indicated at the disturbed sites with a stump density value of 520/ha as compared with the 150/ha at control sites. Average stump density recorded from the area was 335/ha

with maximum stump density of 600/ha at disturbed site 2, whereas a minimum of 100/ha at control site 2. Average stem/stump value recorded from the area was 2.78 with a maximum value of 6 at control site 2, whereas a minimum value of 0.3 at disturbed site 2. Regeneration value in the area was 290 seedling/ha with a maximum of 500/ha at control site 2, whereas a minimum of 0/ha at disturbed site 2. The disturbed sites showed lower regeneration rate (130/ha), compared with 430/ha at control sites (table 3).

Disturbed sites showed higher grazing intensity placed in grazing classes 2 and 3 showing maximum hoof marks, animal excreta and browsed vegetation. Control sites showed relatively lower grazing pressure. Disturbed site 1 was highly eroded and placed in class 3, while disturbed site 2 was moderately eroded and placed in class 2, within erosion classes. No visible effect of erosion was observed at the control sites.

PCA axis explained 94 % variance in the data indicating the statistical strength of the test. PCA Biplot showed dominant species of the area separated away along the X-axis; i.e., *Pinus wallichiana* and *Abies pindrow* representing their ultra-dominance. *Viburnum grandiflorum*, *Poa*

Table 2. Phytosociological parameters of forest communities from the study area.

Parámetros fitosociológicos de las comunidades forestales del área de estudio.

Study Site	Specie number	Simpson diversity	Shannon diversity	Richness	Evenness	Maturity Index
Control 1	68	0.94	3.53	1.86	0.84	26.98
Control 2	63	0.98	3.89	1.66	0.94	42.22
Average control	65.5	0.96	3.71	1.76	0.89	34.60
Disturbed 1	43	0.99	2.93	2.23	0.78	23.13
Disturbed 2	40	0.97	3.22	1.48	0.87	28.37
Average disturbed	41.5	0.98	3.08	1.86	0.83	25.75
Overall average	53.5	0.97	3.39	1.81	0.86	30.17

Table 3. Structural attributes and disturbance indicators of studied forest stands.

Atributos estructurales e indicadores de perturbación de rodales forestales estudiados.

Study site	Tree density/ha	Stump density/ha	Stem/ stumps value	Seedlings/ha	Erosion class	Grazing class
Control 1	760	200	3.8	400	class 1	class 1
Control 2	600	100	6.0	500	class 1	class 1
Average control	680	150	4.9	450	un-eroded	ungrazed
Disturbed 1	460	440	1.04	260	class 3	class 2
Disturbed 2	200	600	0.3	0	class 2	class 3
Average disturbed	330	520	0.67	130	eroded	grazed
Overall average	505	335	2.78	290		

alpina and *Trifolium repens* were significantly correlated with the disturbed sites. *Cirsium vulgare*, *Nepeta erecta*, *Polygonum aviculare*, *Rumex nepalensis*, *Poa pratensis*, *Urtica dioica*, *Onychium japonicum*, *Skimmia laureola*, *Bistorta amplexicaulis* were also found clumped near the disturbed sites. On the other hand, *Fragaria nubicola*, *Sarcococca saligna*, *Dactylis glomerata* and *Stellaria media* showed strong correlation with the control site (figure 2). The cluster analysis dendrogram revealed 104

species arranged in five major associations grouped based on correlation and dominance in communities. *Abies pindrow*, *Pinus wallichiana* and *Viburnum grandiflorum* were branched out at the 1st cut level, having maximum relative abundance at all sites. The 2nd association comprised 9 co-dominant species, whereas the 3rd association had 24 species abundantly found at disturbed sites. The species of control sites were clustered in the 4th and 5th groups with 24 and 15 species respectively (figure 3).

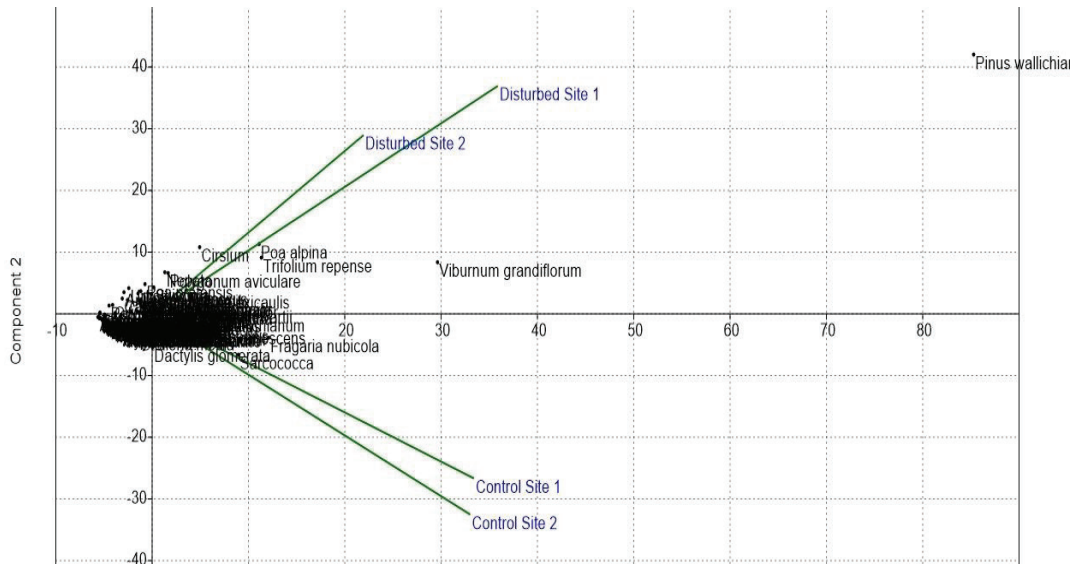


Figure 2. Principal Component Analysis Biplot of the species and study sites.

Gráfico del análisis de componentes principales de las especies y sitios de estudio.

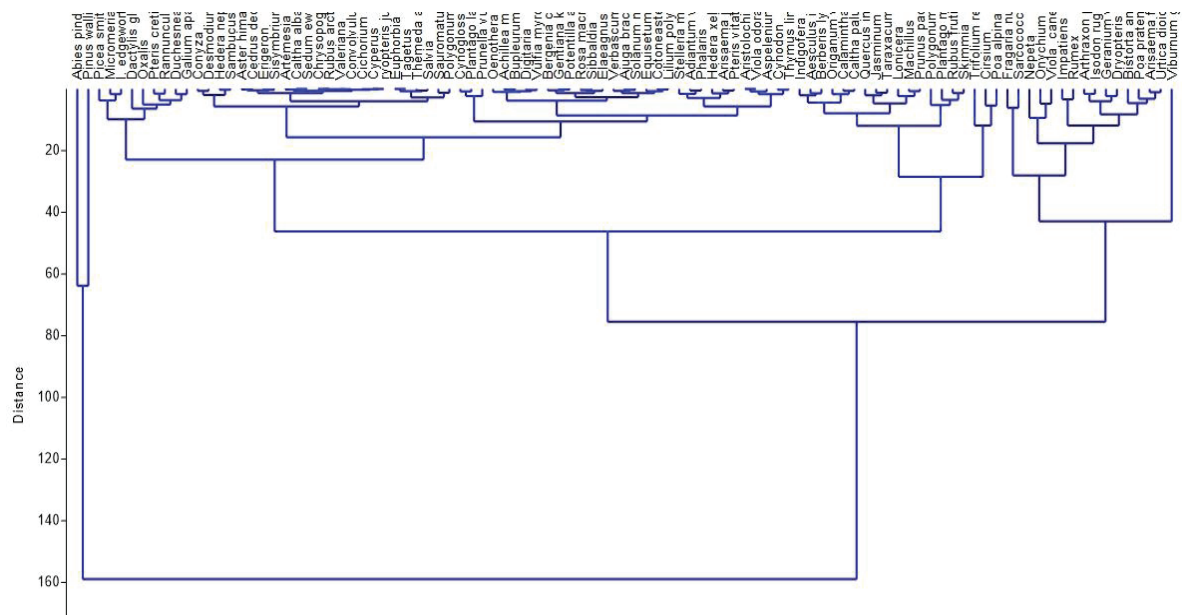


Figure 3. Cluster Analysis Dendrogram of the species data based on Euclidean distance.

Dendrograma del análisis de conglomerados de los datos de especies basado en la distancia euclidiana.

DISCUSSION

The current study was based on the assessment of impact of roads and trails on the vegetation of the Ganga Choti forests. The forest structure and composition of the investigated area showed important influence of the impacts of roads and trails. Vegetation parameters fluctuated significantly correlated with the intensity of road and trail disturbance.

Average tree density of the forest stands was calculated to be 505/ha. This value is less than 1828/ha calculated in the temperate forest of Garhwal Himalaya (Devlal and Sharma 2008), 610/ha in Subtropical Zone of Garhwal Himalaya, India (Tiwari *et al.* 2010), 1028/ha in the temperate forest of Garhwal Himalaya (Kumar *et al.* 2001), 963/ha in the temperate forest of Arunachal Pradesh, India (Bharali *et al.* 2011), 820/ha in Gangotri valley, India (Dhaulkhadi *et al.* 2008) and 602/ha in Himalayas of Pakistan (Ahmed *et al.* 2006). Low tree density indicates high disturbance due to fuelwood and timber extraction at disturbed areas (Sagar *et al.* 2003). This is synchronized with high stump density (520/ha) at disturbed sites indicating severe deforestation and pressure. Presence of roads and trails are as low as 1 % of the land area and can degrade the vegetation of an area up to 20 % (Nepstad *et al.* 2001). Locals access the forest for fuel wood, timber, fodder and non-timber products leading to forest degradation.

Natural regeneration was as poorly represented as 130 seedlings/ha at disturbed sites. Average regeneration rate calculated for the studied area was 290 seedlings/ha, which is less than 5,474/ha in the Sikkim Himalaya (Sundriyal *et al.* 1994), 5,200/ha in Gangotri, India (Dhaulkhadi *et al.* 2008) and 2681/ha in Garhwal Himalaya, India (Tiwari *et al.* 2010). High disturbance prevents the vegetation from reaching the climax community. Simpson's diversity value of 0.98 showed the instability of vegetation communities at the investigated sites due to high intensity of anthropogenic pressure, microclimatic variations and edaphic factors correlated with roads and trails disturbance (Sen *et al.* 2008).

Average value of specie richness was high at the disturbed site (1.86) as compared with 1.76 at control sites, which showed the invasion of non-native flora at the site. The new land use type favors the non-native species and non-managed alien vegetation (Cardoso *et al.* 2013). Mild disturbances and high moisture level increase the species richness allowing increased light, water and nutrients in open trail sections as compared with closed tree canopies of control plots (Atik *et al.* 2011). The percentage of climbers/lianas was very low (4.9 %) in the area, indirectly indicating the lower trees diversity and density (Dhaulkhadi *et al.* 2008).

Results revealed high soil erosion at disturbed sites due to road cuttings, exposing the soil to slides and erosion. The forest areas with roads are reported to have fivefold increase in landslide intensity, which is also reflected in

our study area (Ovando 2008). Slope is also a key factor influencing potential for impacts to soil and vegetation. Exposed trail slopes are subjected to surface erosion, evident from diminished vegetation cover and reduced plant heights along the trail (White *et al.* 2006). Roads and trails associated activities cause loss of herbaceous understory and compaction of soil resulting in decreased forest productivity and sediment loss leading to loss of freshwater habitats and altered stream hydrology (Pietikainen 2006).

CONCLUSIONS

The investigated forest showed significant deteriorating impacts on forest structure and composition associated with the presence of roads and trails. The disturbed sites with roads and trails were characterized by lower floral diversity, species richness and immature communities. High grazing pressure, deforestation intensity and soil degradation were observed at the disturbed sites correlated with roads and trails presence. There is an immediate need for sustainable management of local forests by minimizing the impacts of roads and trails. It is recommended to incorporate biodiversity conservation into the design and implementation of road projects along with Sound road engineering and design work, minimizing forest fragmentation, maintaining partial tree canopy cover and controlling erosion and runoff.

REFERENCES

- Ahmed M, S Shaikat. 2012. A Text book of Vegetation Ecology. Near New Urdu Bazar Karachi, Pakistan. Abrar Sons. 430 p.
- Ahmed M, T Hussain, AH Sheikh, SS Hussain, MF Siddiqui. 2006. Phytosociology and structure of Himalayan Forests from different climatic zones of Pakistan. *Pakistan Journal of Botany* 38(2): 361-382.
- Atik M, S Sayan, O Karaguzel, E Yildirim. 2011. Trail Impact Management Related to Vegetation Response in Termessos National Park. In Tiefenbacher J ed. Perspectives on Nature Conservation - Patterns, Pressures and Prospects. Rijeka, Croatia. Intech. p. 223-240.
- Bharali S, P Ashish, LK Mohamed, LB Singha. 2011. Species Diversity and Community Structure of a Temperate Mixed Rhododendron Forest along an Altitudinal Gradient in West Siang District of Arunachal Pradesh, India. *Nature Science* 9(12): 125-140.
- Cardoso P, F Rigal, S Fattorini, S Terzopoulou, PAV Borges. 2013. Integrating Landscape Disturbance and Indicator Species in Conservation Studies. *Journal Pone* 8(5): 632-94.
- Cox WG. 1967. Laboratory manual of general ecology. Dubuque, IA, USA. WMC Brown. 297 p.
- Devlal R, N Sharma. 2008. Altitudinal changes in dominance-diversity and species richness of tree species in a temperate forest of Garhwal Himalaya. *Life Sciences Journal* 5(2): 53-57.
- Dhaulkhadi M, A Dobhal, S Bhatt, M Kumar. 2008. Community structure and regeneration potential of natural forest site

- in Gangotri, India. *Journal of Basic and Applied Sciences* 4(1): 49-52.
- Godefroid S, N Koedam. 2004. The impact of forest paths upon adjacent vegetation: Effects of the path surfacing material on the species composition and soil compaction. *Biological Conservation* 119(3): 405-419.
- Hill W, CM Pickering. 2006. Vegetation associated with different walking track types in the Kosciuszko alpine area, Australia. *Journal of Environmental Management* 78: 24-34.
- Hua ZZ, HU Gang, NI Jian. 2013. Effects of Topographical and Edaphic Factors on the Distribution of Plant Communities in two Subtropical Karst Forests, Southwestern China. *Journal of Mountain Sciences* 10(7): 95-104.
- Kumar M, CM Sharma, GS Rajwar, A Mishra. 2001. Community structure and plant biodiversity in relation to disturbance gradient in temperate forest of Garhwal Himalaya. *Van Vignyan* 39(1-4): 1-9.
- Nepstad D, G Carvalho, AC Barros, A Alencar, JP Capobianco, J Bishop, P Moutinho, P Lefebvre, ULS Jr, E Prins. 2001. Road paving, fire regime feedbacks and the future of Amazon forests. *Forest Ecology and Management* 154(3): 395-407.
- Nilsson T. 2001. Management of Communal Grazing Land. A case study on institutions for collective action in Endabeg village, Tanzania. Thesis. Master of Science. Stockholm, Sweden. Royal Institute of Technology. 88 p.
- Ovando DAC. 2008. Road impact on deforestation and jaguar habitat loss in the Mayan forest. Thesis. Doctor of Philosophy. England, UK. University Program in Ecology, Graduate School, Duke University. 103 p.
- Pak-Met. 2014 The Normals of climatic data of Azad Jammu & Kashmir. Islamabad, Pakistan. Report. Pakistan Meteorological Department. 9 p.
- Pietikainen V. 2006. Measures to prevent overstocking and overgrazing in woodlands. Thesis. Master in science. Stockholm, Sweden. School of Life Sciences, Environment and Development Educational Program, Sodertorn University College. 22 p.
- Sagar R, AS Raghubanshi, JS Singh. 2003. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management* 186: 61-71.
- Sen A, T Johri, NS Bisht. 2008. Analysis of the effects of anthropogenic interference on tree species composition in the forests of Dadra and Nagar Haveli, India. *Current Science* 95:50-58.
- Shaheen H, RA Qureshi, Z Ullah, T Ahmad. 2011. Anthropogenic pressure on the western Himalayan moist temperate forests of Bagh, Azad Jammu & Kashmir. *Pakistani Journal of Botany* 43(1): 695-703.
- Shameem SA, P Soni, G Bhat. 2010. Comparative study of herb layer diversity in lower Dachigam National Park, Kashmir Himalaya, India. *International Journal of Biodiversity Conservation* 2(10): 308-315.
- Sundriyal RC, E Sharma, LK Rai, SC Rai. 1994. Tree Structure, Regeneration and Woody Biomass Removal in a Sub-Tropical Forest of Mamlay Watershed in the Sikkim Himalaya. *Vegetatio* 113(1): 53-63.
- Ter Braak CJF, P Smilauer. 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to CANOCO for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4), Microcomputer Power. New York, USA.
- Tiwari GB, KI Tadele, FI Aramde, C Tiwari. 2010. Community Structure and Regeneration Potential of Shorea robusta Forest in Subtropical Submontane Zone of Garhwal Himalaya, India. *Nature Science* 8(1): 70-74.
- Van-Wyk AE, G Smith. 2001. Regions of Floristic Endemism in southern Africa. A review with emphasis on succulents. Pretoria, South Africa. Umdaus Press. 199 p.
- Verburg PH, KP Overmars. 2004. Accessibility and land-use patterns at the forest fringe in the northwestern part of the Philippines. *The Geographical Journal* 170(3): 238-255.
- White DD, MT Waskey, GP Brodehl, PE Foti. 2006. A comparative study of impacts to mountain bike trails in five common ecological regions of the Southwestern U.S. *Journal of Park and Recreation Administration* 24(2): 21-41.

Recibido: 06.12.16

Aceptado: 26.12.17

Efecto de la variabilidad climática sobre los patrones de crecimiento y establecimiento de *Nothofagus macrocarpa* en Chile central

Effects of climate variability on growth and establishment patterns of *Nothofagus macrocarpa* in central Chile

Alejandro Venegas-González ^{a,e*}, Fidel Roig Juñent ^b, Alvaro G Gutiérrez ^c,
Karen Peña-Rojas ^d, Mario Tomazello Filho ^a

*Autor de correspondencia: ^aUniversidad de São Paulo, Departamento de Ciências Florestais, Piracicaba, Brasil, tel.: 56-9-79515293, avenegasgon@gmail.com

^bIANIGLA, CONICET-Mendoza, Laboratorio de Dendrocronología e Historia Ambiental, Mendoza, Argentina.

^cUniversidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales Renovables, Santiago, Chile.

^dUniversidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza, Departamento de Silvicultura y Conservación de la Naturaleza, Santiago, Chile.

^e Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Instituto de Geografía, Valparaíso, Chile.

SUMMARY

An increase in drought conditions over the last century has been documented in Central Chile, a fact that could affect the Mediterranean forests, especially the northernmost *Nothofagus* populations from South America (*Nothofagus macrocarpa*). For this reason, it is key to study the climate influence on radial growth and trees establishment to design strategies of conservation and mitigation in the face of a climate change situation. In this study, 10 trees populations of *N. macrocarpa* were selected across natural distribution for a dendroecological analysis. The relationship between droughts and radial growth was analyzed annually, while the influence of water favorable conditions in trees establishment was evaluated in periods of 10 years. Results identified three growth patterns: (i) most degraded populations of the Coastal Mountains (young trees predominate), (ii) low-intervened forests found at a higher altitude in the Coastal Mountains and (iii) low-intervened forests of the Andes Mountains. All populations showed positive correlations with the SPEI-drought index during winter-spring, being sensitive up to 36 months after a dry period. More than 64% of the years with lowest growth are associated with historical droughts in all the chronologies, whereas trees establishment linked to humid periods was found especially in the less degraded forests (37-41% trees). These results provide an ecological vision of the climatic sensitivity of the Chilean Mediterranean forest and can contribute to the design restoration, conservation and mitigation actions in situations of global warming.

Key words: tree rings, Chilean Mediterranean forest, climate change, droughts, oak of Santiago.

RESUMEN

Se ha documentado un aumento de las condiciones de sequía durante el último siglo en Chile central, que estaría afectando al bosque mediterráneo, especialmente a los bosques septentrionales del género *Nothofagus* en América (*Nothofagus macrocarpa*). Por esta razón resulta imprescindible estudiar la influencia del clima en el crecimiento radial y establecimiento de árboles a fin de diseñar estrategias de conservación y mitigación al cambio climático. Diez poblaciones de *N. macrocarpa* fueron seleccionadas para analizar la relación entre las sequías y el crecimiento radial anual y la influencia de condiciones hídricas en el establecimiento. Se identificaron tres patrones de crecimiento: (i) poblaciones más degradadas de la Cordillera de la Costa, (ii) bosques poco intervenidos y que se encuentran a una mayor altitud de la Cordillera de la Costa, y (iii) poblaciones poco intervenidas de la Cordillera de Los Andes. Todas las poblaciones presentaron correlaciones positivas con el índice de sequía SPEI (índice estandarizado de precipitación-evapotranspiración) durante invierno-primavera, siendo sensibles hasta 36 meses después de un período seco. Más del 64 % de los años con bajo crecimiento en todas las cronologías fue asociado a sequías históricas. Se observó mayor establecimiento de *N. macrocarpa* vinculado a períodos húmedos especialmente en los bosques poco degradados. Estos resultados entregan una visión ecológica sobre la sensibilidad climática del bosque mediterráneo de Chile y pueden contribuir en el diseño de proyectos de restauración, conservación y mitigación frente al calentamiento global.

Palabras clave: anillos de crecimiento, bosque mediterráneo chileno, cambio climático, sequías, roble de Santiago, dinámica de la regeneración, dendroecología.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas forestales de Chile central (30° a 35° S) son los únicos bosques mediterráneos de América del Sur. Estos bosques contienen una alta diversidad de plantas endémicas, por lo que han sido declarados *hotspot* de biodiversidad, es decir, un área biogeográfica de gran riqueza biológica con necesidad de conservación (Myers *et al.* 2000). Históricamente han sufrido un gran impacto antrópico, lo que ha provocado una considerable disminución de su cobertura vegetal, principalmente debido a la sustitución por cultivos agrícolas y forestales, expansión urbana, sobrepastoreo, tala no sustentable e incendios forestales (Donoso 1982). En este sentido, estudios sobre la dinámica de crecimiento de los bosques y su relación y adaptación a las variaciones climáticas son fundamentales para entender su evolución ecológica, al mismo tiempo, son claves para diseñar estrategias de conservación y mitigación al cambio climático (*e.g.* Daniels y Veblen 2004, Camarero y Gutiérrez 2007). No obstante, la historia de estos bosques y su relación con condiciones de sequía y respuesta al cambio climático ha sido débilmente investigada. Dentro de este ecosistema forestal se destacan los bosques de *Nothofagus macrocarpa* [(DC.) Vásquez *et* Rodr.], especie endémica de Chile, los cuales son considerados relictos del período cuaternario y representan en América del Sur el límite norte de la distribución del género *Nothofagus* (Gajardo 2001).

Los anillos de crecimiento de los árboles permiten estudiar la variabilidad del crecimiento a resolución anual, estimar el año de establecimiento de los árboles y su respuesta a la variabilidad climática, entre otras funciones (dendroecología, Schweingruber 1996). Por lo tanto, estos estudios permiten evaluar la incidencia del cambio climático en los ecosistemas forestales. Diversos estudios dendroecológicos han identificado el efecto negativo que ejercen las sequías en el crecimiento y mortalidad de árboles en diferentes bosques mediterráneos del mundo (*e.g.* Gea-Izquierdo *et al.* 2014; Allen *et al.* 2015). A pesar de que las sequías han aumentado en las últimas décadas en Chile central (Garreaud *et al.* 2017), la incidencia de este fenómeno sobre el bosque mediterráneo ha sido pobremente estudiado.

La influencia de períodos húmedos en la dinámica de establecimiento de árboles se ha investigado en varias especies en bosques mediterráneos europeos (*e.g.*, Camarero y Gutiérrez 2007). Sin embargo, se ha estudiado levemente el éxito de la regeneración a largo plazo en Chile central, las cuales se han concentrado en la región norte (Gutiérrez *et al.* 2008, Holmgren *et al.* 2006). Particularmente, la importancia de los pulsos de precipitación en el establecimiento de la vegetación puede tener un impacto significativo en los ciclos de agua y nutrientes, y en la diversidad de plantas y animales (Holmgren *et al.* 2006).

Existen estudios que indican que Chile central es una región clave para estudios dendrocronológicos (*e.g.*, Le Quesne *et al.* 2006, Christie *et al.* 2011). Sin embargo, no

se ha explorado todo el potencial dendrocronológico de su diversidad arbórea. Por otra parte, estudios de anillos de crecimiento han sido ampliamente utilizados en bosques de *Nothofagus* spp. en Chile y Argentina (*e.g.*, Lara *et al.* 2005), pero aún es poco explorado el potencial dendroecológico de *N. macrocarpa*. En este sentido, la distribución de *N. macrocarpa* cubre aproximadamente la distribución latitudinal del bosque mediterráneo de Sudamérica (Gajardo 2001), por lo que puede ser considerada una especie clave para entender la respuesta y adaptación de este bioma *hotspot* a la variabilidad climática regional en América del Sur. Esta especie se encuentra tanto en la Cordillera de la Costa como de Los Andes, siendo las poblaciones de la Costa las más perturbadas por el hombre (Gajardo 2001).

Considerando que los bosques de *N. macrocarpa* se encuentran en diferente estado de conservación (*e.g.*, Donoso 1982, Gajardo 2001) y afectados por condiciones de sequía persistente en los últimos años (*e.g.*, Garreaud *et al.* 2017), las hipótesis de este estudio son: a) las poblaciones estudiadas tienen patrones de crecimiento diferente según su ubicación, b) el aumento de las sequías en las últimas décadas están afectando negativamente la dinámica de crecimiento de los árboles, especialmente en las poblaciones más degradadas, c) los períodos favorables de humedad controlan el establecimiento de los árboles, principalmente en poblaciones con menos influencia antropogénica. Por lo tanto, el objetivo principal de esta investigación es estudiar la respuesta de los bosques de *Nothofagus macrocarpa* al cambio climático reciente en la región, tanto en crecimiento radial como establecimiento.

MÉTODOS

Área de estudio. Este estudio fue realizado en poblaciones de *N. macrocarpa* ubicadas en la zona central de Chile (32°57' - 34°51' S, 71°07'-70°40' W), tanto en la Cordillera de la Costa como en la de Los Andes (figura 1). Esta región está caracterizada por un clima mediterráneo típico, con inviernos lluviosos y fríos (junio a agosto) y veranos secos y calurosos (diciembre a marzo). La precipitación anual en esta región es muy variable e influenciada por la variabilidad de El Niño Oscilación del Sur (ENSO). Situaciones cálidas (frías) de la temperatura de superficie del mar (SST) en el Pacífico ecuatorial central se asocian a condiciones húmedas (secas) en Chile central (Quintana 2000). Los suelos a lo largo de la Cordillera de Los Andes se desarrollan a partir de rocas volcánicas o graníticas y de sedimentos glaciales, mientras que en la Cordillera de la Costa predominan los suelos graníticos, poco desarrollados y con frecuentes afloramientos rocosos (Donoso 1982).

En esta región, la vegetación está dominada por matorrales, estepas de plantas con espinas y bosques caducifolios de *N. macrocarpa*, comúnmente conocido como roble de Santiago (Gajardo 2001). Las estepas, matorrales y espinos cubren la mayor parte de las laderas y piede-

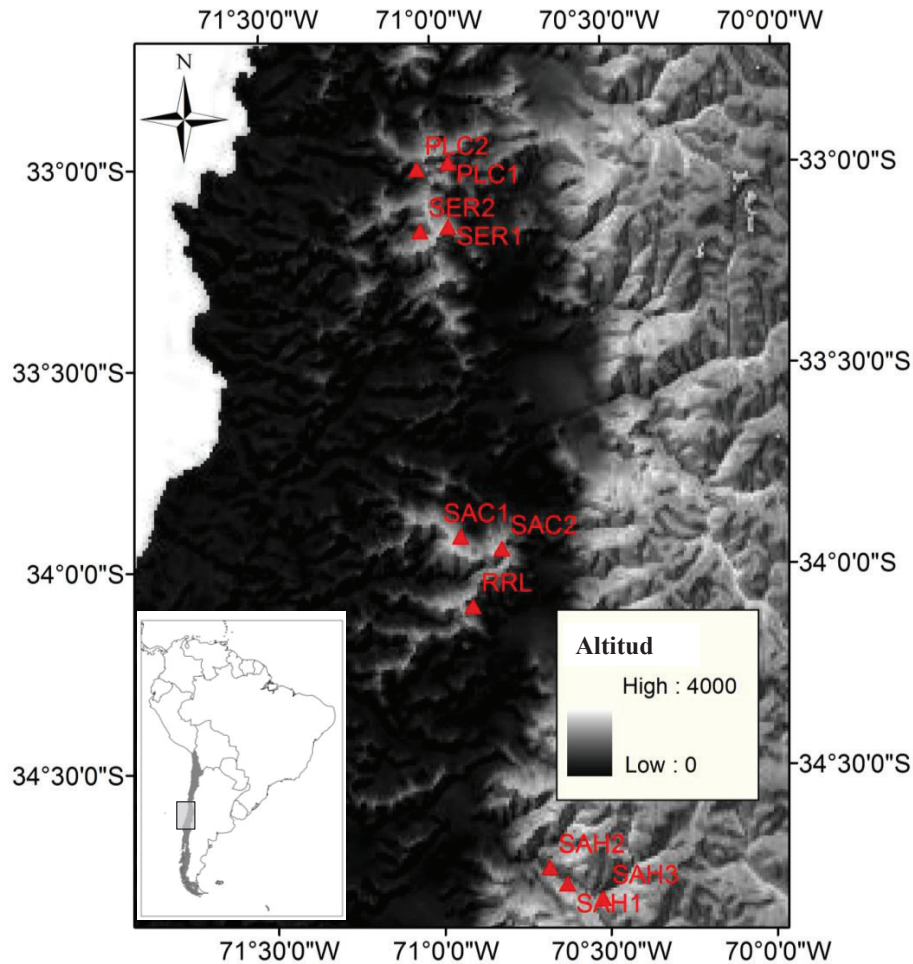


Figura 1. Área de estudio y ubicación de las 10 poblaciones de *Nothofagus macrocarpa* en el centro de Chile.
Study area and locations of the populations of *Nothofagus macrocarpa* in central Chile.

montes inferiores, caracterizadas por un bosque abierto de especies perennes y esclerófilas (Donoso 1982), principalmente en laderas de exposición sur. Los bosques de *N. macrocarpa* se localizan en las elevaciones más altas de las montañas (1.000-1.800 m) y representan poblaciones aisladas a lo largo de su área de distribución tanto en la Cordillera de la Costa como en la de Los Andes. La fisonomía de los bosques de *N. macrocarpa* generalmente incluye un estrato arbóreo alto (> 16 m) de individuos dispersos, remanentes de una estructura anterior que probablemente fue intervenida por fuego o tala. Bajo el dosel superior se establece un segundo estrato conformado por individuos de la misma especie (8-16 m). En situaciones donde hay menores densidades de copa y en el límite altitudinal inferior, es posible distinguir un estrato arbustivo esclerófilo (1-3 m de altura), muy variable en densidad y composición de especies (Gajardo 2001).

Muestreo. Se seleccionaron cinco sitios de bosques de *N. macrocarpa* que cubrieran su distribución natural. Estos

sitios correspondieron bosques dentro del Parque Nacional La Campana (PLC), Santuario de la Naturaleza El Roble (SER), Santuario de la Naturaleza Altos Cantillana (SAC), Reserva Nacional Roblería del Cobre de Loncha (RRL) y Santuario de la Naturaleza Alto Huemul (SAH). Los cuatro primeros sitios se ubicaron en la Cordillera de la Costa y el restante en la Cordillera de Los Andes (cuadro 1, figura 1). En cada sitio se muestrearon dos o tres subpoblaciones, excepto en RRL donde se muestreó solo una población. En total se analizaron 10 poblaciones de *N. macrocarpa* (cuadro 1). La finalidad de muestrear más de una población por sitio fue aumentar la representatividad del muestro, asegurando de esta manera mejores estimadores estadísticos en los diversos análisis. Las poblaciones de la Cordillera de la Costa correspondieron a bosques secundarios con evidencias de intervención humana, a excepción del sitio SAC donde se encontraron bosques antiguos con poca intervención, correspondiendo a las poblaciones que se encuentran a mayor altitud (~1.800 m), sin acceso a caminos. En las poblaciones de la Cordillera de Los Andes se

Cuadro 1. Descripción de los sitios de *Nothofagus macrocarpa* considerados en este estudio.

Description of *Nothofagus macrocarpa* sites studied.

Variables descriptivas	PLC	SER	SAC	RRL	SAH
Tipo de cordillera	Costa	Costa	Costa	Costa	Los Andes
Área silvestre protegida	Parque	Santuario	Santuario	Reserva	Santuario
Año de inicio de protección	1967	2000	2010	1996	1996
Altitud promedio de los sitios	1.280	1.600	1.800	1.090	1.550
Estado de degradación	Alto	Alto	Bajo	Medio	Bajo
DAP ± EE (cm)	27,8 ± 1,9	35,6 ± 2,2	47,5 ± 4,8	35,4 ± 2,0	46,5 ± 6,5
Bosques puros o mixtos	Puro	Puro	Puro	Mixto*	Mixto**

*Mixto con algunas especies de árboles y arbustos esclerófilos; **Mixto con *Austrocedrus chilensis* y algunas especies de árboles esclerófilos. DAP: Diámetro promedio de los árboles muestreados a 1.3 m de altura de fuste, EE: Error estándar.

encontraron bosques antiguos (SAH1-SAH2) y secundarios (SAH3), pero con aparente poca intervención humana.

En abril y mayo del año 2015 fueron colectados entre 10 y 20 árboles por población en un área de 0,5-1 ha. Se realizó un muestreo aleatorio de árboles con el objetivo de incluir individuos de diferente edad y tamaño. Fueron extraídos entre dos y cuatro tarugos de madera a una altura de 1,30 m del suelo, usando taladro de incremento tipo Pressler. Los tarugos fueron preparados y cofechados usando la metodología convencional en dendrocronología (Stokes y Smiles 1996). La datación fue corroborada con el programa COFECHA (Holmes *et al.* 1986), lo cual permitió estimar el año de establecimiento de los árboles cuando las muestras presentaron médula.

Construcción de cronologías de crecimiento y establecimiento de árboles. Las cronologías de ancho de anillos fueron estandarizadas a partir de las series cofechadas, utilizando el programa ARSTAN, siendo seleccionadas las cronologías residuales (Holmes *et al.* 1986). Esta metodología permite remover la tendencia de la serie de tiempo asociada a la edad biológica de los árboles individuales (Holmes *et al.* 1986). Se utilizó la cronología residual para eliminar la autocorrelación temporal de primer orden de las series (Holmes *et al.* 1986). Para describir las cronologías generadas se calculó la intercorrelación (r), la cual representa el coeficiente de correlación de Pearson entre las series de crecimiento; la sensibilidad media (SM), que indica el cambio del porcentaje medio de la variabilidad del crecimiento de un año a otro; el coeficiente de correlación medio para todas las combinaciones posibles de series de anillos en un período común ($Rbar$), el que estima el porcentaje de la varianza común entre las series; la señal expresada de la población (EPS), que es una medida de la confianza de la señal común de las cronologías resultantes y que verifica una cronología teórica infinitamente replicada (Holmes *et al.* 1986).

Un análisis de componentes principales fue realizado en el período común de las 10 cronologías utilizadas en este estudio, para identificar modos comunes de variabilidad en el crecimiento radial anual. Las cronologías con mayor similitud fueron agrupadas y creadas nuevas cronologías regionales llamadas “grupos”. Para esto, fueron estandarizadas las series de cada grupo mediante la media binaria robusta de todos los índices de anillos de crecimiento disponibles en un año determinado (Holmes *et al.* 1986).

Para estimar el año de establecimiento del árbol se utilizaron las muestras que tenían médula visible o curvatura del anillo inicial, más la tasa de crecimiento de los años iniciales (Abrams y Orwig 1996). Se usaron clases de 10 años de reclutamiento de árboles para facilitar la comparación con los datos climáticos, considerando como variable la frecuencia relativa por década. El agrupamiento de clases de años es usado en estudios dendroecológicos de establecimiento, debido a que aumenta el número de muestras en un período, facilitando así el análisis con las condiciones hídricas del suelo y mitigando cualquier inexactitud potencial derivada de algún error en la datación de las muestras (Abrams y Orwig 1996).

Datos climáticos. Se utilizaron datos instrumentales de precipitación de 20 estaciones meteorológicas cercanas a los sitios de estudio, los que fueron extraídos del Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR2 2017). Fueron construidas series regionales de precipitación con al menos dos estaciones por cronología, siendo el período común 1943-2014. Sin embargo, estas 20 estaciones climáticas tenían series incompletas o cortas de temperatura, por lo que se utilizó además el conjunto de datos modelados de la base de datos del Centro Climático de la Universidad East Anglia (Climatic Research Unit CRU TS3.24). Para estudiar la relación entre el balance hídrico y el crecimiento radial de los árboles se utilizó el índice de sequía SPEI (índice de precipitación - evapotranspiración estandarizado), el cual

se basa en una combinación de datos de precipitación y temperatura de la misma base de datos modelados por el CRU. La evaluación de la sequía se realiza a través de un cálculo básico del balance hídrico climático, es decir, la diferencia entre precipitación y evapotranspiración potencial, el cual puede tener diferente resolución temporal (Vicente-Serrano *et al.* 2010). Por ejemplo, el SPEI-12 sería el índice calculado, para cada mes, con una ventana que incluye el mes corriente más los once meses anteriores. Los datos de temperatura y SPEI fueron extraídos de la base de datos globales del sitio KNMI Climate Explorer, con resolución espacial de 0,5° (Trouet y Van Oldenborgh 2013).

Se utilizó la cronología de la precipitación reconstruida por Le Quesne *et al.* (2006) (período entre 955 y 2000) y de la temperatura reconstruida por Rohde *et al.* (2013) (período 1855-2014) para Chile central con el objetivo de compararlos con el crecimiento radial y establecimiento de árboles, desde el inicio de las cronologías de anillos de crecimiento (antes del establecimiento de datos instrumentales). Estos valores fueron estandarizados y agregados a la cronología de los datos instrumentales/CRU y, posteriormente, comparados con las cronologías de anillos y establecimiento.

Influencia del clima regional sobre el crecimiento radial y establecimiento de árboles. Para analizar la respuesta del crecimiento radial al clima regional, se realizó un análisis de correlación de Pearson entre las variables climáticas mensuales (precipitación, temperatura y SPEI) correspondiente a la región central de Chile y las cronologías residuales de ancho de anillos (Schweingruber 1996).

Para identificar el efecto de la sequía sobre el crecimiento radial, se utilizaron los años de sequías significativas en Chile central identificados por Le Quesne *et al.* (2006) y Garreaud *et al.* (2017) y que corresponden a los siguientes años: 1863, 1879, 1886, 1892, 1908, 1916, 1917, 1924, 1938, 1943, 1945, 1946, 1955, 1962, 1964, 1967, 1968, 1969, 1973, 1976, 1985, 1988, 1990, 1994, 1996, 1998, 2003, 2007, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014. Para identificar el efecto de periodos húmedos en el establecimiento de árboles, se consideró una década con condiciones favorables de humedad cuando la anomalía de la precipitación reconstruida por Le Quesne *et al.* (2006) fue por encima de la media y durante periodos de al menos 10 años. Esto correspondió a las décadas: 1790, 1830, 1840, 1850, 1880, 1890, 1900, 1950, 1970, 1990.

Para estimar el porcentaje de años/árboles que fueron sensibles significativamente a la sequía/periodos húmedos, se calculó la media y la desviación estándar de cada cronología (crecimiento/establecimiento). Se consideró un año significativo con menor crecimiento radial, cuando el valor del índice del anillo de crecimiento fue de 0,5 desviaciones estándares bajo la media. Luego, esos años con menores valores del crecimiento radial fueron contabilizados y comparados con los años de sequía identificados. Es decir, si se contaron 20 años significativos, y de los cuales

15 coincidieron con años de sequías, significa que el 75 % de los años con crecimiento bajo la media se asoció a eventos de sequía. En relación a la sequía se consideró el año del evento y el siguiente. Esto último se relaciona al hecho de que el ancho del anillo de crecimiento formado en un año t tiene influencia en las características del anillo que se formará en $t+1$ (Schweingruber 1996). Para el establecimiento se usó la misma lógica anterior, pero en lugar de los índices anuales de anillos se usó la frecuencia relativa del número de árboles establecidos en una década. En ambos casos se utilizaron las estadísticas como estimadores del éxito en el establecimiento de los árboles asociados a periodos húmedos.

Se utilizó el programa EVENT para realizar un análisis de épocas superpuestas (Holmes y Swetnam 1994), con el objetivo de comparar si tanto los años de sequías como décadas húmedas, tuvieron incidencia en el crecimiento radial y establecimiento de árboles, respectivamente. Es decir, los índices de crecimiento/frecuencia de reclutamiento para los años/décadas anteriores, durante y posteriores a los eventos (sequía/periodo húmedo), fueron promediados superponiendo los eventos identificados en un determinado periodo. Se calcularon sus desviaciones respecto a los índices esperados para observaciones realizadas al azar y los intervalos de confianza ($P < 0,05$) de estas desviaciones, a partir de 1000 simulaciones realizadas sobre las propias cronologías mediante un método bootstrap (Holmes y Swetnam 1994).

RESULTADOS

Características de las cronologías. En el cuadro 2 se indica un resumen de las estadísticas de las 10 cronologías de ancho de anillos de *Nothofagus macrocarpa* desarrolladas. Un total de 146 árboles fueron estudiados, con edades entre 18 y 225 años. Muchos árboles gruesos (DAP > 60 cm) no presentaron médula en las muestras colectadas, lo cual sugiere que podrían alcanzar edades superiores a las informadas en este trabajo. El periodo común entre cronologías fue de 77 años (1938-2014). Las poblaciones del norte (PLC y SER) fueron las más jóvenes, mientras que los bosques de SAC y SAH las más antiguas. La media anual del ancho de anillo de crecimiento varió entre 1,0 y 2,1 mm/año, con una desviación estándar $\pm 0,1-1,5$, siendo los mayores valores encontrados en los bosques antiguos de SAC.

Las cronologías tuvieron alta intercorrelación entre series con una media de coeficiente de correlación de 0,51 y una sensibilidad media de las cronologías de 0,44. Esto indica un buen nivel de sincronización del crecimiento radial entre individuos de una misma población y que el crecimiento de los árboles muestran sensibilidad respecto de su variabilidad anual de crecimiento. El coeficiente de correlación medio (R_{bar}) varió entre 0,24 (SAH1) y 0,41 (SER1) y todas las cronologías tuvieron un valor de EPS promedio > 0,92, indicando cronologías de alta calidad (cuadro 2).

Cuadro 2. Estadística descriptiva de las cronologías de ancho de anillos desarrolladas para los bosques de *Nothofagus macrocarpa*. *r*: intercorrelación, SM: sensibilidad media, Rbar: coeficiente de correlación medio, EPS: señal expresada de la población, DE: desviación estándar, ES: error estándar.

Descriptive statistics of *Nothofagus macrocarpa* chronologies.

Código	Nº árboles*	Período con ≥ 3 árboles	Nº anillos Mínimo-Máximo**	Media ± DE (mm)	<i>r</i>	SM	Rbar ± ES	EPS promedio
PLC1	15/15	1929-2014	55-86	1,2 ± 0,3	0,63	0,42	0,33 ± 0,01	0,96
PLC2	15/14	1925-2014	32-111	1,7 ± 0,4	0,54	0,49	0,30 ± 0,02	0,94
SER1	15/15	1921-2014	63-170**	1,0 ± 0,1	0,48	0,48	0,42 ± 0,01	0,93
SER2	15/14	1938-2014	34-99	1,9 ± 0,4	0,58	0,53	0,40 ± 0,01	0,95
SAC1	15/13	1837-2014	24-224**	1,5 ± 0,8	0,50	0,43	0,33 ± 0,01	0,93
SAC2	12/11	1840-2014	18-195**	2,1 ± 1,5	0,52	0,51	0,28 ± 0,02	0,92
RRL	24/23	1890-2014	19-157**	1,7 ± 0,9	0,47	0,40	0,25 ± 0,01	0,95
SAH1	20/18	1851-2014	73-164**	1,3 ± 0,4	0,42	0,40	0,24 ± 0,02	0,93
SAH2	14/13	1832-2014	46-225**	1,2 ± 0,7	0,46	0,36	0,27 ± 0,01	0,92
SAH3	10/10	1910-2014	32-154**	1,8 ± 0,4	0,52	0,41	0,38 ± 0,02	0,92

* Número de árboles muestreados/considerados en la cronología.

** Corresponde a la edad mínima de los individuos del sitio considerando que las muestras de los árboles seleccionados no siempre presentaron los anillos centrales o la médula.

Patrones de crecimiento. El análisis de componentes principales de las 10 cronologías residuales de anillos de crecimiento mostró que PC1 y PC2 contribuyen con el 47,36 % de la variabilidad de los datos, permitiendo tres niveles de agrupamiento o grupo (figura 2). El grupo I lo componen las poblaciones más degradadas y más jóvenes de la Cordillera de la Costa (PLC1-PLC2-SER1-SER2-RRL). El grupo II lo integran las poblaciones poco intervenidas y más altas de la Cordillera de la Costa (SAC1-SAC2) y las poblaciones de la Cordillera de Los Andes (SAH1-SAH2-SAH3) se identifican en el grupo III. El período de la cronología del ancho de anillos de crecimiento fue 1890-2014 para el grupo I, 1837-2014 para el grupo II y 1832-2014 para el grupo III.

Sensibilidad climática del crecimiento radial. El análisis de correlación muestra similitud entre la respuesta climática de los árboles en todas las cronologías, siendo afectadas positivamente por la precipitación antes de la estación de crecimiento ($r = 0,24$ a $0,44$, $P < 0,05$), mientras que la temperatura presentó correlaciones negativas durante la estación de crecimiento ($r = -0,24$ a $-0,47$, $P < 0,05$) (figura 3). Sin embargo, se destacan variaciones en la significancia estadística entre las poblaciones del norte y las del sur. Los árboles de las cuatro poblaciones del límite norte (PLC y SER) más RRL son especialmente sensibles a las precipitaciones y SPEI-1 de invierno e inicio de primavera, verificado por las correlaciones significativas en la mayoría de los meses entre mayo y noviembre. Por otra parte, los árboles de las poblaciones del sur (Andes) responden negati-

vamente a las altas temperatura de noviembre y diciembre, con altos valores de correlación ($r \sim -0,40$, $P < 0,01$).

En general, todas las cronologías agrupadas muestran correlaciones positivas con las precipitaciones de los meses lluviosos y primavera, siendo el mes de junio el más significativo en los tres grupos ($r \geq 0,34$, $P < 0,01$). Mientras que la temperatura tiene una correlación negativa con el crecimiento radial, especialmente en noviembre ($r \leq -0,24$, $P < 0,05$) (figura 4). Al analizar por meses agrupados, se observa que la precipitación acumulada de mayo a noviembre y la temperatura media de octubre a diciembre, constituyen las variables climáticas más relacionadas al crecimiento radial de los árboles de *N. macrocarpa*.

Utilizando el índice de sequía SPEI a diferente escala temporal, se encontró que las cronologías de anillos tienen una sensibilidad positiva al balance hídrico durante la estación de crecimiento, inclusive con SPEI-36, es decir, 35 meses anteriores al mes corriente ($r \sim 0,20$) (figura 5). El grupo I muestra los valores de correlación más alto con SPEI, entre SPEI-3 y SPEI-18 ($r \sim 0,60$), es decir, los árboles son fuertemente afectados por sequías hasta 18 meses de ocurrida una disminución importante en la disponibilidad hídrica para los árboles. Igualmente los grupos II y III tienen una relación positiva con SPEI 18 ($r \sim 0,40$), especialmente entre octubre y marzo de la estación de crecimiento.

Efecto de las sequías en el crecimiento radial. Los tres grupos analizados mostraron que todas las poblaciones tienen una alta sensibilidad a los años de sequía (al menos > 64 %

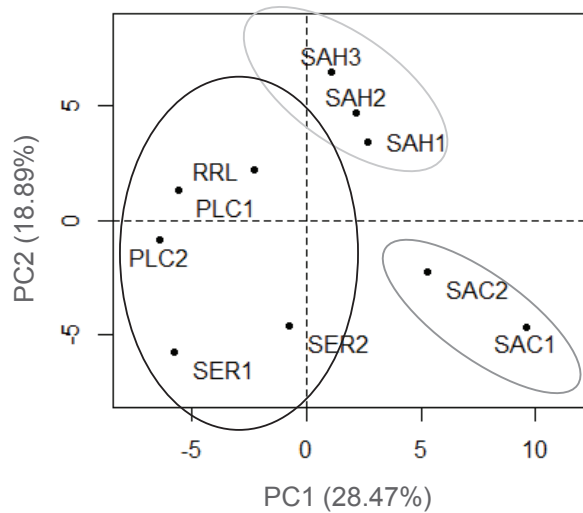


Figura 2. Posiciones relativas de las 10 cronologías de *Nothofagus macrocarpa* de acuerdo a los dos componentes principales para el período 1938-2014. Los círculos representan el agrupamiento de las poblaciones utilizando como función distancia 1-correlación de Pearson (correlación cofenética = 0,913). Fueron definidos tres grupos: (i) bosques degradados de la Cordillera de la Costa (grupo I: círculo negro), (ii) bosques poco degradados de la Cordillera de la Costa (grupo II: círculo gris); (iii) bosques poco degradados de la Cordillera de Los Andes (grupo III: círculo gris claro). Los porcentajes de los ejes indican cuánta variación de los datos fue explicada por las componentes principales.

Relative positions of 10 residual chronologies of *N. macrocarpa* according to the two principal components for the period 1938-2014. Circles represent the clustering of populations used as a function 1-Pearson's correlation (cophenetic correlation = 0,913). Three groups were defined: (i) most degraded forests of the Coastal Mountains (cluster I: black circle), (ii) low-intervened forests of the Coastal Mountains (Cluster II: gray circle), (iii) low-intervened forests of the Andes Mountains (Cluster III: light gray circle). Percentages by axes indicate how much variation is explained by the principal components.

de los años con bajo crecimiento radial coincidieron con años de sequía) (figura 6A, B, C). Sin embargo, los bosques antiguos menos degradados que se ubican en la Cordillera de la Costa (SAC1-SAC2) fueron más sensibles a la sequía en comparación a todas las poblaciones analizadas, ya que un 71 % de los árboles muestreados respondieron negativamente a este evento. Cabe destacar que en las últimas tres décadas se han intensificado significativamente las sequías en Chile central, causadas por un aumento de la temperatura y disminución de la precipitación en la región (figura 6D, E).

El análisis de épocas superpuestas indicó que en el año de ocurrencia de las sequías, el crecimiento radial sufrió una disminución significativamente mayor, en los tres grupos analizados, respecto de los años sin ocurrencia de sequías, con un intervalo de confianza del 99 % para el grupo I y 95 % para el grupo II y III (figura 7A).

Efecto de periodos húmedos en el establecimiento de N. macrocarpa. Se observó reclutamiento de árboles entre el período 1840-1990, 1790-2014 y 1780-2014 para el grupo I, II y III, respectivamente, considerando solo los árboles con anillos visibles cercanos a la médula. Cabe destacar que 15 árboles no tenían médula visible, pero tenían > 100 anillos de crecimiento (SER = 2, SAC = 2, SAH = 11). Las poblaciones del grupo I presentaron árboles más jóvenes que las otras poblaciones, con establecimientos de árboles principalmente entre las décadas de 1920 y 1980, y con una sola cohorte de edad establecida a partir de 1900. El grupo II incluyó árboles establecidos en los siglos XIX y XX, observándose tres pulsos de establecimiento: 1820-1850, 1870-1910 y 1950-1990. Por último, el grupo III tuvo una distribución más heterogénea del establecimiento de árboles, pero de todas formas se observaron tres pulsos de establecimiento principalmente entre 1780-1820, 1880-1910 y 1930-1980 (figura 6).

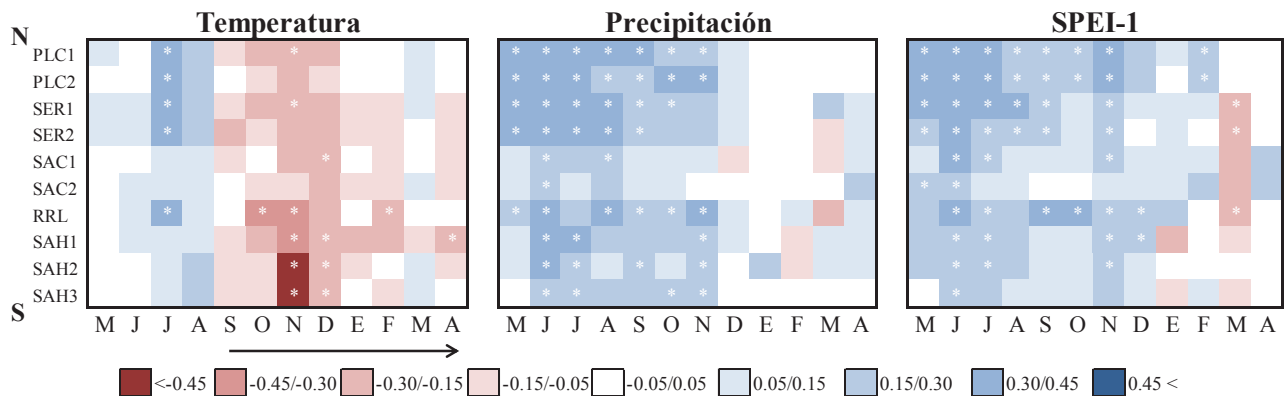


Figura 3. Análisis de correlación entre las 10 cronologías agrupadas y las variables climáticas mensuales (precipitación acumulada, temperatura media y SPEI-1), desde mayo a abril y durante el período 1943-2014. Asteriscos indican significancia estadística al nivel de confianza de 95 % ($r = \pm 0,23$). La flecha indica estación de activo crecimiento de los árboles. Las cronologías están ubicadas de norte a sur.

Correlation between the 10 grouped chronologies and monthly climatic variables (cumulative precipitation, mean temperature and SPEI-1) between May and April, during the period 1943-2014. Asterisk indicates statistical significance at the 95 % confidence level ($r = \pm 0,23$). Arrow indicates growing season. The chronologies are located from north to south.

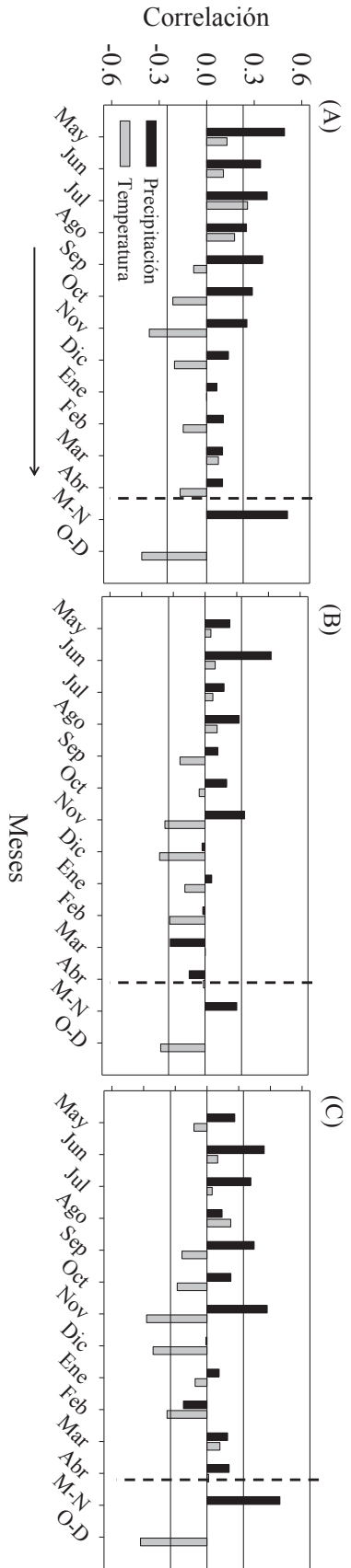


Figura 4. Análisis de correlación entre las tres cronologías agrupadas y las variables climáticas mensuales (precipitación acumulada y temperatura media), durante el periodo 1943-2014. (A) Grupo I, (B) Grupo II y (C) Grupo III. M-N (mayo a noviembre) y O-D (octubre a diciembre) representan las mayores correlaciones de los meses agrupados en relación a precipitación y temperatura, respectivamente. La línea horizontal indica significancia estadística al nivel de confianza de 95 % ($r = \pm 0,23$). La flecha indica estación de activo crecimiento de los árboles.

Correlation among the three grouped chronologies and the monthly climatic variables (accumulated precipitation and average temperature) during the period 1943-2014. (A) Cluster I and (C) Cluster III. M-N (May to November) and O-D (October to December) represent the highest correlations of the pooled months for precipitation and temperature, respectively. Horizontal line indicates statistical significance at the 95 % confidence level ($r = \pm 0,23$). Arrow indicates growing season.

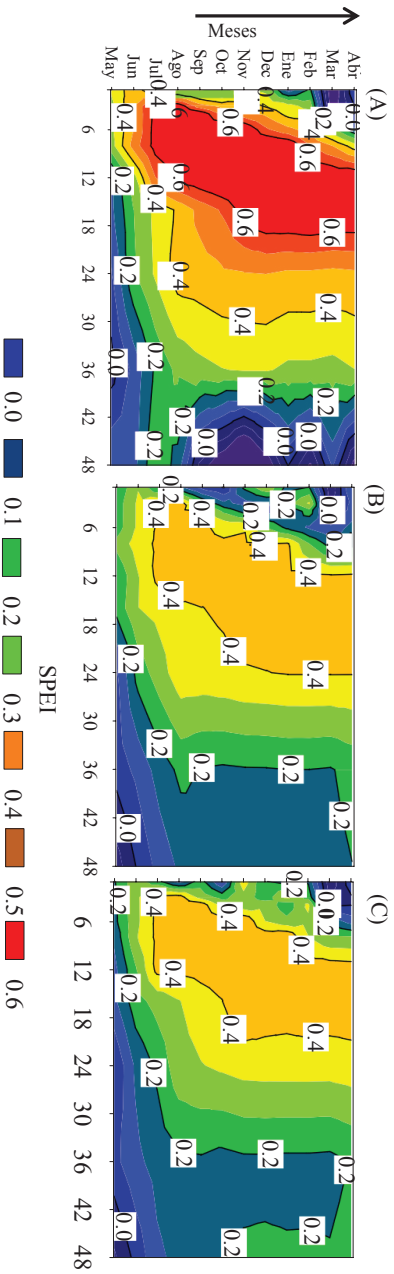


Figura 5. Análisis de correlación entre las tres cronologías agrupadas y el Índice de Precipitación - Evapotranspiración Estandarizado (SPEI), durante el periodo 1943-2014. (A) Grupo I, (B) grupo II y (C) grupo III. El índice SPEI fue calculado con una escala temporal de 1-48 meses. Valores de correlación son significantes con $r > 0,20$ ($P < 0,05$). Flecha indica estación de crecimiento de los árboles.

Correlation between Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index (SPEI) and three grouped chronologies and the monthly climatic variables (accumulated precipitation and average temperature) during the period 1943-2014. (A) Cluster I, (B) Cluster II and (C) Cluster III. The SPEI index was calculated at time scale of 1-48 months. Correlation values are significant at $r > 0,20$ ($P < 0,05$). Arrow indicates growing season.

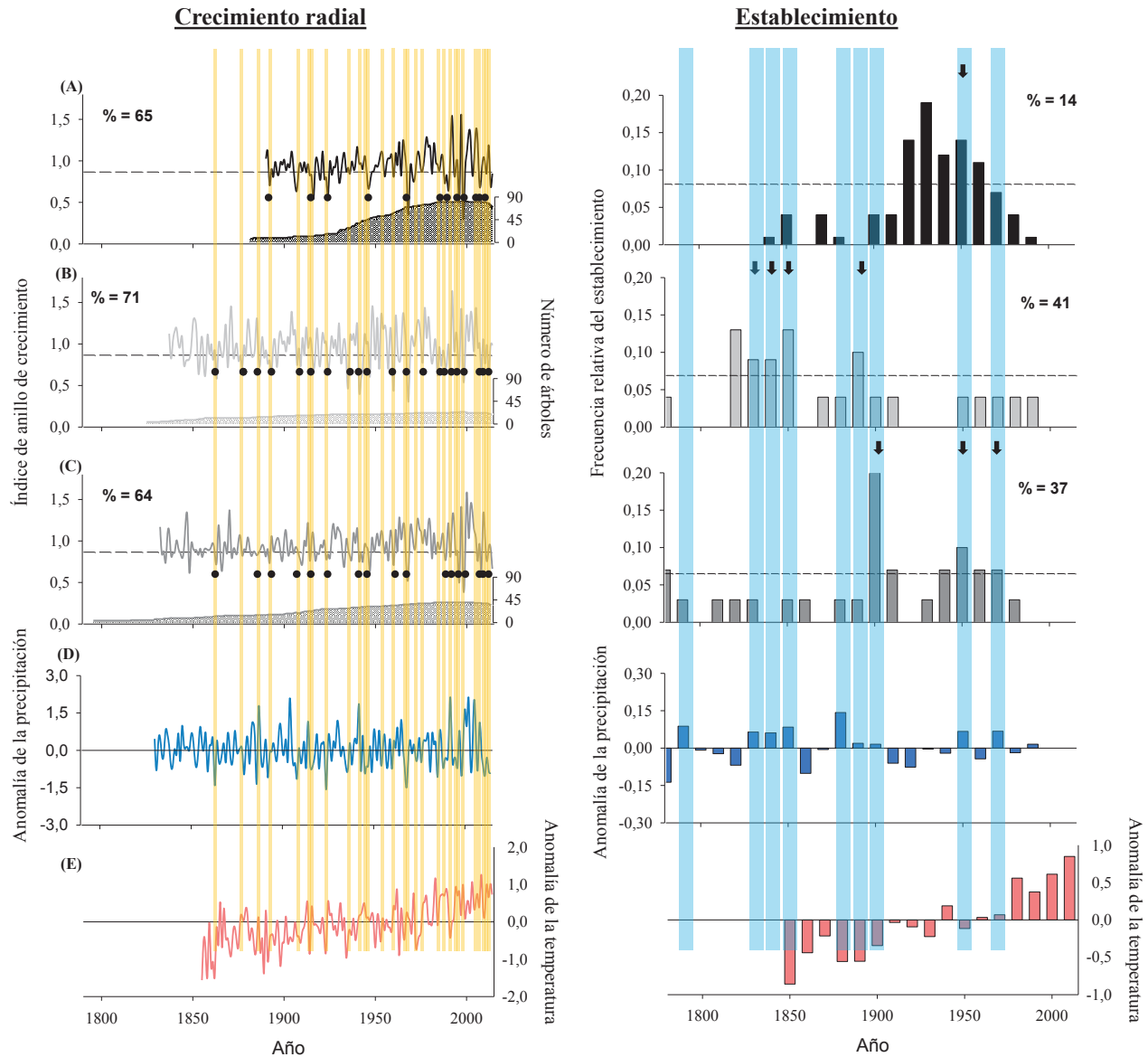


Figura 6. Influencia de la variabilidad climática regional en el crecimiento radial y establecimiento de árboles de *Nothofagus macrocarpa*. En cada cronología se muestra el porcentaje de años/árboles que fueron sensibles significativamente a la sequía/periodos húmedos. (A) Grupo I (cronología período 1890-2014). (B) Grupo II (cronología período 1837-2014). (C) Grupo III (cronología período 1832-2014). (D) Anomalías de las precipitaciones según reconstrucción de Le Quesne *et al.* (2006). (E) Anomalías de las temperaturas según reconstrucción de Rohde *et al.* (2013). El panel de la izquierda representa las cronologías del crecimiento radial anual (índice), mientras que el panel de la derecha muestra la cronología de establecimiento (frecuencia relativa) en clases de 10 años. Líneas amarillas y rectángulos azules indican sequías y décadas húmedas, respectivamente (ver también metodología). Círculos negros indican una disminución del crecimiento radial asociada a las sequías, mientras que flechas negras indican un aumento del establecimiento de árboles asociados a décadas con condiciones de humedad favorables.

Influence of regional climate variability on radial growth and trees establishment of *Nothofagus macrocarpa*. In each chronology the percentage of years/trees that were significantly sensitive to drought/wet periods is shown. (A) Cluster I (chronology period 1890-2014). (B) Cluster II (chronology period 1837-2014). (C) Cluster III (chronology period 1832-2014). (D) Precipitation anomalies according to Le Quesne *et al.* (2006). (E) Temperature anomalies according to Rohde *et al.* (2013). The left panel represents the chronologies of tree-ring width (index) and the right panel the establishment chronology (relative frequency) in classes of 10 years. Yellow lines and blue rectangles indicate droughts and wet decades, respectively (see methodology). Black circles indicate a decrease in radial growth associated with droughts, while black arrows indicate an increase in the establishment of associated trees for decades with favorable humidity conditions.

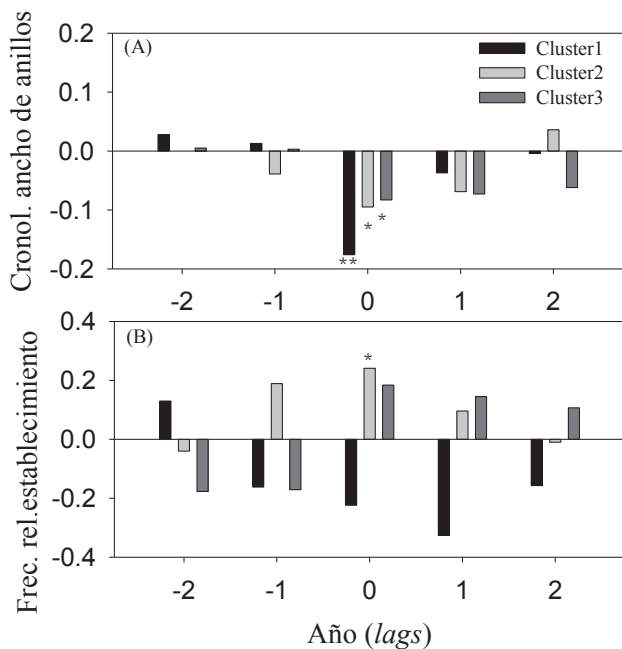


Figura 7. Resultado del análisis de épocas superpuestas comparando (A) cronologías del ancho de anillo de crecimiento con los años de sequías, y (B) cronología de la frecuencia relativa del establecimiento de árboles con las décadas húmedas. El eje X representa cinco años, dos años antes y dos años después del evento, mientras que el eje Y indica las anomalías de las variables analizadas. Asteriscos representan la significancia estadística (* 95 IC, ** 99 IC).

Results of superposed epoch analysis comparing (A) chronologies of tree-ring width with drought years, and (B) chronologies of establishment relative frequency with wet decades. The X axis represents five years, two years before and two years after the event, while the Y axis indicates the anomalies of the variables analyzed. Asterisks represent statistical significance (* 95 CI, ** 99 CI).

Los períodos húmedos tuvieron una influencia positiva en el establecimiento de árboles de *N. macrocarpa*, siendo esta tendencia más marcada en los bosques antiguos poco degradados, tanto de la Cordillera de la Costa (grupo II) como la de Los Andes (grupo III) (al menos 37 % de los árboles se establecieron en décadas húmedas). En cambio, en los bosques degradados de la Cordillera de la Costa mostraron que solo el 14 % del establecimiento de árboles pudo ser atribuido a años con mayor precipitación. Se observa que desde la década de 1980 hay un aumento de la temperatura y disminución de la precipitación con consecuencias en la disminución del establecimiento de árboles (figura 6 D, E).

El análisis de épocas superpuestas mostró que el establecimiento de los árboles es influenciado significativamente por las décadas húmedas durante el período sólo en el grupo II. Los resultados del grupo III tuvieron tendencias similares al grupo II, pero no alcanzó a ser significativos; en cambio en el grupo I las décadas húmedas indicaron una incidencia negativa durante el evento y el año siguiente, pero sin alcanzar niveles significativos (figura 7B).

DISCUSIÓN

Sensibilidad climática del crecimiento radial de N. macrocarpa. La sensibilidad climática detectada para el crecimiento radial y el establecimiento de *N. macrocarpa* expande el número de especies que se pueden utilizar para estudios dendrocronológicos que buscan entender la relación entre la variabilidad climática y la dinámica de los bosques en Chile central. La novedad de esta investigación es que considera cronologías de toda la distribución natural de *N. macrocarpa*, tanto en la Cordillera de la Costa como en la de Los Andes, que además se corresponde con el área biogeográfica del bosque mediterráneo de América del Sur. Lo anterior permite inferir patrones biogeográficos en el impacto de las tendencias recientes del clima en la distribución de una especie que entrega información sobre las respuestas del bosque mediterráneo. Por ejemplo, el agrupamiento de las cronologías tiene un origen biogeográfico, donde las poblaciones del sur (Andes, grupo III) se diferencian del norte (grupo I y grupo II), de acuerdo al análisis de componentes principales (figura 3). Otros estudios más al sur de Chile demuestran que la similitud en los patrones de crecimiento de diferentes poblaciones tiene explicación biogeográfica (e.g., Lara *et al.* 2005, Muñoz *et al.* 2013), verificando la importancia de considerar un gradiente geográfico y climático en estudios dendroecológicos. Además del gradiente climático predominante en la distribución geográfica de *N. macrocarpa*, las tendencias recientes de crecimiento radial y establecimiento se pueden explicar por el grado de perturbación de las poblaciones. Las cronologías provenientes de bosques degradados (grupo I) son las más jóvenes entre las poblaciones estudiadas (figura 5), las cuales tienen un patrón de crecimiento similar demostrado por el PC1 (figura 2). Cabe señalar que los bosques de *N. macrocarpa* del Parque Nacional de La Campana, Santuario de la Naturaleza el Roble y Reserva Nacional Roblería del cobre de Loncha se encuentran cercanos a caminos que lo conectan a grandes ciudades, lo que facilitó las perturbaciones antropogénicas aunque actualmente se encuentren protegidos (desde 1969 para PLC, 1996 para RRL y 2000 SER) (cuadro 1). Ello evitaría su explotación y degradación antrópica en el futuro, pero no su decaimiento forestal asociado a los cambios en la variabilidad climática regional predicha para las próximas décadas de acuerdo a los escenarios climáticos propuestos por el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (Collins *et al.* 2013).

Las estadísticas descriptivas de las cronologías demuestran una variación similar en el patrón de crecimiento de árboles en cada uno de los sitios (cuadro 2), indicando una sincronización del crecimiento radial entre individuos de la misma especie. Ello se podría atribuir a la formación de madera anual como respuesta a las variaciones climáticas (Schweingruber 1996). El análisis dendroclimático demostró que todas las cronologías del ancho de anillos de crecimiento responden positivamente a la oferta de agua

en el suelo entre mayo y noviembre (figura 3). Sin embargo, un aumento de la temperatura durante los primeros meses de la estación de crecimiento (octubre-diciembre) promovería un aumento de la evapotranspiración, causando una disminución del crecimiento de los árboles en estos bosques mediterráneos. Por lo tanto, años con otoños/inviernos lluviosos sumado a primaveras/veranos con temperatura media bajo el promedio provocaría condiciones favorables para el crecimiento radial de *N. macrocarpa*. Resultados similares se han documentado en otras especies forestales de clima mediterráneo en Chile central (e.g., Le Quesne *et al.* 2006, Gutiérrez *et al.* 2008, Barichivich *et al.* 2009), demostrando que la estación lluviosa es clave para el crecimiento de los árboles del bosque mediterráneo en Chile central.

Efecto de las sequías en el crecimiento radial. En general, los años de sequías regionales tuvieron un efecto negativo en el crecimiento radial en más del 64 % de los árboles de *N. macrocarpa*, a partir de 1863. Por lo tanto, los grandes desvíos de condiciones húmedas/secas que afectan a Chile central causan impactos regionales en el crecimiento de los bosques de *N. macrocarpa* tanto en la Cordillera de la Costa como en la de Los Andes, siendo las sequías de 1892, 1924, 1967, 1968, 1988, 1996 y 1998, 2007, 2010, 2011, 2012 las que afectaron a todas las cronologías representadas en los diferentes grupos (figura 6). En este contexto, las grandes sequías de los años 1968, 1996 y 1998 no solo causaron severas restricciones en el suministro de agua que afectaron la vegetación mediterránea sino que además ejercieron una incidencia negativa en la producción de energía hidroeléctrica con dramáticos impactos negativos en la economía chilena (Quintana 2000).

En general, los árboles caducifolios responden a las sequías alterando su fenología foliar, modificando el sistema radicular para la captación de agua en suelos más profundos y aumentando su resistencia a la cavitación (Allen *et al.* 2015). Sin embargo, estos cambios modificarían las tasas de respiración y fotosíntesis, afectando los procesos de crecimiento radial del árbol, siendo las embolias el riesgo funcional extremo que puede ser causado por una sequía severa (Choat *et al.* 2012). Basado en los resultados de esta investigación se propone que a este riesgo están sometidos los bosques mediterráneos del centro de Chile.

El análisis de épocas superpuestas mostró que las grandes sequías afectaron el crecimiento radial solo durante el año del evento, lo que significa que no hay una disminución significativa del crecimiento post sequía. Sin embargo, el análisis de correlación entre el índice de sequía SPEI y las cronologías muestran alta sensibilidad de *N. macrocarpa* hasta 36 meses luego del evento de sequía (figura 5). Esta respuesta negativa del crecimiento a las sequías es un fenómeno preocupante en ecosistemas mediterráneos a nivel mundial, ya que se ha verificado en bosques mediterráneos europeos el decaimiento y mortandad causados por un efecto simultáneo de disminuciones en la precipita-

ción y aumento de la temperatura (e.g. Gea-Izquierdo *et al.* 2014). Recientemente se ha propuesto un fenómeno global emergente de una mayor mortalidad de árboles y disminución del crecimiento, atribuido al aumento de sequías y déficit hídrico en diferentes ecosistemas boscosos, lo que se puede exacerbar en un futuro cercano (Allen *et al.* 2015).

Los eventos de sequía en Chile central han sido catalogados como fenómenos sin precedentes durante el siglo pasado en el contexto de los seis siglos anteriores, tomando gran relevancia durante el siglo XX (Christie *et al.* 2011). Por otra parte, se observa una tendencia negativa del crecimiento en los últimos años de cada cronología (figura 6A, B, C), que estaría asociada a la disminución de las precipitaciones y un aumento de la temperatura durante los últimos años (figura 6D, E). Se ha documentado una disminución histórica de la precipitación entre el período 2010-2015, la cual no tiene antecedentes en los registros instrumentales locales, la que parece estar impulsada por el cambio climático y antropogénico (Garreaud *et al.* 2017). Tales predicciones y la relevancia global de los bosques demandan profundizar en el entendimiento de la resiliencia de los bosques de *Nothofagus macrocarpa* y otros ecosistemas forestales mediterráneos de Chile central a los incrementos en las condiciones de sequía (e.g. bosque esclerófilo).

Efecto de décadas húmedas en el establecimiento de árboles. Los bosques poco degradados, tanto de la Cordillera de la Costa (grupo II) como la de Los Andes (grupo III), fueron los que mejor respondieron a períodos húmedos (al menos > 37 % del establecimiento de árboles es asociado a períodos húmedos de 10 años) (figura 6B, C). No obstante, el establecimiento de árboles asociados a décadas húmedas se comprobó solamente en las poblaciones del Santuario de la Naturaleza Altos Cantillana, utilizando el análisis de épocas superpuestas (figura 7B). Otros estudios en América del Sur indican que períodos húmedos inducen a un mayor establecimiento de especies arbóreas latifoliadas. Por ejemplo, Holmgren *et al.* (2006) mostraron que lluvias intensas provocan un aumento de la regeneración en *Prosopis* spp. en Perú y en Chile (30° S), lo que demuestra que años de evento de El Niño (lluvias sobre lo normal) generaría una oportunidad para regenerar el bosque. Resultados similares se han reportado en bosques de neblina de *Aextoxicon punctatum* Ruiz *et Pav.* en la zona semiárida de Chile (30° S, Gutiérrez *et al.* 2008).

Por otra parte, los resultados muestran que a partir de la década de 1980 la temperatura se ha incrementado respecto de las décadas anteriores (figura 6E), coincidiendo con menores tasas de establecimiento de árboles. Se observa además la nula presencia de regeneración por semillas de las especies que componen el dosel arbóreo de la comunidad, especialmente en las poblaciones del grupo I (observación *in situ*). En bosques mediterráneos europeos también se ha observado que durante las décadas más cálidas del siglo XX (1990) el reclutamiento disminuyó, a

pesar de la disponibilidad de sitios adecuados para el establecimiento y la presencia de individuos reproductores (Camarero y Gutiérrez 2007).

En los tres grupos se observan cohortes de árboles de edades uniformes, con más de una cohorte en los grupos II y III (figura 6). Sin embargo, en el grupo I se observa una sola cohorte no asociada a condiciones favorables de humedad, lo que es característico de bosques afectados por disturbios (Cullen *et al.* 2001). Esto último indicaría que su establecimiento estaría relacionado a otras variables, posiblemente asociadas a la intervención humana que tuvieron en el siglo XX, causando degradación y fragmentación de estos bosques (Donoso 1982). La menor variación entre los diámetros de los individuos del grupo I (error estándar < 2,2, cuadro 1) también sugiere una condición coetánea entre los árboles, lo que probablemente es consecuencia de la alteración provocada por la intensa explotación a la que estuvieron sometidas estas poblaciones en el siglo pasado (Gajardo 2001). Por otra parte, en el grupo II predominan los árboles viejos (70 % de los árboles se estableció antes de 1900), sin embargo, se observa establecimiento en las décadas de 1950, 1960, 1970, 1980 y 1990. Esta población es una de las que se encuentra con menor intervención humana debido a su difícil acceso, por lo que el éxito del establecimiento de la regeneración se debe principalmente a la resiliencia a factores naturales bióticos (competencia intra e inter específica) y clima, siendo el factor humano menos incidente que en las otras poblaciones.

También se debe considerar en toda la distribución de *N. macrocarpa*, que el éxito de la regeneración depende del daño producido por conejos (*Oryctolagus cuniculus*) y liebres (*Lepus europaeus*), los cuales depredan su regeneración de plántulas en Chile central (Holmgren *et al.* 2006). Se ha observado poco éxito de la regeneración natural y de plantaciones de *N. macrocarpa* en el Santuario de la Naturaleza El Roble debido al ataque de lagomorfos y roedores¹. Por lo tanto, es importante conocer los patrones de establecimiento de árboles antes de la llegada de estas especies invasoras. En este sentido, los grupos I y III mostraron significancia en el siglo XX, mientras que en el grupo II, las décadas húmedas del siglo pasado no tuvieron incidencia en el establecimiento de árboles (figura 6), por lo que el poco éxito de la regeneración podría deberse en parte al ataque de estos herbívoros.

CONCLUSIONES

Este estudio proporciona evidencia empírica del estado de conservación y vulnerabilidad al cambio climático del bosque mediterráneo de América del Sur, proporcionando una visión ecológica sobre la sensibilidad climática de las poblaciones de *N. macrocarpa* a lo largo de toda su distribución geográfica. En todas las poblaciones se observa un efecto negativo de las sequías en el crecimiento radial,

acentuándose a partir de 1980. Las poblaciones del norte, más la de Loncha, son las más jóvenes y coetáneas, lo que sería explicado por la mayor perturbación antropogénica respecto de las otras poblaciones analizadas. Además, se observa que el crecimiento radial de estas poblaciones tiene una mayor sensibilidad a la variabilidad hídrica que las de Los Andes y las que se encuentran a más altitud de la Cordillera de la Costa. Por otra parte, se comprueba que décadas húmedas están asociadas a pulsos de establecimiento, a excepción de lo que se observa en los bosques más degradados de la Cordillera de la Costa. Por lo tanto, las poblaciones de *N. macrocarpa* del límite norte de la Cordillera de la Costa deben tener prioridad para programas de conservación, restauración ecológica y mitigación a efectos del cambio climático. El hecho de encontrarse en áreas silvestres protegidas no garantiza su preservación dada las respuestas a la variabilidad climática reciente de incremento en las sequías. Estos resultados entregan una visión ecológica sobre la respuesta del bosque mediterráneo de América del Sur a los cambios ambientales recientes, los cuales deberían ser complementados con estudios genéticos, isotópicos, y demográficos, entre otros.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Carlos Le Quesne por facilitar la reconstrucción de la precipitación de la región central de Chile. A Pablo Fresia, Claudio Anholetto Junior, Christian Díaz, Julio Vergara, Fernanda Romero por su apoyo en la colecta de muestra y logística en terreno. A los guardaparques de CONAF del Parque Nacional “La Campana” y Reserva Nacional “Roblería del Cobre de Loncha”. A los funcionarios del Santuario de la Naturaleza “Altos Cantillana” y a la comunidad “Capilla de Caleu”. Este estudio fue financiado por la agencia *Rufford Small Grants for Nature Conservation* (RSGA 16502-1). Además, el primer autor del trabajo recibió una beca de doctorado del programa BecasChile de CONICYT (CONICYT-PAI/INDUSTRIA79090016) y una beca CAPES-Brasil (88887.116430/2016-00) para la realización de una estadía científica en el IANIGLA del CCT CONICET-Mendoza. AGG agradece el financiamiento de FONDECYT 11150835 y al Programa de Becas del Programa Bosques Andinos y Agencia Suiza para el Desarrollo y la Cooperación – COSUDE. También agradecemos a los revisores anónimos que invirtieron tiempo para mejorar este manuscrito.

REFERENCIAS

- Abrams MD, DA Orwig. 1996. A 300-year history of disturbance and canopy recruitment for co-occurring white pine and hemlock on the Allegheny Plateau, USA. *Journal of Ecology* 84(3): 353-363.
- Allen CD, DD Breshears, NG McDowell. 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6(8): 1-55.

¹ Peña-Rojas K. Comunicación personal.

- Barichivich J, DJ Sauchyn, A Lara. 2009. Climate signals in high elevation tree-rings from the semiarid Andes of north-central Chile: responses to regional and large-scale variability. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281(3): 320-333.
- Camarero J, E Gutiérrez. 2007. Response of *Pinus uncinata* recruitment to climate warming and changes in grazing pressure in an isolated population of the Iberian system (NE Spain). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39(2): 210-217.
- Christie D, J Boninsegna, M Cleaveland, A Lara, C Le Quesne, M Morales, M Mudelsee, D Stahle, R Villalba. 2011. Aridity changes in the Temperate-Mediterranean transition of the Andes since AD 1346 reconstructed from tree-rings. *Climate Dynamics* 36(7-8): 1505-1521.
- Choat B, S Jansen, TJ Brodribb, H Cochard, S Delzon, R Bhasakar, SJ Bucci, TS Field, SM Gleason, UG Hacke, AL Jacobsen, F Lens, H Maherali, J Martínez-Vilalta, S Mayr, M Mencuccini, PJ Mitchell, A Nardini, J Pittermann, RB Pratt, JS Sperry, M Westoby, IJ Wright, AE Zanne. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491(7426): 752-755.
- Collins M, R Knutti, J Arblaster, JL Dufresne, T Fichetef, P Friedlingstein, X Gao, WJ Gutowski, T Johns, G Krinner, M Shongwe, C Tebaldi, AJ Weaver, M Wehner. 2013. Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility. In *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, Reino Unido. Cambridge University Press. 108 p.
- CR2 (Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia, Chile). 2017. Explorador climático CR2. Consultado 30 oct. 2017. Disponible en <http://explorador.cr2.cl/>
- Cullen L, G Stewart, R Duncan, J Palmer. 2001. Disturbance and climate warming influences on New Zealand *Nothofagus* tree-line population dynamics. *Journal of Ecology* 89(6): 1061-1071.
- Daniels L, T Veblen. 2004. Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern Patagonia. *Ecology* 85(5): 1284-1296.
- Donoso C. 1982. Reseña ecológica de los bosques mediterráneos de Chile. *Bosque* 4(2): 117-146.
- Garreaud R, C Alvarez-Garreton, J Barichivich, JP Boisier, D Christie, M Galleguillos, C Le Quesne, J McPhee, M Zambrano. 2017. The 2010-2015 mega drought in Central Chile: Impacts on regional hydroclimate and vegetation. *Hydrology and Earth System Sciences* 21(12): 6307.
- Gajardo R. 2001. Antecedentes sobre el «roble de Santiago» o «roble blanco» (*Nothofagus macrocarpa*) y sus problemas de conservación. *Revista Bosque Nativo* 28: 3-7.
- Gea-Izquierdo G, B Viguera, M Cabrera, I Cañellas. 2014. Drought induced decline could portend widespread pine mortality at the xeric ecotone in managed mediterranean pine-oak woodlands. *Forest Ecology Management*. 320: 70-82.
- Gutiérrez AG, O Barbosa, DA Christie, E Del-Val, HA Ewing, CG Jones, A Marquet, KC Weathers, JJ Armesto. 2008. Regeneration patterns and persistence of the fog-dependent Fray Jorge forest in semiarid Chile during the past two centuries. *Global Change Biology* 14: 161-176.
- Holmes R, R Adams, H Fritts. 1986. Quality control of cross-dating and measuring: a users manual for the program COFECHA. In *University of Arizona, Laboratory of Tree-Ring Research ed. Tree-ring chronologies of western North America: California, eastern Oregon and northern Great Basin*. Tucson, EE.UU. 9 p.
- Holmes R, T Swetnam. 1994. Program EVENT users manual: superposed epoch analysis in fire history. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.
- Holmgren M, BC Lopez, J Gutierrez, F Squeo. 2006. Herbivory and plant growth rate determine the success of El Niño Southern Oscillation-driven tree establishment in semiarid South America. *Global Change Biology* 12(12): 2263-2271.
- Lara A, R Villalba, A Wolodarsky-Franke, JC Aravena, BH Luckman, E Cuq. 2005. Spatial and temporal variation in *Nothofagus pumilio* growth at tree line along its latitudinal range (35 40'-55 S) in the Chilean Andes. *Journal of Biogeography* 32(5): 879-893.
- Le Quesne C, D Stahle, M Cleaveland, M Therrell, JC Aravena, J Barichivich. 2006. Ancient *Austrocedrus* tree-ring chronologies used to reconstruct central Chile precipitation variability from AD 1200 to 2000. *Journal of Climate* 19(22): 5731-5744.
- Myers N, RA Mittermeier, CG Mittermeier, G da Fonseca, J Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858.
- Muñoz AA, J Barichivich, DA Christie, W Dorigo, D Sauchyn, A González-Reyes, R Villalba, A Lara, N Riquelme, ME González. 2013. Patterns and drivers of *Araucaria araucana* forest growth along a biophysical gradient in the northern Patagonian Andes: Linking tree rings with satellite observations of soil moisture. *Austral Ecology* 39(2): 158-169.
- Rohde R, R Muller, R Jacobsen, S Perlmutter, A Rosenfeld, J Wurtele, J Curry, C Wickhams, S Mosher. 2013. Berkeley Earth Temperature Averaging Process. *Geoinformatics & Geostatistics: An Overview* 13: 20-100.
- Quintana J. 2000. The drought in Chile and la Niña. *Drought Network News* 12: 3-6.
- Schweingruber F. 1996. Tree rings and environment: dendroecology. Berna, Suiza. Paul Haupt. 609 p.
- Stokes M, T Smiles. 1996. An introduction to tree-ring dating. Tucson, USA. University of Arizona Press. 73 p.
- Trouet V, G Van Oldenborgh. 2013. KNMI Climate Explorer: a web-based research tool for high-resolution paleoclimatology. *Tree-Ring Research* 69(1): 3-13.
- Vicente-Serrano SM, S Begueria, J Lopez-Moreno. 2010. A Multiscalar Drought Index Sensitive to Global Warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *Journal of Climate* 23(7): 1696-1718.

Recibido: 02.08.17
Aceptado: 03.01.18

Evaluation of the effects of various factors on aboveground and belowground biomass storage capacity of *Rhododendron ponticum*

Evaluación de efectos de diversos factores sobre la capacidad de almacenamiento de biomasa aérea y subterránea de *Rhododendron ponticum*

Birsen Durkaya ^a, Ali Durkaya ^{b*}, Gökhan Önal ^c, Sinan Kaptan ^d

^aBartın University, Faculty of Forestry, Forest Engineering, Department of Forest Management, Ağdacı Country, 74100, Bartın, Turkey.

* Corresponding author: ^bBartın University, Faculty of Forestry, Forest Engineering, Department of Forest Management, Ağdacı Country, 74100, Bartın, Turkey, adurkaya@bartin.edu.tr

^cGeneral Directorate of Forestry, Ankara, Turkey.

^dBartın University, Faculty of Forestry, Forest Engineering, Department of Forest Management, Ağdacı Country, 74100, Bartın, Turkey.

SUMMARY

Although there is a great potential for *Rhododendron ponticum* (common rhododendron) to naturally spread throughout the entire Black Sea region of Turkey, there has been no generic biomass study. Therefore, this study was carried out to determine the biomass amounts of common *R. ponticum* populations and how that biomass differs according to certain vegetation and habitat characteristics. Data were obtained from 36 plot areas in the Black Sea region of Turkey: 18 from Giresun and 18 from Bartın. The data were afterwards grouped in terms of altitude, dominant exposure and vegetation height factors, to reveal the change of *R. ponticum* biomass accordingly. The data obtained showed significant variation; therefore, mass values are expressed as mean values. The potential relationship between the afore-mentioned factors and the amounts of biomass was examined by using the analysis of variance. Results showed that the highest biomass amount occurs at 0-500 m in altitude, with a mean biomass of 40,035 kg ha⁻¹. Regarding dominant exposure and biomass amounts, the mean biomass of the *R. ponticum* population was found to be 38,185.6 kg ha⁻¹ in sunny exposure and 35,185 kg ha⁻¹ in shady exposure. Regarding vegetation height and biomass amounts, 38,820.7 kg ha⁻¹ was the highest biomass when the vegetation height was 2-2.5 m. Overall however, the analysis of variance for exposure, altitude and mean height of vegetation revealed no significant differences among the groups. It can be concluded that using average values to estimate biomass storage capacities of *R. ponticum* populations is the most reasonable way to proceed at this time.

Key words: biomass, *Rhododendron ponticum*, root/shoot ratio, altitude, exposure, LDMC.

RESUMEN

Aunque existe gran potencial para que *Rhododendron ponticum* (rododendro común) se extienda de forma natural por la región del Mar Negro de Turquía, no ha habido ningún estudio genérico de biomasa. Por lo tanto, este estudio se llevó a cabo para determinar las cantidades de biomasa de las poblaciones de *R. ponticum* y cómo esa biomasa difiere de acuerdo con ciertas características de la vegetación y el hábitat. Los datos se obtuvieron de 36 parcelas en la región del Mar Negro de Turquía: 18 de Giresun y 18 de Bartın. Los datos se agruparon según altitud, exposición y altura de la vegetación, para revelar el cambio de la biomasa *R. ponticum*. La relación entre dichos factores y la biomasa se examinó mediante análisis de varianza. El análisis de la varianza para la exposición, la altitud y la altura media de la vegetación no reveló diferencias significativas entre los grupos. Los resultados mostraron tendencia de mayor cantidad de biomasa (40.035 kg ha⁻¹) a 0-500 m de altitud. Con la exposición se encontró que la biomasa media tendió a ser mayor en condición soleada (38.185,6 kg ha⁻¹) que sombría (35.185 kg ha⁻¹). Cuando la altura de la vegetación fue de 2-2,5 m, la biomasa tendió a ser mayor (38.820,7 kg ha⁻¹). Se puede concluir que el uso de valores promedio para estimar las capacidades de almacenamiento de biomasa de las poblaciones de *R. ponticum* es la forma más razonable de proceder en este momento.

Palabras clave: biomasa, *Rhododendron ponticum*, relación raíz/tallo, altitud, exposición, LDMC.

INTRODUCTION

Rhododendron is the largest genus of the Ericaceae family, with approximately 1,200 species (Rotherham 1983).

Their natural habitat spreads from northeastern Asia to the east of North America (Çolak 1997). *Rhododendron ponticum* L. (common rhododendron), which is a member of this genus, is a species of auxin belt (Aksoy and

Mayer 1975). Although it is an auxin belt species, *R. ponticum* spreads over Turkey, Caucasia, Lebanon, England, Ireland, Bulgaria, Spain, central and southern Portugal, Belgium and France. The Black Sea region has the largest distribution of *R. ponticum* (Clay *et al.* 1992, Çolak 1997).

Although the various *Rhododendron* species are different in their resistance to environmental stress, *R. ponticum* avoids growing in locations where there is insufficient soil moisture (Cross 1981). However, being a shade-tolerant species is an advantage over its non-shade-tolerant rivals. Even a 90 % canopy cover cannot prevent the penetration of this species into such an area (Gritten 1995).

Rhododendron ponticum is a type of vegetation without an obvious main body. It has a complex branching structure and very dense foliage (Nadezhdina *et al.* 2004). While it has more sparse foliage and a taller, more spread-out form under canopy cover, it is shorter with more dense foliage in open areas. Under optimal growing conditions, it may grow vertically to heights of 7-8 m in the eastern Black Sea region, and its diameter can spread over 30-40 cm. It grows in altitudes up to 2,100 m and is distributed throughout northern Anatolia (Çolak 1997).

It is generally an undesirable species. It constitutes an impediment to the germination and development of the natural plant habitat in forested areas of the Black Sea region. In locations of decreased canopy cover, one finds scrub growth in the Mediterranean region and the *Rhododendron* spp. in the Black Sea region (Çolak 1997). *Rhododendron* spp. not only prevent seed from germinating, they also steal the nutrition, light and water from the saplings in their environment (Lei *et al.* 2006). Furthermore, *Rhododendron* spp. cover and block light from small saplings in the environment, which leads to their death due to lack of light (Eşen 2000). Additionally, *Rhododendron* spp. reduce the speed of decomposition in the top layer of soil and cause the formation of acidic humus (Nadezhdina *et al.* 2004). Lastly, *Rhododendron* spp. also create a serious impediment for field studies in forestry (Varol and Özel 2005).

Because of the above-mentioned characteristics, *Rhododendron* spp. are considered an invasive species, which are problematic for commercial forests, where they are not wanted. Most of the studies on *Rhododendron* spp. were carried out to identify their invasive species and to find a way to deal with them (Gritten 1995, Milne and Abbott 2000, Dehnen-Schmutz *et al.* 2004). The biomass of *Rhododendron* spp., however, has caught the attention of many researchers, who have investigated their potential use in manufacturing, especially in the creation of fiber and particleboard. From a technological aspect, *Rhododendron* spp. were found useful in particleboard production, even though they are not used in the production process due to lack of economic feasibility (Akgül *et al.* 2012).

Data regarding woody biomass are necessary for understanding facts such as: carbon storage and the carbon cycle, global benefits, determining the yield of vegetation, bioenergy source management and the estimation

of amount of flammable material in forest fires (Durkaya *et al.* 2016). Because of the international processes and agreements, in which Turkey is participating, Turkey must protect its contribution of forest ecosystems to the carbon cycle and internationally declare its level. The United Nations Framework Convention on Climate Change (UNFCCC) obliges all parties to prepare, publish and periodically update the national inventories, using comparable methods regarding gas emissions, which have a greenhouse effect, forest removal, change in use of forestland and forestry practices according to UN guide practice (Joosten *et al.* 2004). Before the present study, there was no study performed on the *R. ponticum* regarding its natural distribution area in Turkey, which would allow for the estimation of carbon-storage levels.

To assess the biomass of *R. ponticum* correctly, it is necessary to determine the different factors affecting biomass change. It is known that factors such as average vegetation age and elevational diversity gradient have either positive or negative correlations with biomass storage capacity (Pajtik *et al.* 2008, Zhang *et al.* 2009). Dominant exposure and mean height of vegetation are investigated as additional variables because they likely affect the biomass development of *R. ponticum*.

In literature research, no comparative study was found (excluding work done in Artvin at 1,700 m height (Özkaya 2016) of the *R. ponticum* biomass storage by various vegetation and habitat condition characteristics. Primarily, this study will provide practical and useful information on biomass storage data for *R. ponticum* populations. Furthermore, this study draws attention to the uncertainties and difficulties for researchers and practitioners in assessing and measuring *R. ponticum* biomass and the lack of previous studies. One of the main obstacles is the principle of “accurate and exact determination” in biomass reports. The current study will make it possible to understand the differences in biomass capacities and to make better biomass capacity evaluations.

Rhododendron ponticum populations in the Giresun and Bartın regions, where populations of that species are distributed, were investigated in this study. Because of the high *R. ponticum* reserves, the afore-mentioned regions have all the characteristics needed for sampling.

The hypothesis of this study is: there are differences in the distribution of biomass of the *R. ponticum* according to exposure, altitude, mean height and mean age of vegetation. To test this hypothesis, we tried to determine if there is a difference between aboveground and belowground biomass storage of *R. ponticum*, which is distributed throughout the Black Sea region. We also attempted to reveal the variation in the level of biomass storage by certain vegetation and habitat condition characteristics. The objectives in this study are:

- To determine biomass storage capacity of *R. ponticum* according to sun/shade exposure, altitude, and

mean height of vegetation by regional comparison (Giresun to Bartin).

- To determine the relationship of mean age with aboveground, belowground, and total amount of biomass.
- To evaluate for statistically significant differences among biomass components by groups and subgroups.

METHODS

Study area. Bartin and Giresun districts were selected to be study areas, as they are natural distribution areas for this species. Both of these regions host widespread natural *R. ponticum* vegetation and are suitable for specimens having the required characteristics. The Giresun district is located in the east, while the Bartin district is located in the west, both in the Black Sea region (figure 1). There are approximately 500 km between the two regions.

Climate data. The dominant climate in the study areas is the Black Sea climate type. This type of climate includes abundant rainfall throughout the year, moderately hot summers and mild winters. Since the research areas are near the sea and in low altitude mountain areas, parallel to the shore, the temperature difference along the shore decreases, humidity increases and air mass from the Balkans is in effect.

Annual mean temperature in the Bartin district is 12.9 °C, with the highest average temperature being 42.8 °C in July and the lowest average temperature being 4.1 °C in January. Annual precipitation is 1,040.1 mm on average, with the highest precipitation amount being 181 mm (in August) and the driest month being April with 40 mm. The relative humidity is an average of 55.6 % annually. The vegetative period lasts for six months. Accordingly, the area's precipi-

tation type was found to be rich in humidity and the vegetation cover was found to be an overly humid forest.

The annual mean temperature in the Giresun district is 14.2 °C, with the highest mean temperature being 22.3 °C in August and the lowest mean temperature being 6.9 °C in February. The highest level of precipitation occurs in October and November, while the lowest level of precipitation occurs in May and June. The highest monthly precipitation level may exceed 140 mm, while the minimum level does not fall below 60 mm. The annual mean relative humidity is 61 %.

Experimental data. At the beginning of this study, the natural factors that had potential to affect the biomass storage capacity of *R. ponticum* vegetation were determined, and the study was designed accordingly. These factors were divided into four groups, and afterwards, the subgroups were established (except for the mean age). The sampling procedure was executed to cover these groups and subgroups, and the data were clustered accordingly. The groups and subgroups established are listed below:

1. Exposure: Sunny exposure (14 plots), shadowy exposure (22 plots),
2. Altitude (m): 0-500 (12 plots), 501-1,000 (16 plots), 1,001-1,500 (5 plots), 1,501- (3 plots),
3. Mean height of vegetation: up to 1-1.5 m (5 plots), 1.51-2m (12 plots), 2.1-2.5m (14 plots), and 2.51-3m (5 plots),
4. Mean age.

This study was carried out using the data collected from 36 plot areas of 100 m², 18 areas in each region. In determining the plot areas, the regions in which the *R. ponticum* flora covered 70 % or more of the area were selected first to ensure the standard. To reduce slope-related errors, the

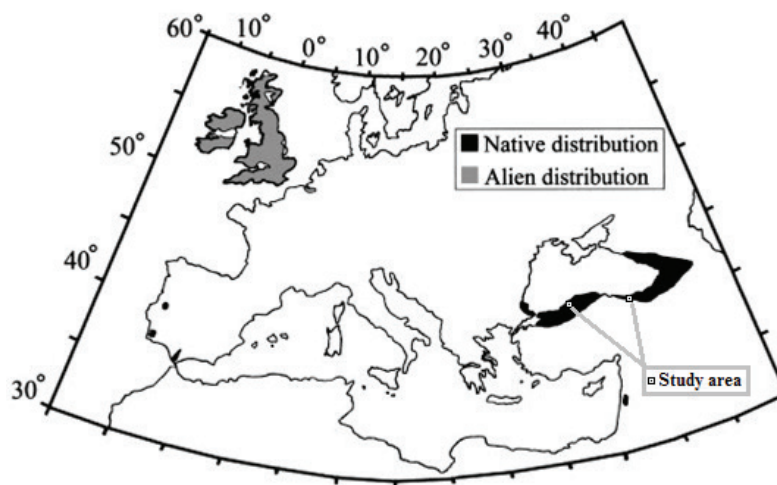


Figure 1. Native and alien distribution of *Rhododendron ponticum* (Cross 1975) and study areas.

Distribución nativa y exótica de *Rhododendron ponticum* (Cross 1975) y áreas de estudio.

study commenced on land with 5-10 % slope. The study areas were distributed in accordance with the aim of this study (in dimensions of 10 m x 10 m) according to various altitude, exposure and vegetation height levels. Since the factor of slope does not affect the biomass storage capacity of *R. ponticum* vegetation, it was not involved in the experimental design. In studies on sloping lands, the requirement is to determine a correction factor and recalculate the edge lengths to accurately find the limits of sample plots. To prevent possible error and time loss in these calculations, the sampling procedure was executed on lands having up to 10 % slope. In examining the actual statuses of the land plots, only the alive, healthy and robust individual populations were chosen. Summarized data from the temporary plots can be seen in table 1.

To determine the aboveground biomass, all the individuals within each plot area were clear-cut at ground level, and the branches were weighed. Besides that, the stem sections were taken from 3-5 individuals at the point closest to the soil level to determine the age.

To determine the belowground biomass, the distribution of individuals within the plot areas: at every sampling point, a 2 m x 2 m section was dug down to the bedrock, and the roots were taken out and weighed. Fine root (thinner than 2 mm) sampling was not performed, and they were excluded from assessment.

Samples were taken from every component and fresh weights were measured. To determine the weight of leaves, the sample branches were taken and by separating the leaves, the weights of leaves and branches were measured, and compared to estimate the ratio. Subsequently the samples were taken to the laboratory and completely dried at 65 ± 3 °C and their dry weights were found. Using fresh/dry weight ratios, the fresh weight values were translated into dry weight values. Although the most widely accepted method for determining the moisture content of wood is to dry in an oven at 105 °C, the removal of volatile content at this temperature may lead to errors in estimating moisture content (Granstrom 2003).

The analyses of data obtained from plots of 100 m² were performed in keeping with the design of the study. According to the study design, to reveal the *R. ponticum*' biomass, four groups were sampled which were believed to have an effect on the biomass, and were afterward divided into sub-groups. By using the analysis of variance, differences between these sub-groups were established.

To determine the relationship between the obtained data, hypothesis H_1 was set first.

H_0 : There is no difference between the groups' mean values.

H_1 : There are differences between the groups' mean values.

To test the hypotheses, the analysis of variance was used in this study. Since the altitude and height levels (the

independent variables) consist of four groups, the analysis of variance was preferred (table 2). Even though the "exposure" variable consisted of two groups, the analysis of variance was utilized because the results that a t test would give (the alternative to the analysis of variance) would be the same as it would be for the variables consisting of two groups. The relationship of the age variable to the biomass was analyzed using the regression analysis.

The analysis of variance covers dependent and independent variables. The independent variables are also called "factors". The magnitude of the factor effects on the dependent variables was examined. The dependent variables were categorical, while the independent variables were metric.

In addition to estimating the biomass quantities of the components, leaf dry matter amounts (LDMC) were also determined based on age, altitude levels and exposure. LDMC is the ratio of leaf dry mass to fresh mass, Vaieretti *et al.* 2007, Zhang *et al.* 2017).

RESULTS

One of the potential results anticipated during the study design phase was that there might be a sufficiently reliable relationship between the mean age of vegetation and biomass. The performed analyses showed that even the ages of individuals in the same plot area differed significantly in their biomass, and that the relationship between biomass development and mean age has significant variation. As a natural result of this situation, no relationship could be established using the regression equations between age and biomass (figure 2).

Other results were obtained in accordance with the design of the present study. Since the data were obtained from four different altitude levels, two exposures and four height levels, results are presented in the same order. The results of the analysis by altitude levels are presented below.

To determine if variables vary according to the "altitude" parameter, the analysis of variance produced the following results presented in table 3. There is no statistically significant difference among the variables, because "P" values were found to be higher than 0.05. Here, it can be concluded that altitude levels have no effect on the biomass development of *R. ponticum*.

As seen in table 4, it can be stated that the amount of biomass stored by *R. ponticum* insignificantly varied among 0-1,500 m altitudes. The fluctuations in the first three levels can be explained with the wide variation of data obtained from the plot areas. Besides that, a significant decrease can be seen in the amount of biomass stored at altitudes higher than 1,500 m. It can be understood that the development of *R. ponticum* populations slows down after reaching this altitude level.

As in altitude levels, we used the analysis of variance to determine if the relevant variables differed by the exposure variable. Accordingly, as seen in table 5, there was

Table 1. Summarized data from the temporary plots.
 Datos resumidos de las parcelas temporales.

District	Plots no	Age (years)	Coordinates		Average height (m)	Altitude (m)	Exposure
			x	y			
Giresun	1	21	466,288	4,512,100	2-2.5	900	N
	2	19	467,038	4,512,630	2-2.5	985	W
	3	14	469,179	4,511,574	2-2.5	500	NE
	4	21	463,484	4,506,242	1.5-2	1,400	E
	5	15	463,540	4,509,066	1.5-2	1,420	S
	6	16	461,265	4,494,968	1-1.5	1,700	S
	7	25	461,524	4,494,589	2.5<	1,550	SE
	8	14	467,154	4,506,761	1.5-2	850	SE
	9	12	472,556	4,506,516	1.5-2	1,250	SE
	10	13	470,748	4,504,499	1.5-2	950	NE
	11	12	469,986	4,504,876	1-1.5	880	N
	12	21	474,493	4,514,275	2.5<	970	E
	13	12	470,958	4,488,877	1-1.5	1,700	NW
	14	13	467,720	4,490,991	1-1.5	1,330	N
	15	18	467,511	4,495,709	1-1.5	1,100	N
	16	26	466,527	4,497,502	2.5<	950	S
	17	17	466,478	4,507,903	2.5<	920	N
	18	12	470,997	4,521,223	2.5<	480	SW
Bartın	19	13	469,441	4,601,009	2-2.5	300	N
	20	12	472,837	4,599,478	1.5-2	650	N
	21	18	459,756	4,603,503	2-2.5	220	N
	22	12	461,832	4,590,851	2-2.5	550	N
	23	21	446,073	4,586,621	2-2.5	270	SE
	24	25	443,131	4,582,215	2-2.5	220	S
	25	11	444,300	4,577,192	1.5-2	320	N
	26	13	445,690	4,580,133	1.5-2	420	N
	27	10	458,860	4,589,622	1.5-2	240	N
	28	11	463,771	4,590,853	2-2.5	500	S
	29	12	469,596	4,595,385	1.5-2	530	N
	30	15	452,822	4,585,373	2-2.5	540	N
	31	18	458,355	4,582,833	1.5-2	520	NE
	32	13	456,712	4,583,490	1.5-2	415	N
	33	20	462,489	4,595,861	2-2.5	255	N
	34	20	454,583	4,583,689	2-2.5	625	N
	35	12	451,637	4,592,627	2-2.5	620	NE
	36	25	452,400	4,592,285	2-2.5	630	W

no significant difference because the *P* values were found to be higher than 0.05 for wet and/or dry weights of stem, foliage and root. At this point, it can be concluded that the exposure factor has no effect on the biomass development of *R. ponticum*.

Therefore, in total, sunny exposures have higher biomass values than do shadowy exposures. This difference

mainly originates from the difference among stem biomasses. The ratio of belowground biomass to the total biomass was found to be 43 % and 45 %, respectively (table 6).

Table 7 presents the results of the analysis of variance performed on the height levels. The *P* value (Significance-Possibility) was found to be higher than 0.05. Accordingly, it was concluded that there was no statistically significant difference between the wet and/or dry weights of stem, foliage and roots.

Table 2. Information about dependent and independent variables used in the analysis of variance.

Información sobre variables dependientes e independientes utilizadas en el análisis de varianza.

Independent variables		Categorical	
Altitude levels (m)		0-500	
		501-1,000	
		1,001-1,500	
		>1,500	
Exposure		Sunny	
		Shadowy	
Height levels (m)		1-1.5	
		1.5-2	
		2-2.5	
		>2.5	
Dependent variables		Metric	
	Stem weight (kg)		
	Foliage weight (kg)		
	Root weight (kg)		

Table 3. Results of the analysis of variance by altitude levels.

Resultados del análisis de varianza por niveles de altitud.

Groups		Sum of squares	Degrees of freedom (df)	Mean square	F	Significance (P-Sig.)
Stem weight	Intergroup	1.481E8	3	4.936E7	0.900	0.452
	Intragroup	1.756E9	32	5.488E7		
	Total	1.904E9	35			
Foliage weight	Intergroup	1.066E7	3	3,554,164.389	1.508	0.231
	Intragroup	7.543E7	32	2,357,235.179		
	Total	8.609E7	35			
Root weight	Intergroup	5.413E7	3	1.804E7	0.512	0.677
	Intragroup	1.128E9	32	3.525E7		
	Total	1.182E9	35			
Total Weight	Intergroup	4.618E8	3	1.539E8	0.816	0.495
	Intragroup	6.037E9	32	1.877E8		
	Total	6.499E9	35			

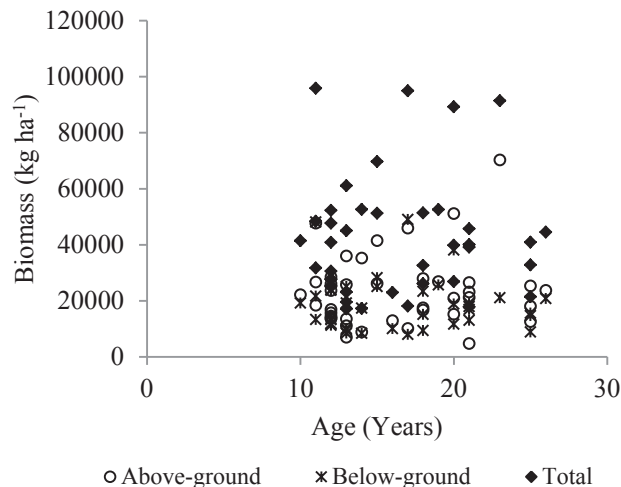


Figure 2. The relationship of mean age with aboveground, belowground, and total amount of biomass.

Relación de la edad promedio con la cantidad de biomasa aérea, subterránea y total.

Total oven-dried *R. ponticum* biomass results are given in table 8 according to vegetation height levels. The ratio of belowground biomass to the total was found to be 42 %, 46 %, 43 % and 43 %, respectively. The lowest biomass development was observed in the 1-1.5 m height level. The biomass development in the > 2.5 m height level confuted

the assumption that the biomass increase would peak linearly with the height increase. Contrary to expectation, no linear increase was observed in biomass development.

The biomass data collected from the two regions within the natural distribution area of *R. ponticum* indicated insignificant statistical differences (table 9) between these

Table 4. Mean weights of components by altitude levels.

Pesos medios de componentes por niveles de altitud.

Altitude (m)	Mean biomass (kg ha ⁻¹)			
	Stem	Foliage	Root	Total
0-500	18,819 ± 7,230.2	4,444 ± 1,532.8	16,773 ± 4,912.9	40,035 ± 12,133.3
501-1,000	15,136 ± 8,131.3	3,311 ± 1,588.2	16,053 ± 6,466.8	34,500 ± 15,542.2
1,001-1,500	17,740 ± 6,353.9	3,882 ± 1,514.0	16,949 ± 7,489.5	38,571 ± 13,662.4
1,501-	12,580 ± 3,726.5	2,993 ± 1,140.5	12,225 ± 2,326.9	27,798 ± 4,896.9

± Std. deviation.

Table 5. Variance analysis results by the dominant exposures.

Resultados del análisis de varianza según exposiciones dominantes.

Groups		Sum of squares	Degrees of freedom (df)	Mean square	F	Significance (P-Sig.)
Stem weight	Intergroup	5.088E7	1	5.088E7	0.933	0.341
	Intragroup	1.853E9	34	5.451E7		(insignificant)
	Total	1.904E9	35			
Foliage weight	Intergroup	41348.642	1	41,348.642	0.016	0.899
	Intragroup	8.605E7	34	2,530,960.890		(insignificant)
	Total	8.609E7	35			
Root weight	Intergroup	2,071,812.081	1	2,071,812.081	0.060	0.808
	Intragroup	1.180E9	34	3.471E7		(insignificant)
	Total	1.182E9	35			
Total weight	Intergroup	7.701E7	1	7.701E7	0.408	0.527
	Intragroup	6.422E9	34	1.889 E8		(insignificant)
	Total	6.499E9	35			

Table 6. Mean weights of components by the dominant exposures.

Promedio de los pesos de los componentes según exposiciones dominantes.

Exposure	Mean biomass (kg ha ⁻¹)			
	Stem	Foliage	Root	Total
Sunny	18,802.3 ± 6,812*	3,783.9 ± 1,542.3	16,339 ± 5,821.2	38,185.6 ± 12,492.5
Shady	15,563.7 ± 7,715.3	3,714.4 ± 1,620.3	15,907 ± 534.3	35,185 ± 14,464.1

* Std. deviation.

Table 7. Results of variance analysis by the height groups.

Resultados de análisis de análisis de varianza por grupos de altura.

Groups		Sum of squares	Degrees of freedom (df)	Mean square	F	Significance (P-Sig.)
Stem weight	Intergroup	1.770E8	3	5.900E7	1.093	0.366
	Intragroup	1.727E9	32	5.397E7		(insignificant)
	Total	1.904E9	35			
Foliage weight	Intergroup	2,839,052.415	3	946,350.805	0.364	0.780
	Intragroup	8.325E7	32	2,601,717.702		(insignificant)
	Total	8.609E7	35			
Root weight	Intergroup	1.846E8	3	6.152E7	1.973	0.138
	Intragroup	9.976E8	32	3.117E7		(insignificant)
	Total	1.182E9	35			
Total weight	Intergroup	7.359E8	3	2.453E8	1.362	0.272
	Intragroup	5.763E9	32	1.801E8		(insignificant)
	Total	6.499E9	35			

Table 8. Mean weights of the components by the height levels.

Pesos medios de los componentes por niveles de altura.

Height(m)	Mean biomass (kg ha ⁻¹)			
	Stem	Foliage	Root	Total
1-1.5	11,449 ± 2,347*	3,230 ± 859	10,838 ± 1,672.5	25,517 ± 2,340,9
1.51-2.0	16,594.3 ± 6,551.7	4,083.6 ± 1,755.9	17,830 ± 6,257	38,508.3 ± 13,767.5
2.1-2.5	18,367.6 ± 9,431.3	3,662.2 ± 1,187.5	16,790 ± 5,977.4	38,820.7 ± 15,748.7
2.51-	16,182 ± 4,377.4	3,653.6 ± 2,648.4	15,262.8 ± 4,776.6	35,098.4 ± 10,394.3

± Std. deviation.

Table 9. Results of analysis of variance by geographic region.

Resultados del análisis de varianza por región geográfica.

Groups		Sum of squares	Degrees of freedom (df)	Mean square	F	Significance (P-Sig.)
Stem weight	Intergroup	7.207E7	1	7.207E7	1.337	0.256
	Intragroup	1.832E9	34	5.389E7		(insignificant)
	Total	1.904E9	35			
Foliage weight	Intergroup	3,886,155.111	1	3,886,155.111	0.607	0.213
	Intragroup	8.221E7	34	2,417,878,346		(insignificant)
	Total	8.609E7	35			
Root weight	Intergroup	3.958E7	1	3.958E7	1.178	0.285
	Intragroup	1.143E9	34	3.360E7		(insignificant)
	Total	1.182E9	35			
Total weight	Intergroup	2.806E8	1	2.806E8	1.534	0.224
	Intragroup	6.219E9	34			(insignificant)
	Total	6.499E9	35	1.829E8		

regions. However, the Bartın region had trend of a higher capacity of biomass storage and this difference occurred especially from the stem biomass (figure 3).

Rhododendron ponticum LDMC ratios were calculated for altitude levels, age and exposures. LDMC varied from 0.33 g g⁻¹ to 0.44 g g⁻¹ in the Bartın region and 0.20 g g⁻¹ to 0.33 g g⁻¹ in the Giresun region. Additionally, LDMC varied from 0.25 g g⁻¹ to 0.44 g g⁻¹ in sunny exposure and 0.20 g g⁻¹ to 0.41 g g⁻¹ in shadowy exposures. LDMC ratios can be seen in figure 4, according to altitude levels and ages.

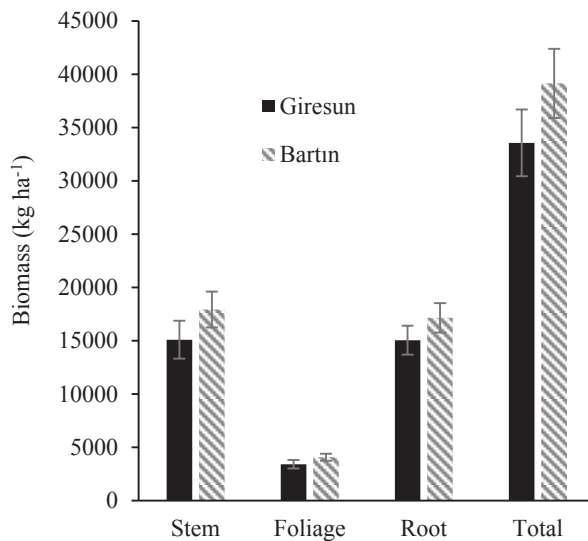


Figure 3. Mean weights (and standard error) of components by the study regions.

Pesos medios (y error estándar) de componentes según regiones de estudio.

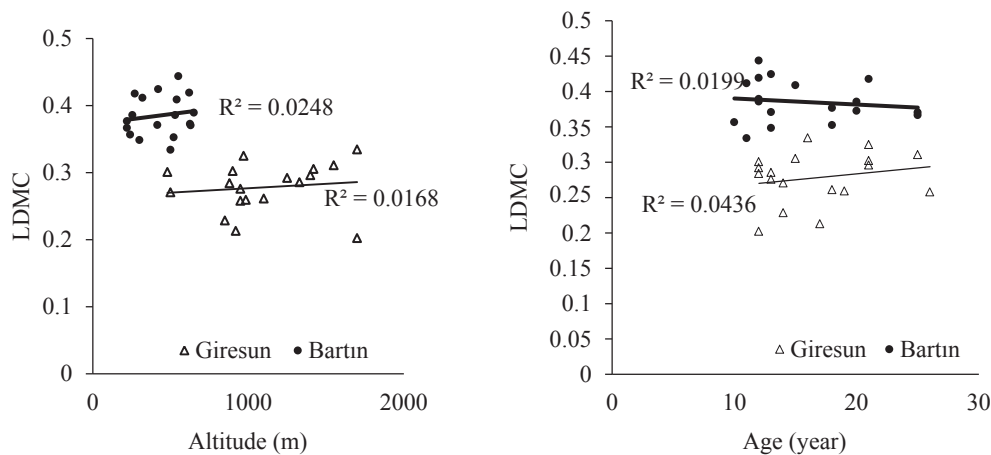


Figure 4. Relationship of LDMC to altitude levels and ages.

Relación de LDMC con niveles de altitud y edades.

DISCUSSION

In the present study, the aim was to determine the aboveground and belowground biomass of *R. ponticum* in the districts of Giresun and Bartın, both located in the Black Sea region, within its natural distribution. Analyses were performed using the data collected from 36 different plot areas based on different altitude, dominant exposure, mean vegetation height and mean age variables. Moreover, the relationships between the stored biomass and relevant factors were statistically examined. As understood from the findings presented in the results, the biomass values of *R. ponticum* have a very wide variation and no strong statistical relationship with high reliability could be established.

Given the data obtained from 36 plot areas, the mean aboveground biomass amount was calculated to be 23.6 Mg ha⁻¹. It was also seen that belowground biomass contained approximately 18.4 Mg ha⁻¹ raw root. Mean total biomass was found to be 42 Mg ha⁻¹. According to the results obtained from mean values, the root/shoot ratio was determined to be approximately 0.78. In a study carried out in Portugal, the root/shoot ratio was found to vary between 3.7 (*Arbutus unedo* L.) and 0.1 (*Cystus multiflorus* (L'He'r.)) among Mediterranean woody plants (40 shrubs from 18 species) (Silva and Rego 2004). The shrub biomass containing *Rhododendrons* spp. was found to be 14.92 Mg ha⁻¹ in the aboveground and 11.46 Mg ha⁻¹ in the belowground in the northeastern Tibetan plateau, with an R/S ratio of 0.86 (Nie *et al.* 2016). While *Rhododendron arboreum* stores were 70.41 Mg ha⁻¹ aboveground biomass in Nepal (Ranjitkar *et al.* 2014), total biomass amount of *Rhododendron* spp. populations was approximately 40.5 Mg ha⁻¹ in the Central Himalaya Mountains (Garkoti and Singh 1995). As can be seen, the total amount of biomass stored by the community of *Rhododendron* spp. shows pronounced regional differences. When a regional compa-

risson is made, *Fagus orientalis* Lipsky stands, the most common species in the study area stores 272.95 Mg ha⁻¹ biomass for a mean diameter of 40 cm (Saraçoğlu 1998). It is understood that *R. ponticum* communities store biomass at a rate of 15 % of the *Fagus* spp. stands.

Only two biomass studies exist that were carried out on the regions where *R. ponticum* occurs as a natural and invasive species. The first study was carried out for individual *R. ponticum* spreading under the *Pinus sylvestris* L. stands of the Belgian Campine region. According to the results of that study, the total aboveground biomass amount was approximately 7.2 Mg ha⁻¹ and 1/3 of this biomass consisted of foliage biomass (Nadezhdina *et al.* 2004). Total aboveground biomass equaled 1/3 of the biomass found in the present study.

The second study was a comparison of *R. ponticum* biomass with ecological factors in a local area at an average altitude of 1700 m in Artvin, Turkey. In this study, the mean aboveground biomass was 16.06 Mg ha⁻¹, belowground biomass was 8.39 Mg ha⁻¹ and total biomass was 24.46 Mg ha⁻¹ for the *R. ponticum*, while root/shoot ratio was found to be 0.52 (Özkaya 2016). These values are similar to our values above 1,500 m. The total average biomass for our study at 1,500 m and above was 27.79 Mg ha⁻¹. Again, in the present study, the share of foliage in the aboveground biomass was found to be 16 % and 17 % in the Giresun and Bartın regions, respectively. It can be understood that the *Rhododendron* spp. in the Belgian Campine region have two times more foliage biomass from a proportional aspect. It is reported that 27 % of the aboveground biomass in the Artvin region was leaves, which is 10 % more than in our study (Özkaya 2016). In studies on determining the share of foliage in aboveground biomass of *Phillyrea latifolia* L., which is a maquis population, Armand *et al.* (1993) found that it constituted 27 % of the mean aboveground biomass in France. While the same ratio was found to be 15 % in Italy by Marziliano *et al.* (2015) and 7 % in Croatia by Topic *et al.* (2009).

Another attention-grabbing result is the portion of belowground raw root biomass to total biomass. Our value varied between 42 % and 47 %, while in the Artvin region this ratio was 34.34 % (Özkaya 2016). When compared to the root ratios of forest trees, this seems very high. For instance, Helmisaari *et al.* (2002) reported this value to be 25.3 % for young stands, 21 % for mid-aged stands and 13.2 % for advanced-aged stands of Yellow Pine. In their study on the individuals of *Phillyrea latifolia*, which is a shrubby and small-tree-formed species, Marziliano *et al.* (2015) reported that 9.15 % of total biomass was stored in the foliage, 50.24 % in stem, 59.6 % above the ground and 40.6 % below the ground. Canadel and Roda (1991) reported that, in *Quercus ilex* L. populations, 72 % of the total biomass consisted of aboveground biomass and the remaining 28 % consisted of the belowground biomass. The results obtained in the present study corroborates the belowground biomass values reported by Marziliano *et al.* (2015).

Rhododendron ponticum LDMC values showed that there were differences among ratios according to altitude levels and ages. However, there were considerable differences between the regions. While the regions had closer LDMC values within themselves, it is seen that the Bartın region had higher rates than those observed in the Giresun region. The Bartın region also had a higher foliage biomass. This can be explained by the fact that the *R. ponticum* spreads at lower elevations (220-650 m) in this region. Mean LDMC was 0.40 g g⁻¹ in Bartın and 0.29 g g⁻¹ in Giresun at sunny exposures. Moreover, at shadowy exposures, mean LDMC was 0.37 g g⁻¹ in Bartın and 0.26 g g⁻¹ in Giresun. Illa *et al.* (2017) reported that LDMC was lower at shadowy exposures. The LDMC values obtained in the present study are similar to these study results.

As a general assessment, it can be stated that the sunny exposures had higher levels of biomass. Considering the mean vegetation height, it can be concluded that 1.5-2.0 m and 2.0-2.5 m height levels have similar biomass levels, and between these two groups, the 1-1.5 m height level had 35 % lower biomass, while the > 2.5 m height level also had lower biomass storage. The reason for this is that *R. ponticum* populations with low mean vegetation heights have thinner and more prolific number of stems per unit area, and higher vegetation height populations have thicker and fewer stems. Considering the variations between the biomass storage capacities at the altitude levels between 0 and 1,500 m, no statistically significant difference was observed, besides the decrease in biomass storage capacity of altitudes higher than 1,500 m. In statistical analyses performed between dominant exposure, altitude and vegetation height levels and mean biomass values, no sufficiently reliable relationship could be established. This is because the data obtained from the plot areas showed a significant variation.

The *Rhododendron* spp. populations, which generally grow in a relatively shadowy environment under the forest cover, store remarkable amounts of biomass and consequently have high levels of carbon in their aboveground and belowground organs. *Fagus orientalis* (Lipsky), which is one of the essential forest tree species of the region, contains 120-149 Mg ha⁻¹ biomass compared to 100-year-old site classes and, for 50 cm goal diameter, *Abies bornmülleriana* (Mattf.) stores 223-301 Mg ha⁻¹ aboveground biomass (Saraçoğlu 1998, Durkaya *et al.* 2013). According to the data obtained in the present study, the mean aboveground biomass storage was determined to be 23.6 Mg ha⁻¹. The biomass storage levels of *Rhododendron* spp. populations, which are under pressure from humans as a fuel source, are attention grabbing.

Nowack and Markgraf (1928) reported that there were no *Rhododendron* spp. in the moisture-lacking regions of the western Black Sea region, and that it was related to exposure. Besides that, in the present study, it was observed that *R. ponticum* could find sufficient levels of moisture under any point in the Black Sea Mountains, even in

southern exposures. The mean total biomass amount, even in sunny exposures, was found to be 3,000 kg ha⁻¹ when compared to shadowy exposures.

CONCLUSIONS

Although *R. ponticum* has an important distribution throughout the world as a natural and invasive species, the studies on this species are very limited. Moreover, there are no comparable and comprehensive biomass or carbon storage studies on this species, and there are no reliable data, even regarding the area covered by this species in its distribution region.

The hypothesis and design of this research were based on the assumption that there are significant differences in biomass storage capacity in terms of certain vegetation and habitat condition characteristics. However, a mean age-biomass relationship could not be generalized with regression as expected because the related data show high variations. Similarly, there were no statistically significant differences found among the variables of: exposure, altitude, mean height of vegetation and biomass storage capacities of *R. ponticum* components. Moreover, the expectation was that there would be significant differences among mean vegetation height subgroups based on biomass storage capacities, nonetheless this could not be observed. Given these results, it can be stated that using average values for the estimation of biomass storage capacities of *R. ponticum* populations is the most reasonable method to use currently.

The *R. ponticum* populations in our study area serve traditionally as a fuel source, as a source for honey production, as a carbon-sink, to prevent erosion in steep regions and to offer shelter and a habitat for wild life. These utilizations will likely continue, and there will be new research in the future. To ensure the continuance of the existence and functions of *R. ponticum* populations, they should first be recognized as such, and the protection-utilization balance should be maintained using the data collected from the field.

ACKNOWLEDGEMENT

We would like to thank the University of Bartın for their support with this study, under research project number BAP-2012-1-39.

REFERENCES

- Akgül M, S Korkut, O Çamlıbel, Z Candan, T Akbulut. 2012. Wettability and surface roughness characteristics of medium density fiberboard panels from *Rhododendron (Rhododendron ponticum)* biomass. *Maderas Ciencia y Tecnología* 14(2): 185-193.
- Aksoy H, H Mayer. 1975. Aufbau und waldbauliche Bedeutung nordwestanatolischer Gebirgswälder (Versuchswald Büyükdüz-Karabük). *Centralblatt für das Gesamte Forstwesen* 92(2): 65-105.
- Armand D, M Etienne, C Legrand, J Marechal, JC Valette. 1993. Phytovolume, phytomasse et relations structurales chez quelques arbustes méditerranéens [Phytovolume, phytomass and structural relationships of certain Mediterranean shrubs]. *Annals of Forest Science* 50: 79-89.
- Canadell J, F Roda. 1991. Root biomass of *Quercus ilex* in a montane Mediterranean forest. *Canadian Journal of Forest Research* 21(12): 1771-1778.
- Clay DV, JS Goodall, DG Nelson. 1992. The effect of imazapyr on *R. ponticum*. *Aspects of Applied Biology* 29: 287-294.
- Çolak AH. 1997. *Rhododendron ponticum* L.(Mor Çiçekli Ormangülü)'nun Silvikültür Özellikleri Üzerine Araştırmalar. PhD dissertation, İstanbul, Turkey. Institute of Science and Technology, İstanbul University. 181 p.
- Cross JR. 1975. Biological flora of the British Isles. *Rhododendron ponticum* L. *Journal of Ecology* 63: 345-364.
- Cross JR. 1981. The establishment of *Rhododendron ponticum* in the Killarney oakwoods S. W. Ireland. *Journal of Ecology* 69: 807-824.
- Dehnen-Schmutz K, C Perrings, M Williamson. 2004. Controlling *Rhododendron ponticum* in the British Isles: an economic analysis. *Journal of Environmental Management* 70: 323-332.
- Durkaya A, B Durkaya, Ş Ulu Say. 2016. Below-and above ground biomass distribution of young Scots pines from plantations and natural stands. *Bosque* 37(3): 509-518.
- Durkaya B, A Durkaya, E Makineci, T Karabürk. 2013. Estimating Above-Ground Biomass and Carbon Stock of Individual Trees in Uneven-Aged Uludag Fir Stands. *Fresenius Environmental Bulletin* 22(2): 428-434.
- Esen D. 2000. Ecology and Control of *Rhododendron (Rhododendron ponticum* L.) in Turkish Eastern Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) Forests. PhD dissertation. Blacksburg Virginia, USA. Faculty of the Virginia Polytechnic Institute and State University. 112 p.
- Garkoti SC, SP Singh. 1995. Variation in net primary productivity and biomass of forests in the high mountains of Central Himalaya. *Journal of Vegetation Science* 6(1): 23-28.
- Granstrom K. 2003. Emissions of monoterpenes and VOCs during drying of sawdust in a spouted bed. *Forest Products Journal* 53(10): 48-55.
- Gritten RH. 1995. *Rhododendron ponticum* and some other invasive plants in the Snowdonia National Park. In Pyšek P, K Prach, M Rejmánek, M Wade eds. Plant invasions: general aspects and special problems. Kostelec nad Černými lesy, Czech Republic. p. 213-219.
- Helmisaari HS, K Makkonen, S Kellomaki, E Valtonen, E Malkönen. 2002. Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest Ecology and Management* 165(1-3): 317-326.
- Illa E, JM Ninot, A Anadon-Rosell, F Oliva. 2017. The role of abiotic and biotic factors in functional structure and processes of alpine subshrub communities. *Folia Geobotanica* 52(2): 199-215.
- Joosten R, J Schumacher, W Christian, A Schulte. 2004. Evaluating tree carbon predictions for beech (*Fagus sylvatica* L.) in western Germany. *Forest Ecology and Management* 189: 87-96.
- Lei TT, ET Nilsen, SW Semones. 2006. Light environment under *Rhododendron* maximum thickets and estimated carbon

- gain of regenerating forest tree seedlings. *Plant Ecology* 184(1): 143-156.
- Marziliano PA, R Laforteza, U Medicamento, L Lorusso, V Giannico, G Colangelo, G Sanesi. 2015. Estimating below-ground biomass and root/shoot ratio of *Phillyrea latifolia* L. in the Mediterranean forest landscapes. *Annals of Forest Science* 72: 585-593.
- Milne RI, RJ Abbott. 2000. Origin and evolution of invasive naturalized material of *Rhododendron ponticum* L. in the British Isles. *Molecular Ecology* 9: 541-556
- Nadezhkina N, F Tatarinova, R Ceulemans. 2004. Leaf area and biomass of *Rhododendron* understory in a stand of Scots pine. *Forest Ecology and Management* 187: 235-246.
- Nie X, Y Yang, L Yang, G Zhou. 2016. Above-and belowground biomass allocation in shrub biomes across the northeast Tibetan Plateau. *PloS one* 11(4), e0154251.
- Nowack E, F Markgraf. 1928. Die Grenze zwischen der kolchischen waldvegetation und der hochlandsvegetation im nördlichen Kleinasien. *Die Naturwissenschaften* 16: 753-757.
- Özkaya MS. 2016. Determining above and below ground biomass of *Rhododendron ponticum*. PhD dissertation. Artvin, Turkey. Institute of Science and Technology, Artvin Çoruh University. 144 p.
- Pajtik J, B Konopka, M Lukac. 2008. Biomass functions and expansion factors in young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) trees. *Forest Ecology and Management* 256: 1096-1103.
- Ranjitkar S, NM Sujakhu, R Jati, J Xu, D Schmidt-Vogt. 2014. Yield and household consumption of *Rhododendron arborescens* as a fuelwood species in Eastern Nepal. *Biomass and Bioenergy* 61: 245-253.
- Rotherham ID. 1983. The ecology of *Rhododendron ponticum* L. with special reference to its competitive and invasive capabilities. PhD dissertation. Sheffield, United Kingdom. Department of Botany, The University of Sheffield. 277 p.
- Saraçoğlu N. 1998. Biomass tables of Beech (*Fagus orientalis* Lipsky). In Research advances in forest mensuration and growth and yield research. Horsholm, Denmark. Danish Forest and Landscape Research Institute. p. 218-221.
- Silva JS, FC Rego. 2004. Root to shoot relationships in Mediterranean woody plants from Central Portugal. *Biologia* 59 (13): 1-7.
- Topić V, L Butorac, G Jelić. 2009. Biomass in strawberry tree coppice forests (*Arbutus unedo* L.) on Island Brač. *Izvorni Znanstveni Članci* 133: 5-14.
- Vaieretti MV, S Díaz, D Vile, E Garnier. 2007. Two measurement methods of leaf dry matter content produce similar results in a broad range of species. *Annals of botany* 99(5): 955-958.
- Varol T, HB Özel. 2015. The Efficiency of Mechanization in Weed Control in Artificial Regeneration of Oriental Beech (*Fagus orientalis* Lipsky.). World Academy of Science, Engineering and Technology, *International Journal of Biological, Biomolecular, Agricultural, Food and Biotechnological Engineering* 9(1): 18-21.
- Zhang X, M Wang, X Liang. 2009. Quantitative classification and carbon density of the forest vegetation in Lüliang Mountains of China. *Plant Ecology* 201: 1-9.
- Zhang B, X Lu, J Jiang, DL DeAngelis, Z Fu, J Zhang. 2017. Similarity of plant functional traits and aggregation pattern in a subtropical forest. *Ecology and Evolution* 7(12): 4086-4098. DOI: 10.1002/ece3.2973

Recibido: 21.07.17

Aceptado: 10.01.18

Modelo de crecimiento diamétrico de *Nothofagus alpina* y su relación con el de *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus dombeyi* en los bosques naturales de la Patagonia argentina

Diametric growth model of *Nothofagus alpina* and its relationship with that of *Nothofagus obliqua* and *Nothofagus dombeyi* in the natural forest from Patagonia of Argentina

Hernán Attis Beltrán ^{a,b*}, Luis Chauchard ^{a,c},
Alejandro Dezzotti ^a, Guillermo Martínez Pastur ^b

*Autor de correspondencia: ^a Universidad Nacional del Comahue, Pasaje de la Paz 235, Q8370AQA San Martín de Los Andes, Argentina, tel.: + 54 2972 427618, hattisbeltran@gmail.com

^b Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina.

^c Administración de Parques Nacionales, Argentina.

SUMMARY

Tree growth models contribute to describing the structure and functioning of forests, predicting timber production, implementing appropriate silvicultural practices and assessing the economic dimension of forestry. *Nothofagus alpina*, *Nothofagus obliqua* and *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae) form natural forests in Northwestern Patagonia of Argentina. Models of diametric increment and yield were developed for *N. alpina* trees from the intermediate and superior canopy strata, through Bertalanffy - Richards's functions. They were interpreted together with those for *N. obliqua* and *N. dombeyi*, formerly developed using the same methodology. In all three species, intermediate trees exhibited the lowest diametric growth, probably in response to differences in the amount and composition of light. Growth of *N. alpina* trees, compared to *N. dombeyi*, was similar for all age classes within the intermediate stratum, and lower for older classes within the superior stratum. However, the performance of this species was adequate in both strata, which would be associated with the superior shade tolerance (perceived in the intermediate stratum) and the response to increasing light (in the upper one). *Nothofagus obliqua* experienced the slowest growth for all social strata and age classes. Discrepancies observed among models were compatible with interspecific differences in intrinsic growth and demand of light. The simultaneous interpretation of growth models of *N. alpina*, *N. obliqua* and *N. dombeyi* can contribute to deeply understand ecological patterns and processes of this subantarctic forest, aimed at its conservation and sustainable management.

Key words: subantarctic forest, timber production, crown classes, shade-tolerance.

RESUMEN

Los modelos de crecimiento arbóreo contribuyen a describir la estructura y el funcionamiento del bosque, predecir la producción de madera, implementar alternativas silvícolas y evaluar la dimensión económica forestal. *Nothofagus alpina*, *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae) conforman bosques naturales en el noroeste de la Patagonia argentina. A través de la función von Bertalanffy-Richards, se desarrolló un modelo de incremento corriente y rendimiento en diámetro para *N. alpina* de los estratos intermedio y superior, y se los comparó con los existentes para *N. obliqua* y *N. dombeyi*. En las tres especies, los árboles intermedios exhibieron el menor crecimiento que se debería a la composición y menor cantidad de luz. El crecimiento de *N. alpina*, comparado con el de *N. dombeyi*, fue similar en todas las clases de edad para el estrato intermedio, y menor en las clases de mayor edad para el estrato superior. Sin embargo, el desempeño de esta especie fue muy adecuado en ambos estratos, que se asociaría a la mayor tolerancia a la sombra (percibida en el estrato intermedio) y la respuesta al aumento de la luz (en el superior). *Nothofagus obliqua* siempre presentó el crecimiento diamétrico más lento. Las discrepancias observadas en los modelos fueron compatibles con diferencias interespecíficas de crecimiento intrínseco y demanda de luz. La interpretación simultánea de los modelos de estas especies de *Nothofagus* contribuye a aumentar la comprensión ecológica y productiva de un valioso tipo de vegetación subantártica.

Palabras clave: bosque subantártico, producción forestal, estratos sociales, tolerancia a la sombra.

INTRODUCCIÓN

Los modelos de crecimiento arbóreo representan una herramienta cuantitativa valiosa para la gestión sostenible

porque contribuyen a describir la estructura y el funcionamiento del bosque, predecir la producción de madera, implementar alternativas silvícolas y evaluar la dimensión económica a lo largo de gradientes de edad, calidad de si-

tio y uso forestal. Estos modelos pueden comprender ecuaciones relativamente simples lo que facilita enormemente su aplicación (Vanclay 1994). El crecimiento de una planta representa la variación del tamaño y peso a lo largo del tiempo, e integra los efectos de patrones y procesos fisicoquímicos y ecofisiológicos tales como la fotosíntesis, la competencia y la asignación de recursos a las partes aéreas y subterráneas (Smith *et al.* 1996). La luz es un componente físico clave del crecimiento de una planta debido a los efectos directos e indirectos sobre el desempeño individual (Pallardy 2007). La respuesta de las especies arbóreas a la variación de luz es continua; sin embargo, se reconocen clases discretas de tolerancia a la sombra que permiten explicar aspectos fundamentales de la sucesión ecológica de los bosques naturales (Tilman 1988).

El diámetro del fuste del árbol es una dimensión clave de los modelos de producción forestal que se mide en forma sencilla, se relaciona con el tamaño de la copa, el área basal y el volumen del tronco, permitiendo desarrollar diagramas de manejo de la densidad del bosque (Smith *et al.* 1996). En particular, los modelos biológicos del crecimiento diamétrico individual se emplean para interpretar en forma causal patrones y procesos ecosistémicos en el corto plazo (Vanclay 1994). El diámetro tiende a seguir una trayectoria sigmoidea variable a lo largo del tiempo que depende de las características intrínsecas de la especie, la edad del individuo, la densidad y cobertura poblacional así como las propiedades físicas y químicas del sitio. La interacción de estos factores origina la diferenciación social manifestada en las clases de copa (Smith *et al.* 1996).

El bosque alto y cerrado compuesto por las especies caducifolias *Nothofagus alpina* (Poepp. *et* Endl.) Oerst. (raulí) y *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. (roble pellín), y la siempreverde *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. (coihue) (Nothofagaceae), se desarrolla en los faldeos de las cordilleras de La Costa y Los Andes, entre 39° 29' y 40° 22' S y hasta 1.000 m s.n.m. (Lara *et al.* 1999). Estos árboles son diclino monoicos y anemócoros, y experimentarían una producción anual variable de semillas que conforman un banco transitorio en el suelo (Dezzotti *et al.* 2016). Las especies de *Nothofagus* desarrollan poblaciones coetáneas luego de la ocurrencia de disturbios de gran escala. Las perturbaciones de pequeña escala promueven un bosque en mosaico, formado por parches cuya estructura depende del tamaño y la forma de los claros y el comportamiento ecológico de las especies (Veblen *et al.* 1996).

Los renovales de *N. alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi* tienen un modo de regeneración común dependiente de claros del dosel; sin embargo, estas especies presentan divergencias en la sobrevivencia, el crecimiento y el desarrollo bajo diferentes regímenes de luz. La diferenciación del nicho de regeneración explicaría la variación composicional y estructural de este tipo forestal a lo largo del espacio y el tiempo (Veblen *et al.* 1996). En particular, *N. alpina* es la especie más tolerante a la sombra, a juzgar

por la capacidad de los estadios iniciales de persistir como “regeneración avanzada” y crecer más rápidamente en condiciones sombrías. Esta capacidad se vincula en parte al mayor tamaño y acumulación de nutrientes de la semilla (Read y Hill 1985, Grosse 1988, Ramírez *et al.* 1997, Weinberger y Ramírez 2001, Dezzotti *et al.* 2004).

Los objetivos de este estudio son: i) desarrollar un modelo individual de incremento corriente y rendimiento diamétrico de árboles de *N. alpina* del estrato intermedio y superior, e ii) interpretar este modelo en forma simultánea con los de *N. dombeyi* y *N. obliqua*, desarrollados en la misma área de estudio y con una metodología equivalente (Chauchard *et al.* 2001, Chauchard y Sbrancia 2003). La hipótesis que se busca validar propone que existe un patrón de crecimiento diamétrico común de *N. alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*, pero al mismo tiempo subsisten discrepancias interespecíficas en cuanto a las magnitudes de crecimiento asociadas a la tolerancia a la sombra. La interpretación conjunta de los modelos de crecimiento de las especies de *Nothofagus* puede contribuir a lograr una mayor comprensión de la ecología y productividad de este valioso bosque Subantártico en el contexto del manejo sostenible.

MÉTODOS

Área de estudio. El modelo de crecimiento para *N. alpina* se basó en datos colectados en las estaciones de muestreo Quilanlahue (40° 09' S, 71° 28' O), Yuco (40° 09' S, 71° 31' O), Hua hum (40° 09' S, 71° 35' O), Nonthué (40° 07' S, 71° 38' O) y Pucará (40° 09' S, 71° 39' O) (Parque Nacional Lanín, Argentina). En esta región, el clima es templado húmedo con un pronunciado gradiente de precipitación longitudinal, provocado por la sombra de lluvias que ejerce la cordillera de los Andes, y estacional, debido al desplazamiento anual del centro de presión del océano Pacífico (Paruelo *et al.* 1998). En el área Quechuquina (40° 09' S, 71° 34' O, 1965 - 2009), circundante a las estaciones de muestreo, la temperatura media y la precipitación total anuales son 9,3 °C y 1.889 mm, respectivamente¹ (figura 1). Los suelos son Andisoles con un perfil O-A-B_w-C, tienen abundante cantidad de limo, arcilla y materia orgánica, y alta capacidad de retención hídrica, intercambio catiónico y fijación de fósforo (del Valle 1998).

La vegetación pertenece al Distrito del Bosque Caducifolio de la Provincia Subantártica (Cabrera 1971). Las estaciones de muestreo se instalaron en áreas preservadas de perturbaciones antrópicas recientes, intensas y de gran escala, y representaron parte de la heterogeneidad estructural de los rodales presentes (APN 2012). Estas estaciones estaban ocupadas por bosques regulares en diferentes fases de desarrollo (*sensu* Oliver y Larson 1996), a juzgar por la forma normal de la distribución de tallas, y las

¹ Dirección Provincial de Bosques de Neuquén, Argentina, datos no publicados.

relaciones entre la densidad y el volumen del rodal y el diámetro de los individuos. Los rodales jóvenes presentaron mayor densidad y menores volumen y diámetro (fase de exclusión), mientras que los maduros menor densidad y mayores volumen y diámetro (fase de bosque maduro) (Dezzotti *et al.* 2016) (cuadro 1).

Colección de datos. Los datos para ajustar el modelo de crecimiento de *N. alpina* provinieron de árboles adultos (diámetro a la altura del pecho a 1,3 m, $dap \geq 10$ cm), localizados en bosques puros, y mixtos con *N. obliqua* y *N. dombeyi*, con cobertura de copas continua, altura máxima entre 25 y 35 m y sin extracción de madera durante el ciclo de desarrollo del rodal (Attis Beltrán *et al.* 2015). Las muestras se colectaron de individuos en pie presentes en parcelas permanentes de muestreo y de apeados fuera de ellas. Estas parcelas fueron circulares de 500 ($n = 23$) y 1.000 m² ($n = 6$), y cuadradas de 2.000 m² cada una ($n = 4$). A los árboles presentes en las parcelas se los etiquetó con un número, y se les señaló la circunferencia del tronco (pintura), midió el dap (cinta diamétrica) al inicio y final de un período de entre cuatro y nueve años y asignó la clase de dap (clase 1: 10,1 - 15,0; clase 2: 15,1 - 20,0;...; clase 11: $\geq 60,1$ cm) y el estrato social.

Los estratos sociales fueron i) dominante: árbol con copa mayor en referencia a la del dosel superior y que recibe luz directa en la parte superior y lateral, ii) codominante: árbol con abundante ramas y follaje, copa menor a la dominante y que recibe luz directa en la parte superior y lateral, e iii) intermedio: árbol con abundante follaje, copa pequeña y comprimida lateralmente y que recibe luz di-

recta solo en la parte superior. Los árboles oprimidos, con copa pequeña que no recibe luz directa, no se analizaron. En cada parcela permanente de muestreo se eligió en forma aleatoria un árbol de cada clase de tamaño y estrato social y se lo barrenó a 1,3 m del suelo (barreno de Pressler). La base de datos se completó incluyendo árboles con estas características localizados fuera de las parcelas, los cuales se apearon y se les extrajo una rodela a 1,3 m del suelo ($n = 57$). Los anillos de crecimiento de los tarugos y las rodelas se contaron y midieron para estimar la edad y el incremento anual y periódico de los últimos 5 y 10 años (calibre, regla y lupa de 10 x), a través de la metodología de Stokes y Smiley (1996).

Modelo de crecimiento diamétrico. El modelo de crecimiento individual de *N. alpina* se ajustó a partir de la relación de la edad a la altura del pecho (t , años) y el incremento diamétrico corriente (id , cm año⁻¹), y el dap y estrato social de los árboles ($n = 195$). En primer lugar, se analizó estadísticamente la relación entre dap e incremento diamétrico corriente para cada clase de dap y estrato social. Los estratos sociales dominante y codominante se combinaron en el estrato superior (ES), porque los pares de datos de dap e incremento diamétrico corriente se solaparon (figura 2). La fusión de los estratos dominante y codominante fue realizada para *N. dombeyi* (Chauchard *et al.* 2001) y *N. obliqua* (Chauchard y Sbrancia 2003).

La variación del incremento diamétrico corriente con el tamaño del tronco para *N. alpina* se expresó a través de la función biológica no lineal von Bertalanffy - Richards (Richards 1959, Vanclay 1994). Este modelo de crecimen-

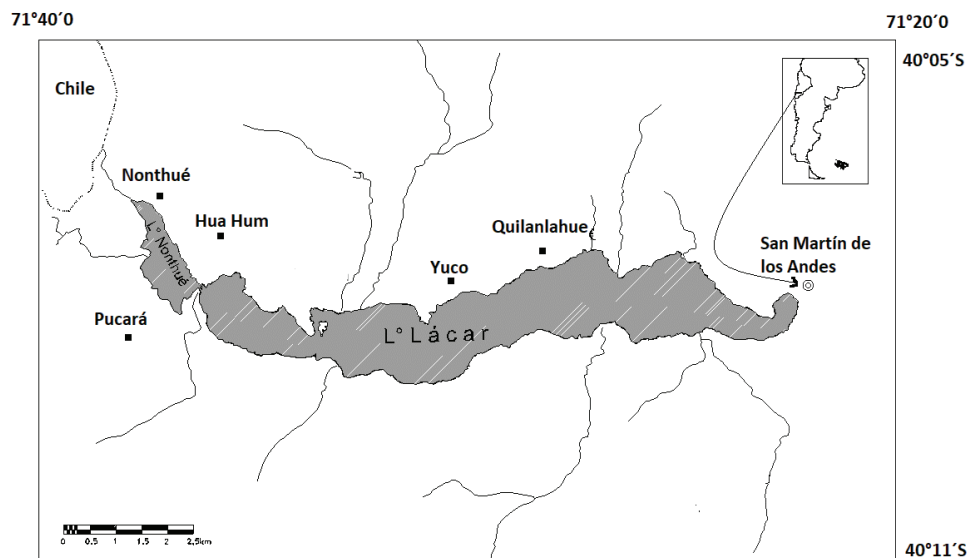


Figura 1. Localización de las estaciones de muestreo Quilanlahue, Yuco, Hua hum, Nonthué y Pucará, y la estación meteorológica Quechuquina en la cuenca de los lagos Lácar y Nonthué en el noroeste de la provincia de Neuquén (Argentina).

Location of the sampling sites Quilanlahue, Yuco, Hua hum, Nonthué and Pucará, and the meteorological station Quechuquina within the Lácar and Nonthué watershed in the Northwestern region of Neuquén province (Argentina).

Cuadro 1. Estructura de rodales de *Nothofagus* spp. *alpina* (*Na*), *N. obliqua* (*No*) y *N. dombeyi* (*Nd*) en cuatro estaciones de muestreo del área de estudio. *D*: densidad (árboles ha⁻¹), *AB*: área basal (m² ha⁻¹), *V*: volumen (m³ ha⁻¹), *dap_c*: diámetro cuadrático medio (cm), *h_{máx}*: altura máxima (m) y *cc*: cobertura de copas (%). Se indica además la cantidad de árboles sanos (*S*), bien formados (*BF*), dominantes (*DM*) y codominantes (*CD*) (Dezzotti *et al.* 2016).

Structure of four stands of *N. alpina* (*Na*), *N. obliqua* (*No*) and *N. dombeyi* (*Nd*) located within the study area. *D*: density (individuals ha⁻¹), *AB*: basal area (m² ha⁻¹), *V*: volume (m³ ha⁻¹), *dap_c*: mean quadratic diameter (cm individual⁻¹), *h_{máx}*: maximum tree height (m individual⁻¹) and *cc*: crown cover (%). Number of healthy (*S*), well formed (*BF*), dominant (*DM*) and co-dominant trees (*CD*) are also indicated (Dezzotti *et al.* 2016).

Estación	Variable	Especie						Total / Promedio
		<i>N. alpina</i>	%	<i>N. obliqua</i>	%	<i>N. dombeyi</i>	%	
Quilanlahue 40° 08' 60" S 71° 28' 00" O 750 m s.n.m.	<i>D</i>			80	42	110	58	190
	<i>AB</i>			13,9	28	35,0	72	48,9
	<i>V</i>			173,8	16	926,1	84	1.100
	<i>dap_c</i>			47,0		63,7		55,4
	<i>h_{máx}</i>			40,7		38,0		39,4
	<i>cc</i>			18,1	22	52,8	66	70,9
	<i>S</i>				26,3		36,8	31,6
	<i>BF</i>				26,3		21,1	23,7
	<i>DM</i>				5,3		26,3	15,8
<i>CD</i>				10,5		5,3	7,9	
Yuco Alto Oriental 40° 08' 52" S 71° 29' 46" O 950 m s.n.m.	<i>D</i>	50	45	20	18	40	36	110
	<i>AB</i>	7,6	11	10,9	16	50,6	73	69,1
	<i>V</i>	92,3	10	177,0	19	656,7	71	926
	<i>dap_c</i>	43,6		83,1		127,0		84,6
	<i>h_{máx}</i>	27,2		32,0		39,1		32,8
	<i>cc</i>	9,7	11	15,3	18	50,0	58	75,0
	<i>S</i>		36,4		0,0		18,2	18,2
	<i>BF</i>		9,1		18,2		0,0	9,1
	<i>DM</i>		0,0		0,0		18,2	6,1
<i>CD</i>		0,0		18,2		18,2	12,1	
Yuco Alto Occidental 40° 08' 49" S 71° 30' 19" O 844 m s.n.m.	<i>D</i>	40	9	380	83	40	9	460
	<i>AB</i>	5	9	42,8	73	10,5	18	58,3
	<i>V</i>	57,9	7	450,5	57	283,4	36	792
	<i>dap_c</i>	39,8		37,8		57,8		45,1
	<i>h_{máx}</i>	34,2		34,7		37,0		35,3
	<i>cc</i>	11,1	13	68,1	78	8,3	9	87,5
	<i>S</i>		6,5		80,4		4,3	30,4
	<i>BF</i>		4,3		54,3		2,2	20,3
	<i>DM</i>		0,0		4,3		2,2	2,2
<i>CD</i>		6,5		32,6		2,2	13,8	
Pucará 40° 09' 50" S 71° 39' 00" O 700 m s.n.m.	<i>D</i>	30	30			70	70	100
	<i>AB</i>	19,5	33			39,2	67	58,7
	<i>V</i>	271,1	20			1.071,0	80	1.342
	<i>dap_c</i>	91,0				84,4		87,7
	<i>h_{máx}</i>	35,8				45,0		40,4
	<i>cc</i>	18,1	23			54,2	70	72,3
	<i>S</i>		20,0				30,0	25,0
	<i>BF</i>		20,0				0,0	10,0
	<i>DM</i>		20,0				20,0	20,0
<i>CD</i>		10,0				40,0	25,0	

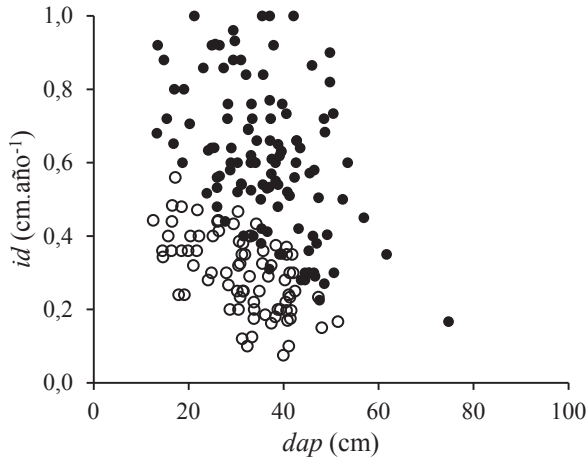


Figura 2. Incremento diamétrico corriente (*id*) y diámetro a la altura del pecho (*dap*) de *Nothofagus alpina* de los estratos intermedio (círculo blanco, $n = 78$) y superior (círculo negro, $n = 117$).

Current diametric increment (*id*) and diameter at breast height (*dap*) of *N. alpina* of the suppressed (square, $n = 22$), intermediate (white circle, $n = 78$) and superior strata ($n = 117$).

to individual expresa la variación de tamaño de árboles que no cambian de estrato social a lo largo del ciclo de vida. Sin embargo, los árboles en forma espontánea o por efecto de la silvicultura, pueden atravesar etapas de supresión y liberación en función de las características intrínsecas de la especie, la edad y la ocupación y las propiedades físicas del sitio (Smith *et al.* 1996). Sin embargo, esta posibilidad no afectaría la capacidad del modelo para predecir el incremento corriente y rendimiento diamétricos de un determinado estrato social durante un periodo limitado (Vanclay 1994). La expresión diferencial del modelo denominado Bernoulli es:

$$\frac{dy}{dt} = ay^c - by \quad [1]$$

donde, dy/dt : incremento instantáneo, a y b : constantes de anabolismo y catabolismo, respectivamente, y : tamaño parcial o total individual o poblacional (en el presente estudio dap) y c : constante de alometría (para $0 < c < 1 \Rightarrow a, b > 0$; para $c > 1 \Rightarrow a, b < 0$).

La iniciación del análisis del crecimiento individual a partir de la ecuación [1], por un lado, no requiere conocer la edad de los árboles –cuya determinación demanda un esfuerzo considerable particularmente en bosques naturales– y, por el otro lado, permite obtener la variación del tamaño de los árboles a lo largo el tiempo (Tomé *et al.* 2006). La ecuación [1] se reformuló según Chauchard *et al.* (2001) a la forma:

$$id = a(dap^c - dap dap_m^{c-1}) \quad [2]$$

donde, dap_m : diámetro máximo asintótico (cm) representa el diámetro máximo que un árbol de un estrato determinado puede alcanzar naturalmente.

Para evaluar la bondad del ajuste no lineal se utilizaron la suma de cuadrados residuales, el error estándar, el error absoluto medio y el coeficiente de determinación. Además, el ajuste de la función se aceptó cuando el nivel de significancia de los parámetros biológicos describió el comportamiento de la especie de acuerdo a valores esperados. En general, los valores iniciales de los parámetros de la función de regresión no lineal provinieron de Chauchard (1991). En cambio, dap_m se obtuvo de la distribución diamétrica de cada estrato obtenido de las parcelas de inventario de rodales sin intervención silvicultural.

En segundo lugar, se obtuvo la variación del dap a lo largo del tiempo a partir de la solución de la ecuación [1], de acuerdo a:

$$dap = dap_m(1 - e^{(-kt)})^{\frac{1}{1-c}} \quad [3]$$

donde, k : parámetro. Esta función es sigmoidea con una asíntota superior dap_m y un punto de inflexión dependiente de c ($0 < c < 1$).

En tercer lugar, se obtuvo el incremento diamétrico corriente (*id*) en función de t a partir de la forma derivada de la ecuación [2], de acuerdo a:

$$id = \frac{k}{1-c} dap_m(1 - e^{(-kt)})^{\left(\frac{1}{1-c}\right)-1} e^{(-kt)} \quad [4]$$

La ecuación [2] se utilizó para realizar el ajuste estadístico porque explicitó la relación entre el incremento diamétrico corriente y dap_m (Chauchard *et al.* 2001). El modelo desarrollado es consistente para árboles con una edad aproximada de hasta 200 años, teniendo en cuenta que el dap_m de individuos del estrato intermedio fue 50 cm y del estrato superior fue 75,5 cm.

A partir del modelo von Bertalanffy - Richards se estimaron los siguientes parámetros de vida, que permitieron una mejor comprensión del crecimiento individual (Richards 1959, Melo y Vargas 2003):

$$cma = \frac{dap_m k}{2c + 2} \quad [5]$$

$$tv = \frac{2c + 2}{k} \quad [6]$$

$$dpi = dap_m c^{\frac{1}{1-c}} \quad [7]$$

$$cpi = \frac{k}{m} \quad [8]$$

$$tpi = \frac{1}{k} \ln(1 - c) \quad [9]$$

donde, *cma*: crecimiento medio absoluto (cm.año⁻¹), *tv*: tiempo de vida requerido para alcanzar *dap_m* (años), *dpi*: diámetro en el punto de inflexión (cm), *crpi*: crecimiento relativo en el punto de inflexión (%) y *tpi*: tiempo en el que ocurre el máximo incremento corriente anual en el punto de inflexión de la función (años).

El incremento y rendimiento diamétricos de *N. alpina* se los comparó con los de *N. dombeyi* y *N. obliqua*, obtenidos por Chauchard *et al.* (2001) y Chauchard y Sbrancia (2003).

La comparación interespecífica dentro de cada estrato social se basó en el análisis, por un lado, visual de las curvas de los modelos de incremento corriente y rendimiento diamétricos y, por otro lado, de la expresión proporcional del *dap* e incremento diamétrico corriente respecto de la especie que alcanzó el valor máximo de estas variables. La existencia de diferencias significativas de las medias de las diferentes variables, entre estratos sociales, tamaños de árboles y especies, se evaluaron con el análisis de la varianza (ANDEVA) porque los datos cumplieron con los supuestos de la evaluación paramétrica referidos a la homogeneidad de la varianza y la normalidad del error ($P < 0,05$).

RESULTADOS

El modelo de crecimiento de N. alpina. El incremento diamétrico corriente promedio del estrato inferior fue 0,30 cm año⁻¹ (EE = 0,01; mín. 0,08 y máx. 0,56; n = 78) y del estrato superior fue 0,61 cm año⁻¹ (EE = 0,02; mín. 0,17 y máx. 1,05; n = 117); estos valores difirieron significativamente entre sí (ANDEVA, $F_{1,194} = 157,5$; $P < 0,0001$). En ambos estratos, el valor de incremento diamétrico corriente disminuyó en las clases de mayor tamaño. En el estrato inferior, el incremento diamétrico máximo (*id_{máx}*) fue 0,39 cm.año⁻¹ en la clase 10,1 - 15,0 cm *dap* y el incremento diamétrico mínimo (*id_{mín}*) fue 0,18 cm año⁻¹ en la clase 45,1 - 50,0 cm *dap*. En el estrato superior *id_{máx}* fue 0,83 cm año⁻¹ en la clase 10,1 - 15,0 cm *dap* e *id_{mín}* fue 0,17 cm.año⁻¹ en la clase $\geq 60,1$ cm *dap*. El valor de incremento diamétrico corriente difirió entre clases de tamaño dentro de cada estrato social (ANDEVA, $P < 0,05$) (figura 3).

En *N. alpina*, la función $id = f(dap)$ exhibió valores de cuadrado medio del error, error estándar, error absoluto medio y coeficiente de determinación para el estrato superior iguales a 0,00016, 0,009, 0,012 y 0,996, respectivamente (n = 117), y para el estrato inferior 0,00004, 0,007, 0,004 y 0,994, respectivamente (n = 78). La comparación de los valores de los parámetros del modelo de incremento en diámetro entre *N. alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi* se in-

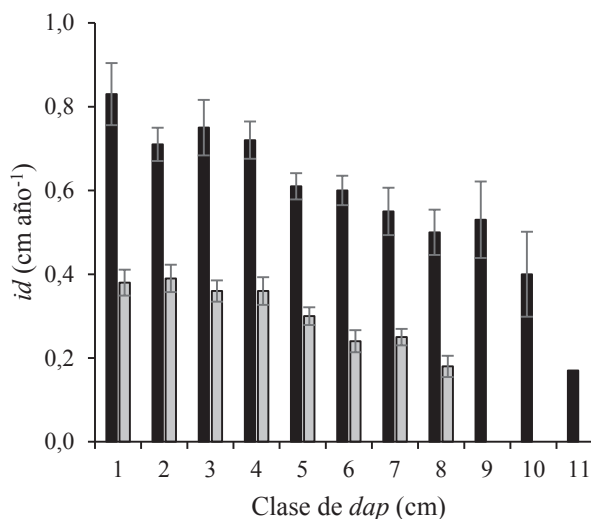


Figura 3. Incremento diamétrico corriente para *Nothofagus alpina* (*id*, cm año⁻¹) del estrato intermedio (barra blanca, n = 78) y superior (barra negra, n = 117) con relación al diámetro a la altura del pecho (*dap*, clase 1: 10,1 - 15,0; clase 2: 15,1 - 19,9; ...; clase 11: $\geq 60,1$ cm). La línea vertical y el número indican el error estándar de la media y el tamaño de la muestra, respectivamente. *id* difiere entre clases de tamaño dentro del estrato social (ANDEVA, $P < 0,05$).

Current diametric increment of *N. alpina* (*id*, cm year⁻¹) of the intermediate (white bar, n = 78) and superior strata (black bar, n = 117) in relation to diameter at breast height (*dap*) (class 1: 10.1 – 15.0, class 2: 15.1 - 19.9, ..., class 11: > 60.1 cm). The vertical line and number of bars indicate the standard error of the mean and sample size, respectively. *id* differs among size classes within social strata (ANOVA, $P < 0.05$).

dica en el cuadro 2. En el estrato inferior, el *id_{máx}* fue igual a 0,41 cm año⁻¹ y se produjo en la clase 10,1 - 15,0 cm *dap*, mientras que el valor nulo de incremento diamétrico corriente se produjo en la clase 75,1 - 80,0 cm. En el estrato superior el *id_{máx}* fue igual a 0,76 cm año⁻¹ y se produjo en la clase 15,1 - 20,0 cm *dap*, mientras que el valor nulo de incremento diamétrico corriente se produjo en la clase 90,1 - 95,0 cm *dap* (figura 4).

En *N. alpina*, la función $dap = f(t)$ estimó a los 5, 50, 100, 150 y 200 años un valor de *dap* para el estrato inferior de 1,3, 18,9, 35,6, 47,4 y 55,4 cm, respectivamente, y para el estrato superior 2,5, 34,6, 59,4, 73,3 y 80,7 cm, respectivamente. Estos valores representaron un rendimiento del estrato superior mayor al del estrato inferior entre 90 % (en los individuos más jóvenes) y 50 % (en los de mayor edad) (figura 5). La función $id = f(t)$ estimó una variación del valor de incremento diamétrico corriente para el estrato inferior entre 0,32 (5 años) y 0,13 cm año⁻¹ (200 años), y para el estrato superior entre 0,62 (5 años) y 0,11 cm año⁻¹ (200 años). El *id_{máx}* para el estrato inferior fue 0,41 cm año⁻¹ a los 30 años, y para el estrato superior 0,76 cm año⁻¹ a los 20 años. El valor de incremento diamétrico corriente del estrato superior fue entre un 90 % (en los individuos

Cuadro 2. Valores absoluto y comparado entre especies y estratos (EI: intermedio, ES: superior) de los parámetros del modelo de incremento en diámetro para *N. alpina* (*Na*), *N. obliqua* (*No*) (Chauchard y Sbrancia 2003) y *N. dombeyi* (*Nd*) (Chauchard et al. 2001). *a*, *k*, *c*: parámetros de vida, *dap_m*: diámetro máximo asintótico (cm), *cma*: crecimiento absoluto medio (cm año⁻¹), *tv*: tiempo de vida requerido para alcanzar *dap_m* (años), *dpi*: diámetro en el punto de inflexión (cm), *crpi*: crecimiento relativo en el punto de inflexión (%), *tpi*: tiempo en el que ocurre el máximo incremento corriente anual del diámetro (en el punto de inflexión de la función, años).

Absolute and comparative values among species (*Na*: *N. alpina*, *No*: *N. obliqua*, *Nd*: *N. dombeyi*) and strata (EI: intermediate, ES: superior) of life parameters (PV) of the diametric growth model. *dap_m*: maximum asymptotic diameter (cm), *cma*: mean absolute growth (cm year⁻¹), *tv*: life-time (years), *dpi*: diameter at the inflection point (cm), *crpi*: relative growth at the inflection point (%), *tpi*: time of absolute maximum growth (years).

PV	EI					ES					EI / ES		
	<i>Na</i>	<i>No</i>	<i>Nd</i>	<i>Na/Nd</i>	<i>No/Nd</i>	<i>Na</i>	<i>No</i>	<i>Nd</i>	<i>Na/Nd</i>	<i>No/Nd</i>	<i>Na</i>	<i>No</i>	<i>Nd</i>
<i>a</i>	0,32	0,32	0,31	1,03	1,03	0,54	0,59	0,43	1,26	1,37	0,59	0,54	0,72
<i>k</i>	0,009	0,008	0,008	1,13	1,00	0,013	0,009	0,013	1,00	0,69	0,69	0,89	0,62
<i>c</i>	0,21	0,07	0,22	0,95	0,32	0,23	0,10	0,32	0,72	0,31	0,91	0,70	0,69
<i>dap_m</i>	70,60	62,00	74,30	0,95	0,84	88,60	74,00	100,0	0,89	0,74	0,80	0,84	0,74
<i>cma</i>	0,25	0,23	0,24	1,05	0,96	0,47	0,33	0,49	0,95	0,68	0,53	0,70	0,49
<i>tv</i>	277,0	267,0	307,0	0,90	0,87	190,0	221,0	203,0	0,94	1,09	1,46	1,21	1,51
<i>dpi</i>	21,00	3,60	23,70	0,88	0,15	13,30	8,90	46,10	0,29	0,19	1,58	0,40	0,51
<i>dpi/dap_m</i>	0,30	0,06	0,32	0,93	0,18	0,15	0,12	0,46	0,33	0,26	2,00	0,50	0,70
<i>crpi</i>	4,10	11,50	3,50	1,17	3,27	5,60	10,30	4,10	1,37	2,54	0,73	1,12	0,85
<i>tpi</i>	27,40	9,10	32,40	0,85	0,28	20,60	10,20	29,70	0,69	0,34	1,33	0,89	1,09

más jóvenes) y 10 % (en los de mayor edad) mayor al del estrato inferior hasta los 155 años, y a partir de esta edad el valor de incremento diamétrico corriente fue muy bajo y similar en ambos estratos sociales (figura 5).

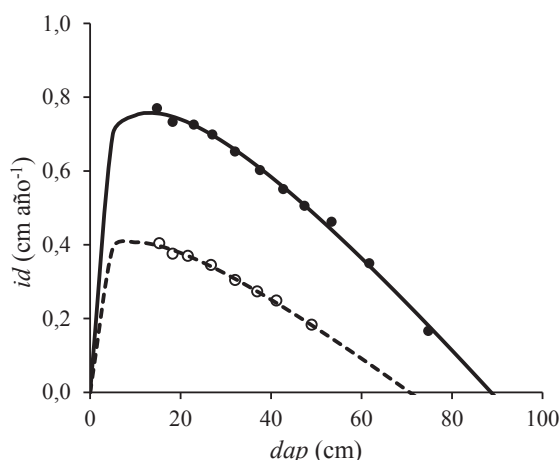


Figura 4. Modelo ajustado y datos promedio del incremento diamétrico corriente (*id*) en función del diámetro a la altura del pecho (*dap*) de *Nothofagus alpina* de los estratos intermedio (círculo blanco, línea discontinua, n = 8) y superior (círculo negro, línea continua, n = 11).

Adjusted model and mean data of current diametric increase (*id*) as a function of diameter at breast height (*dap*) of *N. alpina* within the intermediate (white circle, dashed line, n = 8) and superior strata (black circle, solid line, n = 11).

La comparación entre especies. Las diferencias de crecimiento diamétrico entre especies son pequeñas a juzgar por la interpretación de los modelos. Sin embargo, existen discrepancias interespecíficas en función de la posición social. En las clases de mayor edad, *N. dombeyi* presentó la mayor diferencia de crecimiento entre estratos, mientras que, en contraposición, *N. obliqua* presentó la menor diferencia; *N. alpina* exhibió una diferencia intermedia (figuras 5 y 6). En el estrato inferior, *N. dombeyi* superó a *N. obliqua* a partir de los 75 años (*N. dombeyi* = 26,5 y *N. obliqua* = 26,4 cm *dap*). A los 200 años, *N. alpina* y *N. dombeyi* alcanzaron, en promedio, 55,4 cm *dap* mientras que *N. obliqua* 48,7 cm de *dap*. En el estrato superior *N. dombeyi* exhibió el comparativo menor *dap* promedio hasta 10 años (*N. alpina* = 4,7; *N. obliqua* = 4,9 y *N. dombeyi* = 4,5 cm *dap*). Posteriormente, *N. dombeyi* superó en tamaño a *N. obliqua* a partir de los 15 años (*N. dombeyi* = 7,9 y *N. obliqua* = 7,4 cm *dap*) y a *N. alpina* a partir de los 55 años (*N. dombeyi* = 37,2 y *N. alpina* = 36,9 cm *dap*). A los 200 años, *N. dombeyi* alcanzó 89,3; *N. alpina* 80,1 y *N. obliqua* 60,5 cm *dap* (figuras 5 y 6).

En el estrato inferior, aunque *N. dombeyi* exhibió a los 25 años el valor menor de incremento diamétrico corriente en comparación con el de las demás especies, las diferencias interespecíficas fueron escasas (*N. alpina* = 0,41; *N. obliqua* = 0,38 y *N. dombeyi* = 0,37 cm año⁻¹). Posteriormente, esta especie superó a *N. obliqua* a los 30 años (*N. dombeyi* = 0,38 y *N. obliqua* = 0,37 cm año⁻¹) y a *N. alpina* a los 80 años (*N. dombeyi* = 0,33 y *N. alpina* =

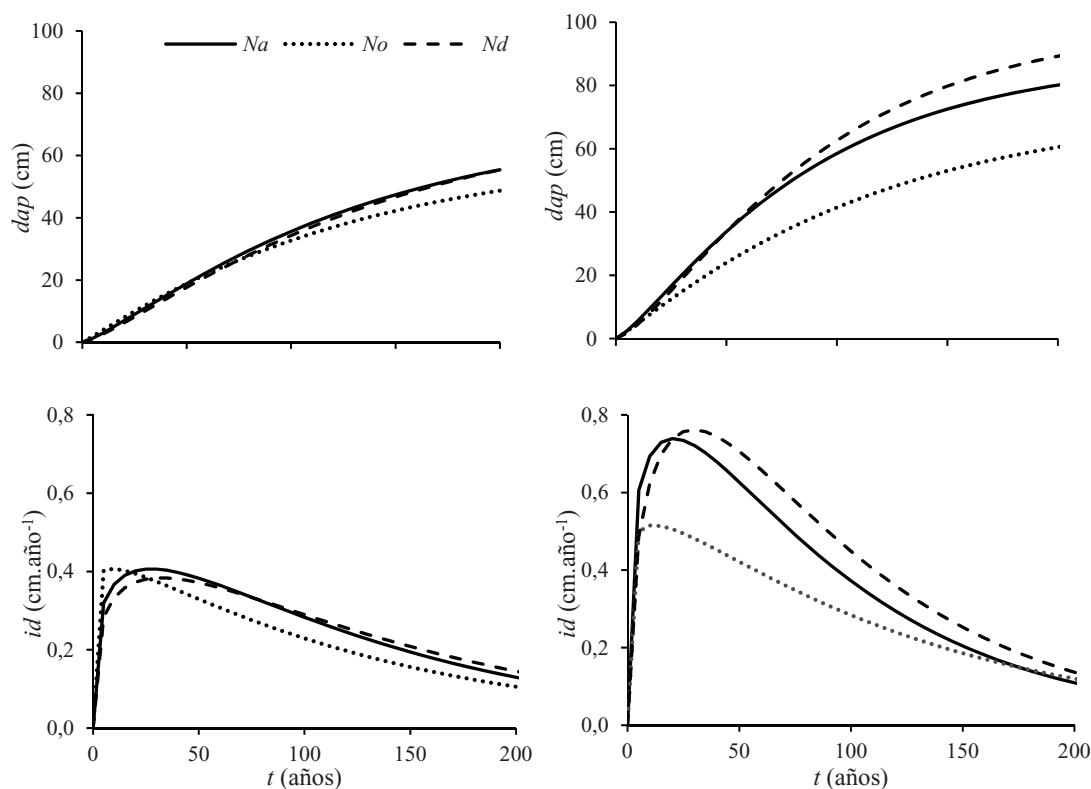


Figura 5. Rendimiento (*dap*) e incremento corriente diamétricos (*id*) de *Nothofagus alpina* (*Na*), *N. obliqua* (*No*) y *N. dombeyi* (*Nd*) a lo largo del tiempo (*t*) de los estratos intermedio (izquierda) y superior (derecha).

Yield (*dap*) and current increment of diameter (*id*) in *N. alpina* (*Na*), *N. obliqua* (*No*) and *N. dombeyi* (*Nd*) along time (*t*) within the intermediate (left) and superior strata (right).

0,32 cm año⁻¹). A los 200 años, *N. dombeyi* alcanzó 0,15; *N. alpina* 0,13 y *N. obliqua* 0,11 cm año⁻¹ *id*. En el estrato superior, *N. dombeyi* exhibió el valor menor de incremento diamétrico corriente en comparación con el de las otras especies hasta los 5 años (*N. alpina* = 0,60, *N. obliqua* = 0,50 y *N. dombeyi* = 0,49 cm año⁻¹). Posteriormente, *N. dombeyi* superó a *N. obliqua* a los 10 años (*N. dombeyi* = 0,62 y *N. obliqua* = 0,51 cm año⁻¹) y a *N. alpina* a los 25 años (*N. dombeyi* = 0,76 y *N. alpina* = 0,73 cm año⁻¹). A los 200 años, *N. dombeyi* alcanzó un valor de incremento diamétrico corriente igual a 0,14; *N. obliqua* 0,12 y *N. alpina* 0,11 cm año⁻¹ (figuras 5 y 6).

Para *N. alpina*, el modelo de crecimiento predijo valores de *dap_m*, *cma*, *tv*, *dpi*, *crpi* y *tpi* en el estrato inferior iguales a 70,6 cm, 0,25 cm año⁻¹, 277 años, 21,0 cm, 4,1 % y 27,4 años, respectivamente, y en el estrato superior iguales a 88,6 cm, 0,47 cm año⁻¹, 190 años, 13,3 cm, 5,6 % y 20,6 años, respectivamente. La comparación de estos parámetros entre especies dentro de los estratos mostró que, en el estrato inferior, los valores de *dpi*, *cma* y *tv* de *N. alpina* y *N. obliqua* fueron similares a los de *N. dombeyi*. Los valores de *dpi*, *dpi/dap_m* y *tpi* de *N. alpina* fueron equivalentes a los de *N. dombeyi*, mientras que los de *N. obliqua* fueron más bajos. El valor de *crpi* de *N. obliqua*

fue mayor al de *N. dombeyi*. En el estrato superior, los valores de *dap_m*, *cma* y *tv* de *N. dombeyi* fueron similares a los de *N. alpina* y *N. obliqua*, mientras que los de *dpi*, *dpi/dap_m* y *tpi* fueron mayores y el valor de *crpi* fue menor (cuadro 2).

La comparación de los parámetros de vida entre estratos dentro de las especies mostró que en *N. alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*, los árboles del estrato inferior exhibieron valores menores de *dap_m* y *cma* y mayores de *tv*. En cambio, los valores de *dpi* y *dpi/dap_m* del estrato inferior de *N. alpina* fueron más altos que los del estrato superior, mientras que los valores para el estrato inferior de las demás especies fueron más bajos que en el estrato superior. El valor de los parámetros de vida del estrato intermedio de *N. alpina* fue compatible con árboles que exhiben crecimiento menor durante períodos más breves; *dap_m*, *cma* y *crpi* fueron menores, y *tv* fue mayor (cuadro 2).

DISCUSIÓN

El diámetro del fuste de los árboles intermedios en las tres especies aumentó a menor velocidad que el de los superiores. Por ejemplo, el incremento corriente medio de *N. alpina* del estrato intermedio, según la base de datos, y máximo, según el modelo de crecimiento, fue práctica-

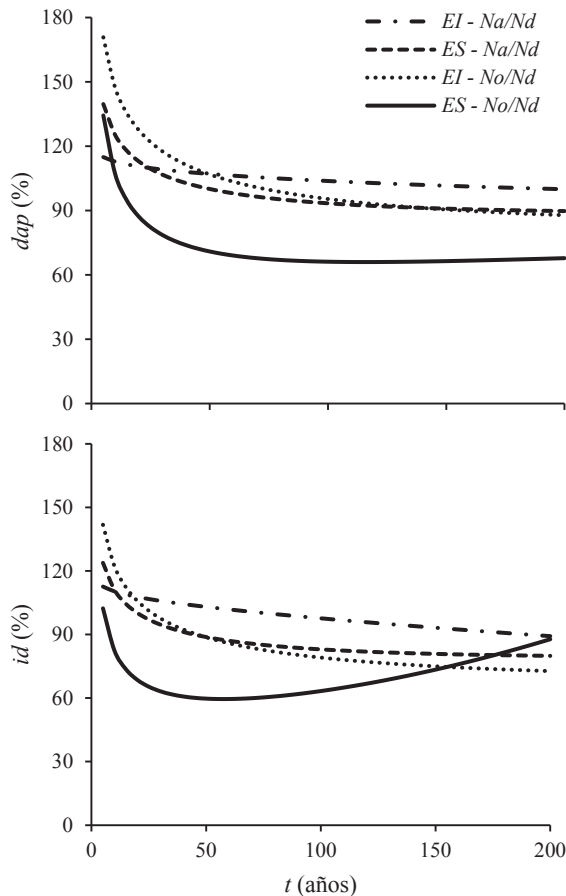


Figura 6. Valor relativo de rendimiento (*dap*) e incremento corriente diamétrico (*id*) de *Nothofagus alpina* (*Na*) y *N. obliqua* (*No*) con relación a *N. dombeyi* (*Nd*) a lo largo del tiempo (*t*) de los estratos intermedio (EI) y superior (ES).

Relative value of yield (*dap*) and current increment of diameter (*id*) in *N. alpina* (*Na*) and *N. obliqua* (*No*) relative to *N. dombeyi* (*Nd*) along time (*t*) within the intermediate (EI).

mente la mitad al del estrato superior. En comparación con el estrato superior, el intermedio presentó en las clases de edad menor un incremento corriente y rendimiento 93 % menor, y en las de edad mayor un rendimiento 46 % menor y un incremento corriente 15 % menor. El menor crecimiento de los árboles intermedios se asociaría a que recibieron una menor cantidad de luz y con una composición espectral fotosintéticamente menos óptima, debido a la mayor reflexión y absorción por parte de los árboles dominantes (Pallardy 2007).

Aunque los árboles del estrato intermedio crecieron más lentamente, la culminación del incremento corriente anual fue similar a la de los árboles del estrato superior. El mantenimiento por parte de los árboles subordinados de una forma de crecimiento equivalente al de los dominantes y codominantes, indicaría la existencia de un patrón de crecimiento común independientemente de las condicio-

nes de luz (Chauchard *et al.* 2001, Chauchard y Sbrancia 2003). La escasa diferencia de crecimiento a lo largo del tiempo dentro de cada especie y entre estratos, se podría deber a que árboles dominantes alcanzaron el valor asintótico de tamaño y luego disminuyeron su crecimiento. Sin embargo, la limitación impuesta por el diámetro máximo de los individuos medidos también podría contribuir a explicar este resultado.

El crecimiento de *N. alpina*, comparado con el de *N. dombeyi*, fue similar en todas las clases de edad para el estrato intermedio, y menor en las clases de mayor edad para el estrato superior. Sin embargo, el desempeño de esta especie fue muy adecuado en ambos estratos, que se asociaría a la mayor tolerancia a la sombra (percibida en el estrato intermedio) y la positiva respuesta al aumento de la luz (en el superior). El mayor carácter umbrófilo de los renovales de *N. alpina* fue documentado previamente. Grosse (1988) y Donoso *et al.* (2013) hallaron en rodales mixtos implantados, una mayor sobrevivencia y crecimiento de estos renovales en condiciones de menor luminosidad asociados a claros pequeños del dosel. En ecosistemas naturales mixtos, Dezzotti *et al.* (2004) y Sola *et al.* (2015) documentaron que los renovales de *N. alpina* constituyeron la “regeneración avanzada” en rodales vírgenes, y presentaron mayor crecimiento en los bordes de los claros en rodales luego de la implementación de cortas de selección. Estos autores propusieron además que este sistema silvicultural no mantendría la composición relativa originalmente equilibrada, debido a la menor competitividad de los renovales de *N. alpina* asociado al aumento de la radiación en el piso del bosque. La mayor tolerancia a la sombra de los renovales de *N. alpina* se asocia a menores valores de respiración y punto de compensación de luz (Read y Hill 1985).

Los individuos maduros de *N. dombeyi* del estrato superior crecieron a mayor velocidad que los de las demás especies; este resultado es compatible con el conocimiento acerca de su alto potencial de crecimiento (Tuley 1980, Müller-Using y Schlegel 1981, Chauchard *et al.* 2001). Sin embargo, los individuos jóvenes de *N. dombeyi* exhibieron un crecimiento similar al de *N. alpina* y *N. obliqua*; esto podría deberse a que el tamaño de los claros no fue el adecuado para que esta especie heliófila exprese su máximo potencial. Müller-Using y Schlegel (1981), Donoso (1993) y Dezzotti *et al.* (2004) adjudicaron el menor crecimiento temprano de *N. dombeyi* (*e.g.*, durante los primeros dos años), al significativo menor peso y reserva de nutrientes de la semilla. A lo largo de la distribución geográfica, el peso de la semilla es hasta 4,4 mg, mientras que la de *N. obliqua* es hasta 21,3 mg y la de *N. alpina* 24,4 mg (Dezzotti *et al.* 2016). El papel de esta reserva sobre la variación del diámetro perdería importancia, en favor del de la luz, en etapas posteriores (Müller-Using y Schlegel 1981, Donoso *et al.* 2013).

El modelo permitió representar adecuadamente la variación del diámetro del fuste de *N. alpina*, a juzgar por

el comportamiento del valor de los parámetros dentro de límites biológicamente esperados. El modelo además se conformó con variables sencillas de medir y funciones simples, que potencian su utilidad sin afectar sustancialmente la precisión (Crecente-Campo *et al.* 2010, Vanclay 2010, Ivancich *et al.* 2014). Esta precisión debe ser compatible con la complejidad y variabilidad estructural de los sistemas boscosos, particularmente, la que ocurre en los naturales sin manejo silvicultural (Vanclay 1994). Sin embargo este modelo, y el de *N. obliqua* (Chauchard y Sbrancia 2003) y *N. dombeyi* (Chauchard *et al.* 2001), exhiben ciertas limitaciones. Por un lado, se ajustó utilizando valores medios de las variables para cada clase diamétrica, por lo que solo predice el valor promedio más esperado. Por otro lado, no consideró la densidad del rodal, y por lo tanto las predicciones se deben tomar con prudencia en condiciones de alta densidad del rodal.

CONCLUSIONES

El modelo von Bertalanffy-Richards desarrollado, describe adecuadamente el crecimiento diamétrico de *N. alpina*, a través de variables de medición y funciones matemáticas sencillas. En el marco de la silvicultura, este modelo permite predecir el incremento corriente y el rendimiento diamétricos del estrato intermedio y superior para periodos de hasta una década. En el marco de la ecología, el modelo posibilita inferir aspectos asociados a la tolerancia a la sombra de esta especie, e interpretarlos conjuntamente con los de *N. obliqua* y *N. dombeyi*. La comparación revela, por un lado, un comportamiento ecológico común de estas especies de *Nothofagus* asociado a la demanda de luz y, por otro lado, divergencias compatibles con el mayor carácter umbrófilo de *N. alpina* y heliófilo de *N. dombeyi* que resulta en pequeñas diferencias en las magnitudes de crecimiento en diámetro. Estos resultados contribuyen a aumentar la comprensión del funcionamiento de esta valiosa comunidad subantártica del noroeste de la Patagonia argentina, en el contexto de su conservación y manejo sostenible.

REFERENCIAS

APN (Administración de Parques Nacionales, AR). 2012. Plan de gestión del Parque Nacional Lanín: caracterización y diagnóstico. Equipo de Planificación del Parque Nacional Lanín, Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires. 225 p.

Attis Beltrán H, L Chauchard, G Martínez Pastur. 2015. Curvas preliminares de índice de sitio para bosques puros y mixtos de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua* en la Patagonia argentina. *Bosque* 36(2): 275-285.

Cabrera A. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1-42.

Chauchard L. 1991. Modelos de crecimiento individual del raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst.). In Actas VI Jornadas sobre inventario, modelos de producción y creci-

miento forestales. Eldorado, Argentina. p. 246-276.

Chauchard L, R Sbrancia, A Rabino, M González Peñalba, L Maresca. 2001. Modelos de crecimiento diamétrico para *Nothofagus dombeyi*. *Bosque* 22(2): 53-68.

Chauchard L, R Sbrancia. 2003. Modelos de crecimiento diamétrico para *Nothofagus obliqua*. *Bosque* 24(3): 3-16.

Crecente-Campo F, P Soares, M Tomé, U Diéguez-Aranda. 2010. Modelling annual individual-tree growth and mortality of Scots pine with data obtained at irregular measurement intervals and containing missing observations. *Forest Ecology and Management* 260: 1695-1974.

Del Valle H. 1998. Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral* 8: 103-123.

Dezzotti A, R Sbrancia, D Roat, M Rodríguez-Arias, A Parisi. 2004. Colonización y crecimiento de renovales de *Nothofagus* después de cortas selectivas de un rodal en la Patagonia, Argentina. *Investigación Agraria Serie Forestal* 13(2): 329-337.

Dezzotti A, M Manzoni, R Sbrancia. 2016. Producción, almacenamiento en el suelo y viabilidad de las semillas de *Nothofagus dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* en un bosque templado del noroeste de la Patagonia argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía (La Plata)* 115(2): 155-172.

Donoso C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina: variación, estructura y dinámica. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. 455 p.

Donoso P, D Soto, R Coopman, S Rodríguez-Bertos. 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.

Grosse H. 1988. Crecimiento de plantaciones de raulí y roble bajo dosel en dependencia del grado de luminosidad y fertilización. *Ciencia e Investigación Forestal* 2(5): 13-30.

Ivancich H, G Martínez Pastur, MV Lencinas, JM Cellini, P Peri P. 2014. Proposals for *Nothofagus antarctica* diameter growth estimation: simple vs. global models. *Journal of Forest Science* 60(8): 307-317.

Lara A, P Rutherford, C Montory, D Bran, A Pérez, S Clayton, J Ayesa, D Barrios, M Gross, G Iglesias. 1999. Vegetación de la eco-región de los Bosques Valdivianos. *Boletín Técnico Fundación Vida Silvestre* 51: 1-29.

Melo O, R Vargas. 2003. Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos. Ibagué, Colombia. Universidad de Tolima. 235 p.

Müller-Using B, F Schlegel. 1981. The development of seedlings of Chilean *Nothofagus* species in a shaded area. *Plant Research and Development* 12: 152-184.

Oliver CD, BC Larson. 1996. Forest stand dynamics. New York, USA. Wiley. 544 p.

Pallardy S. 2007. Physiology of woody plants. San Diego, USA. Academic Press. 464 p.

Paruelo J, A Beltrán, E Jobbágy, O Sala, R Golluscio. 1998. The climate in Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8: 85-101.

Ramírez C, C San Martín, A Oyarzún, H Figueroa. 1997. Morpho-ecological study of the South American species of the genus *Nothofagus*. *Plant Ecology* 130: 101-109.

Read J, R Hill. 1985. Photosynthetic responses to light of Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rain forest dynamics. *New Phytologist* 101: 731-743.

- Richards F. 1959. A flexible growth function for empirical use. *The Journal of Experimental Botany* 10(29): 290-300.
- Smith D, B Larson, M Kelty, P Ashton. 1996. The practice of silviculture: applied forest ecology. New York, USA. Wiley. 560 p.
- Sola G, H Attis Beltrán, L Chauchard, L Gallo. 2015. Efecto del manejo silvicultural sobre la regeneración de un bosque de *Nothofagus dombeyi*, *N. alpina* y *N. obliqua* en la Reserva Nacional Lanín (Argentina). *Bosque* 36(1): 113-120.
- Stokes M, T Smiley. 1996. An introduction to tree-ring dating. Tucson, USA. University of Arizona Press. 73 p.
- Tilman D. 1988. Plant strategies and the dynamic and structure of plant communities. Princeton, USA. Princeton University Press. 360 p.
- Tomé J, M Tomé, S Barreiro, J Amaral. 2006. Age independent difference equations for modelling tree and stand growth. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 1621-1630.
- Tuley G. 1980. *Nothofagus* in Britain. *Forest Record* 122: 1-26.
- Vanclay J. 1994. Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests. Wallingford, USA. CAB International. 312 p.
- Vanclay J. 2010. Robust relationships for simple plantation growth models based on sparse data. *Forest Ecology and Management* 259: 1050-1054.
- Veblen T, C Donoso, T Kitzberger, A Rebertus. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. In Veblen T, R Hill, J Read eds. The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests. New Haven, USA. Yale University Press. p. 293-353.
- Weinberger P, C Ramirez. 2001. Microclima y regeneración natural de raulí, roble y coigüe (*Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*). *Bosque* 22(1): 11-26.

Recibido: 29.06.17
Aceptado: 16.01.18

Efectos de la revegetación a escala de cuenca sobre el caudal y la evapotranspiración en ambiente mediterráneo. Cuenca del Taibilla (SE de España)

Greening-up effects on streamflow and evapotranspiration in Mediterranean catchments.
An example of Taibilla catchment (SE Spain)

**Pedro Pérez Cutillas ^{a,c*}, Maria Francesca Cataldo ^b, Demetrio Antonio Zema ^b,
Joris de Vente ^{c,d}, Carolina Boix-Fayos ^{c,e}**

*Autor de correspondencia: ^a Universidad de Murcia, Departamento de Geografía,
Campus Universitario de Espinardo, Espinardo, Murcia, CP.30100, perezcutillas@cebas.csic.es

^b Università degli Studi Mediterranea de Reggio Calabria, Departamento de Agraria, Italia.

^c Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CEBAS-CSIC),
Centro de Edafología y Biología Aplicada del Segura, Grupo de Conservación de Suelos y Agua, España.

^d FutureWater, Costerweg 1V, Wageningen, The Netherlands.

^e University of Twente, Faculty of Geo-information Science and Earth Observation (ITC),
Urban and Regional Planning and Geo-Information Management (IPGM), The Netherlands.

SUMMARY

Important land cover changes were documented in several areas of the Mediterranean basin with associated hydrological effects. This paper aims at contributing to the characterization of land use changes and vegetation cover in a basin representative of the Mediterranean mountain range, and quantifying the impact of those changes on lateral and vertical flows (discharge and evapotranspiration, respectively). For this purpose, a series of precipitation data and some components of the hydrological cycle were analyzed: streamflow-runoff in two periods (1933-1948 and 1996-2012). In addition, a spatial analysis of land use changes was carried out; this information was used for the spatial analysis of the curve number and evapotranspiration. Main results indicated that precipitation had not changed significantly between both periods, while streamflow declined by a 43 %, together with the loss of 63 % of agricultural areas that were replaced by shrubland and forest. Evapotranspiration increased in 57 % of the drainage area, with an average increase of 20 mm year⁻¹. In general, the partition of rainfall was readjusted due to the recovery and changes of the natural vegetation cover, facilitating a redistribution of water within the hydrological cycle. As a result, the observed increase of vertical fluxes and the decrease of horizontal ones could potentially affect the hydrological resources of the area.

Key words: Greening-up, land use, streamflow, runoff coefficient, hydrology, horizontal fluxes, vertical fluxes.

RESUMEN

En distintas partes del Mediterráneo se están documentando en las últimas décadas cambios en el patrón de coberturas del suelo, muy frecuentemente hacia un aumento de la cobertura vegetal, con consecuencias hidrológicas asociadas a los mismos. En este trabajo se exploraron los cambios de uso del suelo y precipitación en una cuenca representativa de la media montaña mediterránea, y se examinó el impacto de los mismos en algunos flujos laterales y verticales del ciclo hidrológico (caudal y evapotranspiración, respectivamente). Para ello, se analizaron series de datos de precipitación y varias componentes del balance hidrológico: caudal-escorrentía superficial en dos periodos (1933-1948 y 1996-2012). Además, se analizaron espacialmente los cambios en los usos del suelo entre ambos periodos, información que se utilizó como base para el análisis espacial del número de curva y la evapotranspiración. Los principales resultados mostraron que la precipitación entre ambos periodos no presentaba cambios significativos, mientras que el caudal observado descendió un 43 %. Entre ambos periodos se perdió el 63 % de la superficie agrícola, sustituida por distintas superficies forestales. Todo ello dio lugar a un aumento de la evapotranspiración potencial (57 %) de la cuenca, con un incremento medio de 20 mm año⁻¹. En general, el sistema de partición de la precipitación se ha reajustado debido a la recuperación de la cobertura de vegetación natural de la cuenca, ocasionando una redistribución del agua dentro ciclo hidrológico, aumentando la evapotranspiración y disminuyendo el caudal en superficie, pudiendo llegar a afectar los recursos hídricos de la zona.

Palabras clave: recuperación vegetal, usos del suelo, caudal, evapotranspiración, escorrentía, hidrología, flujos verticales y flujos horizontales.

INTRODUCCIÓN

En el Mediterráneo Norte se ha observado un aumento de la cubierta vegetal en las zonas montañosas durante las últimas décadas debido a la combinación de varios factores (García-Ruiz *et al.* 2011), destacando el éxodo rural y la disminución de las actividades agrícolas que provocaron la revegetación natural de laderas. Además, la aplicación de diversos planes de reforestación y corrección hidrológica desde mediados del s. XX ayudaron a la recuperación de la cubierta forestal. Estas transformaciones en los usos del suelo han sido ampliamente descritas en la Península Ibérica, con incrementos de la cobertura forestal entre el 17 y el 200 % en distintas regiones de España (Nainggolan *et al.* 2012, Gallart y Llorens 2004, Boix-Fayos *et al.* 2007a, Boix-Fayos *et al.* 2008, Morán-Tejeda *et al.* 2010, Arnaez *et al.* 2011, Quiñero-Rubio *et al.* 2016). Esta recuperación de la cubierta vegetal se manifiesta también en muchas cuencas europeas (Beck *et al.* 2009) y a nivel mundial en un “reverdecimiento” de la Tierra en las tres últimas décadas, documentado recientemente a través de imágenes del satélite NOAA-AVHRR (Zeng *et al.* 2016).

La cobertura vegetal del suelo constituye el límite entre atmósfera y litosfera, donde las actividades humanas y los procesos hidrológicos están modulados por los cambios de uso del suelo y la cobertura de vegetación (Ren *et al.* 2014). La respuesta hidrológica que se produce ante el incremento de la misma en cuencas hidrológicas es compleja. Una respuesta generalizada es la disminución de la escorrentía superficial por el aumento de la capacidad de infiltración de los suelos, unido al efecto de partición que produce la vegetación sobre la evaporación, interceptación y redistribución de la precipitación (García-Ruiz *et al.* 2011, Linhoss y Siegert 2016). Estos procesos a menudo provocan en las cuencas hidrológicas una disminución de los caudales (Bosch 1982, Gallart y Llorens 2004, Buendía *et al.* 2016), en el que también juegan un papel muy importante los posibles cambios en el volumen y patrón de la precipitación, el aumento de la temperatura y el retroceso de la cubierta de nieve en zonas de montaña (Morán-Tejeda *et al.* 2010, 2014, García-Ruiz *et al.* 2011).

Además de alteraciones en los caudales, los cambios de cobertura vegetal en las cuencas provocan modificaciones en otras componentes del balance hidrológico como la evapotranspiración (Farley *et al.* 2005, Molina *et al.* 2015), o como algunos autores han descrito, en la transferencia de una componente hidrológica a otra (de agua azul (caudal) a agua verde (evapotranspiración o humedad de suelo)) (Ren *et al.* 2014). Es importante analizar si los cambios de la cobertura vegetal son debidos a reforestaciones de especies diferentes al bosque natural, o forestaciones en zonas anteriormente agrícolas, todo ello puede influir en el aumento de los valores de evapotranspiración a niveles altos causando un notable descenso en la disponibilidad de agua superficial de la cuenca (Farley *et al.* 2005, No-setto *et al.* 2005). También se han descrito diferencias en

los valores de evapotranspiración entre distintas especies arbóreas, aunque más bien están basados en la disponibilidad de agua en el suelo durante el período seco, que por la capacidad potencial de consumo de cada una de ellas (Huber *et al.* 2010).

Este trabajo se desarrolla en una subcuenca de la cuenca alta del río Segura (España), en una región de clima semiárido y escasos recursos hídricos. La subcuenca de estudio en concreto, cuenca del Alto Taibilla, es proveedora de importantes servicios ecosistémicos, abasteciendo de agua potable a una población de cerca de 2,4 millones de personas a través del embalse de Taibilla. Previamente se describieron importantes cambios de uso del suelo en la zona y cambios en la dinámica sedimentaria de los cauces fluviales (Boix-Fayos *et al.* 2007b, 2008); sin embargo, hasta el momento no se han explorado en profundidad las tendencias hidrológicas en las últimas décadas en la cuenca. Partiendo de estos resultados previos que indican un descenso de la dinámica sedimentaria fluvial en la cuenca, la hipótesis de trabajo apunta que los cambios de uso del suelo, acontecidos en el área de drenaje, tienen un impacto importante en la redistribución de los flujos laterales y verticales dentro del ciclo hidrológico de la cuenca. El objetivo del trabajo consiste en explorar los cambios de uso de suelo y los cambios de precipitación durante varias décadas en la cuenca de estudio, y analizar su impacto en dos componentes del ciclo hidrológico pertenecientes a los flujos hídricos laterales (escorrentía superficial) y verticales (evapotranspiración), respectivamente.

MÉTODOS

Área de estudio. El río Taibilla, que discurre por el municipio de Nerpio y entre los límites de Yeste y Letur (Albacete), se encuentra localizado en la cuenca alta del río Segura, al SE de España. El embalse del Taibilla, planificado para el aprovechamiento de las aguas de esta cuenca, dividió el cauce en dos partes. El estudio se ha llevado a cabo en la cuenca del Alto Taibilla (aguas arriba del embalse) (figura 1), compuesta por las subcuencas de Rogativa, Arroyo Blanco, Arroyo Tercero y Alto Taibilla. Se localiza en el límite entre las regiones de Murcia y Albacete (ETRS89 - UTM Huso 30 coordenadas X: 565029 Y: 4226930), perteneciente a la zona Subbética de las Cordilleras Béticas (figura 1).

La cuenca drena las sierras de Huebras, Cabras, Talón, Taibilla, y Moratalla (de oeste a este) localizadas en el área de Revolcadores, nace a 1.440 m s.n.m. y fluye a lo largo de 44,4 km hasta el embalse del Taibilla. Esta cuenca posee un área de drenaje de 320 km² (cuadro 1) con una litología formada principalmente por roca caliza en las elevaciones más altas y margas en los valles, formados por materiales originarios del Cretáceo, Oligoceno y Mioceño. Desde el punto de vista litológico los tipos de suelos predominantes son los Cambisoles Calcáricos y Regosoles Calcáricos. Climáticamente presenta una precipitación media anual de 530 mm, y temperaturas medias de 13 °C,

clasificándose entre los climas subhúmedo y semiárido (Quiñonero-Rubio *et al.* 2016).

Desde mediados del siglo pasado, la población de esta zona experimentó un drástico retroceso, lo que provocó una transformación de la estructura del paisaje debido a los cambios en las actividades económicas y abandono de las labores agrícolas. Los principales cambios de uso del suelo identificados en las subcuencas de la Rogativa, Arroyo Blanco y Arroyo Tercero muestran un abandono progresivo de la agricultura de secano y un aumento de

la cubierta forestal debido a procesos naturales de regeneración vegetal, así como antrópicos por reforestaciones ejecutadas en la década de los 70 (siglo XX). De igual forma, los cambios de usos observados en la parte del Alto Taibilla muestran una tendencia similar, aunque de forma más atenuada que en el resto de subcuencas (Boix-Fayos *et al.* 2008, Quiñonero-Rubio *et al.* 2016).

La cuenca se vio sometida a importantes actuaciones de restauración hidrológico-forestal, con la construcción de 178 diques desde el año 1973 en adelante, la mayoría

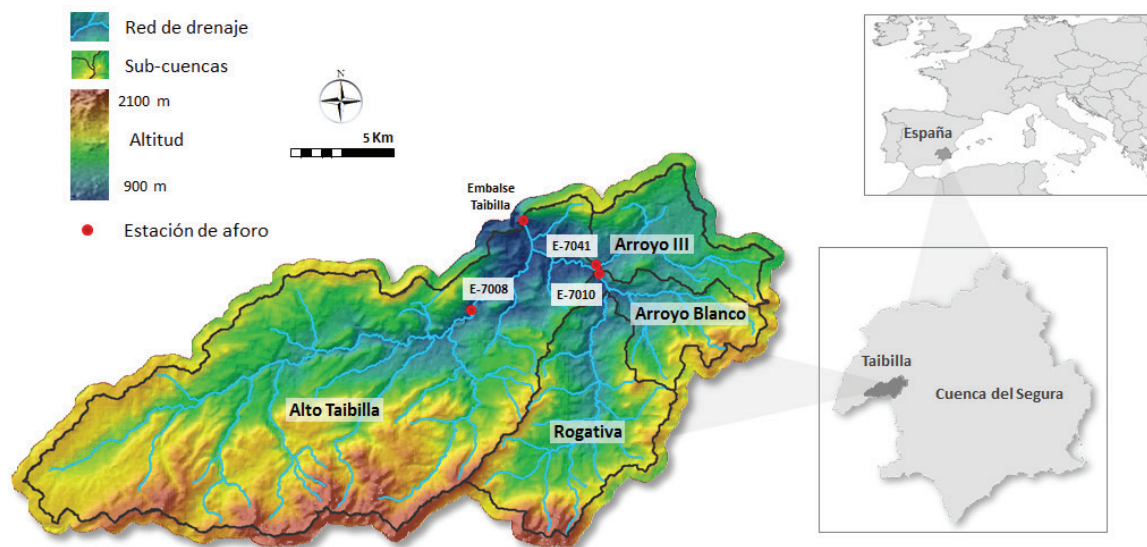


Figura 1. Localización de las subcuencas Alto Taibilla, Rogativa, Arroyo Blanco y Arroyo Tercero. Puntos en rojo, estaciones de aforo.
Location of the Alto Taibilla, Rogativa, Arroyo Blanco and Arroyo Tercero subbasins. Points in red, gauging stations.

Cuadro 1. Principales características de la cuenca hidrográfica del Taibilla.
Characteristics of the Taibilla river basin.

Características	Subcuencas			
	Alto Taibilla	Arroyo Tercero	Arroyo Blanco	Rogativa
	Morfometría			
Área (km ²)	320	61,1	76,9	53,5
Altitud máxima (m s.n.m.)	2.080	1.688	1.805	1.837
Altitud media (m s.n.m.)	1.440	1.196	1.438	1.464
Pendiente media (%)	23,6	19,1	24,7	24,4
Longitud cauce principal (km)	44,4	13,54	21,6	15,9
Pendiente media cauce principal (%)	11,6	6,55	3,25	4,67
Longitud red hidrográfica (km)	211	69,88	68,3	49,7
Orden Strahler	V	IV	IV	III
Densidad de drenaje (km ⁻¹)	0,66	1,14	0,89	0,93
Número de diques	120	-	-	58

(87 %) son presas de gavión, junto a otras estructuras cerradas de hormigón. Obras que sirvieron como elementos de corrección de los desequilibrios hidrológicos sufridos en cabecera, con la finalidad de laminar avenidas y realizar una mayor protección del suelo contra la erosión. Para una gestión más eficaz en apoyo a la construcción de las presas, se llevó a cabo de manera simultánea una reforestación en las áreas de drenaje a través de programas coordinados por el Ministerio de Ambiente y las Autoridades de Gestión de Cuenca del río Segura (cuadro 1).

Análisis de las precipitaciones, componentes del balance hidrológico y análisis de escenarios. El trabajo se ha desarrollado en dos fases, por un lado se han analizado las precipitaciones utilizando una serie histórica hasta la actualidad, y varias componentes del balance hidrológico: caudal-escorrentía superficial. Para la precipitación y el caudal se ha reconstruido a partir de distintas fuentes y datos fragmentados en el tiempo y el espacio una base de datos que pudiera representar una evolución histórica.

En una segunda fase, se realizó un análisis espacial a través de la elaboración de escenarios de uso del suelo pertenecientes a los periodos de 1956 y 2012. Esta información de los usos del suelo se ha utilizado como base para el cálculo del número de curva y la evapotranspiración.

A continuación se detallan estos procedimientos.

Precipitación y escorrentía superficial. Los datos de precipitación diaria utilizados en este estudio han sido proporcionados por la AEMET (Agencia Estatal de Meteorología) combinando la estación de Rogativa (1933-2004) y las estaciones de Caravaca- Barranda, Moratalla-Inazarres (2005-2012). Los datos de caudal se encuentran muy fragmentados en algunas series dispersas (MAGRAMA, Anuario de Aforos) por un lado las series históricas, para el período 1933-1948, de las antiguas estaciones de aforo de Rogativa (estación código 7010) que suma los caudales de Rogativa y Arroyo Blanco; Arroyo Tercero (estación código 7041); y Nerpio (estación El Tovarico, código 7008) que recoge el caudal del Alto Taibilla (subcuenca), las cuales drenan al Embalse de Taibilla (figura 1). Para estimar el caudal de todo el Alto Taibilla, se agregaron los caudales anuales de las estaciones 7010, 7041 y 7008 para cada año entre 1933-1948. La base de datos histórica se completó con los caudales mensuales de entrada al embalse de los años 1996-2012 en la estación de aforo del Embalse de Taibilla (código 7017) representativa también del caudal del Alto Taibilla en este segundo período (base de datos del MAGRAMA, Anuario de Aforos).

Análisis de los datos de la transformación lluvia-escorrentía. Para las dos series utilizadas (actuales e históricas), los datos se han agregado a escala anual, calculándose las tendencias centrales y dispersión para precipitación y caudales. En el análisis hidrológico de la cuenca del Alto Taibilla a escala general, se ha llevado a cabo el cálculo de

los coeficientes de escorrentía estacional y anual; es decir, la relación entre la escorrentía superficial en la salida de la cuenca y la precipitación total en relación con un determinado intervalo de tiempo (Δt).

Análisis de los cambios del uso del suelo. Los cálculos distribuidos que se realizaron en la segunda fase del trabajo fueron elaborados mediante el sistema de información geográfica arcGIS v.10.1, que permitió la integración y cálculo de las bases de datos espaciales seleccionadas. Para la cartografía de los usos del suelo se elaboraron dos coberturas de los mismos periodos en los que están basados los cálculos de precipitación y escorrentía. La información obtenida para los usos del suelo en el primer periodo, se elaboró mediante fotointerpretación de las ortoimágenes del vuelo americano de 1956, apoyada por la digitalización de estudios previos (Quiñonero-Rubio *et al.* 2016). La cobertura del año 2012 se basó en la mejora a escala de detalle, también mediante fotointerpretación, a partir de la información extraída de la base de datos del CORINE Land Cover de la Agencia Europea de Medio Ambiente, y su actualización se confeccionó mediante el uso del vuelo ortofotogramétrico del Plan Nacional de Ortofotografía Aérea para el año 2012, proporcionadas por los servicios WMS del Instituto Geográfico Nacional. Se establecieron siete clases: agrícola regadío, agrícola seco, bosque abierto, bosque denso, matorral, pasto y lámina de agua (embalse). La clase 'Agricultura seca' hace referencia en mayor medida a los cultivos arbóreos de seco, debido a que es la tipología que más superficie ocupa, y que tienen una mayor representación en el área de estudio. Los criterios para diferenciar entre las coberturas de bosque abierto y denso se determinaron mediante la cuantificación de la densidad de copa forestal, fijándose como bosque denso a las cubiertas vegetales con una ocupación de más del 70 % de la superficie. Respecto a la clase 'pasto', se trata de pastizales xerofíticos mediterráneos, generalmente abiertos, dominados por gramíneas vivaces y anuales con una elevada diversidad de especies, y que tradicionalmente se han utilizado para el pastoreo de rebaños autóctonos.

Cálculo distribuido del Número de Curva (NC). El mapa de la respuesta hidrológica de las subcuencas estudiadas se ha elaborado en base al método empírico para el cálculo de la transformación de lluvia-escorrentía, desarrollado por el *Soil Conservation Service*. Se representa mediante un número adimensional, en curvas estandarizadas, que varían entre 0 y 100; donde un área con $NC = 0$ no produce escorrentía y otra con $NC = 100$ se interpreta como un suelo impermeable, donde toda la precipitación genera escorrentía. La estimación del NC necesita la caracterización hidrológica del suelo, relacionada con su capacidad de infiltración. Para ello, se ha utilizado un modelo SIG aplicando el método de Frevert *et al.* (1955) con el cálculo del coeficiente de escorrentía que está en función de la textura del suelo, el uso del suelo y las características del

drenaje de la cuenca establecidos por la pendiente. Para la obtención del NC se utilizaron las coberturas de usos para los períodos 1956 y 2012 elaboradas en este trabajo, los datos del modelo digital del terreno (MDT) proporcionado por el satélite ASTER con una resolución espacial de reajustada a 25 m, y por último, se empleó la cobertura de las características texturales del suelo. Ya que solo estaba disponible un mapa de texturas para parte de la cuenca, se estimó las texturas para toda la cuenca a partir de un cruce entre los datos litológicos del Mapa Geológico del Instituto Geológico y Minero de España, y los datos empíricos de textura obtenidos en el Proyecto de Lucha contra la Desertificación en el Mediterráneo (LUCDEME) del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación del Gobierno de España., que permitió asociar las clases litológicas con las texturales.

Estimación de la evapotranspiración. Para realizar un análisis más completo de los flujos de aguas superficiales, se han estimado los volúmenes de pérdida de agua por evapotranspiración, y su efecto a través de las distintas coberturas por el cambio de usos del suelo en el último siglo. Los datos fueron obtenidos de las series climatológicas del Atlas Climático Digital de la Península Ibérica (Ninyerola *et al.* 2005) a través de capas de información geográfica. El cálculo distribuido espacialmente se realizó mediante la fórmula de evapotranspiración de referencia (ET_0) de Hargreaves [1] (Hargreaves y Samani 1985), utilizando la formulación simplificada:

$$ET_0 = 0,0023 * (T_{med} + 17,78) * R_0 * (T_{max} - T_{min})^{0,5} \quad [1]$$

Donde,

ET_0 = evapotranspiración de referencia diaria, mm día⁻¹

T_{med} = temperatura media diaria, °C

R_0 = Radiación solar extraterrestre, mm día⁻¹

T_{max} = temperatura diaria máxima, °C

T_{min} = temperatura diaria mínima, °C

En el cálculo de la R_0 se ha utilizado la cobertura de radiación solar incidente (R_a) (Ninyerola *et al.* 2005) con los valores presentados en MJulios m⁻² día⁻¹, transformados a valores de agua evaporada (mm día⁻¹), mediante la siguiente fórmula: $R_a * 238,85 / (597,3 - 0,57 T)$, donde T es la temperatura media del período elegido. Como paso final, se han obtenido los valores de la evapotranspiración potencial ajustando los cálculos de la ET_0 con los coeficientes que tiene en cuenta distintos tipos de vegetación (K_c), elaborados a partir de una amplia base de datos de campo a nivel global incluyendo especies no agrícolas (Liu *et al.* 2017). Para la aplicación de estos coeficientes se han utilizado las cartografías de los usos del suelo para el año 1956, y para el año 2012, generándose así respectivamente dos mapas de evapotranspiración potencial. Es importante apuntar que la evapotranspiración actual dependerá de características físicas y la humedad del suelo, y solo se

podrá estimar aplicando un modelo hidrológico dinámico. Para los objetivos de este estudio no se consideró necesario centrarse en la evaluación de impactos relativos de los cambios de cubierta de vegetación.

RESULTADOS

Análisis de los resultados de la precipitación y escorrentía. El análisis de los datos de precipitación llevados a cabo para el período de 1933 a 1948 mostró valores medios anuales de 578 ± 283 mm frente a 497 ± 107 mm correspondientes al período 1996-2012, expresando un ligero descenso entre períodos, aunque la diferencia entre ambos no fue estadísticamente significativa según Mann-Whitney ($P < 0,05$) (figura 2).

Respecto a la respuesta de la escorrentía en la cuenca del Alto Taibilla en los dos períodos se observó una reducción significativa en los valores obtenidos (figura 2), sin constancia de un aumento de las extracciones de agua superficial en el segundo período de estudio. La mayor amplitud de los datos en la serie 1933-1948, mostró alta dispersión interanual de la escorrentía, con un valor medio de $69,16 \pm 32,06$ mm, que se diferenció significativamente de los $36,56 \pm 10,62$ mm de media del período posterior 1996-2012.

Se relacionó la entrada de lluvia con la capacidad de los suelos de producir escorrentía en los períodos estudiados utilizando como indicador el coeficiente de escorrentía, encontrando de nuevo una diferencia significativa en el mismo. En los dos períodos de observación de las series anuales se apreció un descenso significativo del coeficiente de escorrentía del período 1996-2012 ($0,08 \pm 0,02$) con respecto al período 1933-1948 ($0,14 \pm 0,08$).

Distribución espacial de la respuesta hidrológica en la cuenca. Los análisis espaciales se realizaron a través de los siguientes pasos:

- Evolución de los usos del suelo. La dinámica de cambio en los usos del suelo durante las últimas décadas, debido principalmente al abandono de tierras y a las intervenciones estatales de reforestación y corrección hidrológica, produjeron una modificación sustancial de las coberturas del suelo en gran parte de la cuenca (cuadro 2). De modo general, en el último medio siglo se observó una pérdida de superficie agrícola en torno al 63 %, que pasó de ocupar un tercio de la superficie total en el año 1956 a solo un 11,68 % en la actualidad. En general, este uso fue ocupado por distintas coberturas forestales, que aumentaron de manera considerable, con un incremento durante el período de estudio de más del 12 % en el caso del bosque abierto; y de un 265 % en el bosque denso, lo que las situó como las coberturas del suelo mayoritarias en el 2012 con un 29,3 y 38,7 %, respectivamente, del total de la superficie de estudio.

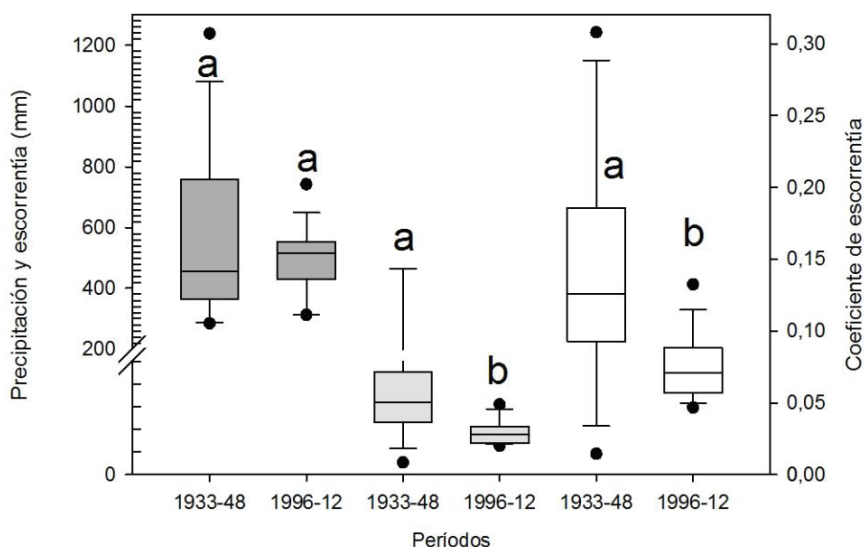


Figura 2. Datos intermedios en valores de la mediana. Medianas, percentiles (10, 25, 75 y 90) y error de: precipitación (cajas gris oscuro), escorrentía (cajas gris claro) y coeficiente de escorrentía anual (cajas blancas) entre los dos períodos de observación 1932-1948 y 1996-2012 en la cuenca del Alto Taibilla. Letras iguales expresan diferencias no estadísticamente significativas, letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas según Mann-Whitney ($P < 0,05$).

Median, percentiles (10, 25, 75 and 90) and error of precipitation (dark gray boxes), runoff (light gray boxes) and annual runoff coefficient (white boxes) between the two observation periods 1932-1948 and 1996-2012 in the Taibilla basin. The same letters indicate no statistically significant differences, different letters indicate statistically significant differences according to Mann-Whitney ($P < 0.05$), showing the intermediate data in median values.

Cuadro 2. Superficie de ocupación de los usos del suelo en la cuenca del Taibilla para los años 1956 y 2012.

Land uses area on the Taibilla basin in 1956 and 2012.

Usos del suelo	Superficie 1956 (ha)	Superficie 1956 (%)	Superficie 2012 (ha)	Superficie 2012 (%)	Superficie de cambio (%)
Agrícola regadío	0	0	84	0,3	-
Agrícola secano	10.024	31,6	3.691	11,7	-63,2
Bosque abierto	8.235	26,0	9.263	29,3	12,5
Bosque denso	3.352	10,6	12.234	38,7	264,9
Matorral	9.032	28,5	5.412	17,1	-40,1
Pasto	971	3,1	869	2,8	-10,5
Embalse	0	0	60	0,2	-
Total	31.614	100	31.614	100	

Más interesante resulta conocer cómo se distribuyeron estos cambios de forma espacial. Este enfoque más detallado presenta los porcentajes de cambio de cada uno de los usos del suelo del año 1956 a las diversas categorías en las que se han transformado en el 2012 (figura 3). De manera pormenorizada se observó que las superficies agrícolas tradicionales se transformaron de manera muy heterogénea. Más del 60 % de esta superficie sufrió cambios importantes, mostrando dos tendencias claras: una recuperación natural de estas tierras de cultivo abandonadas, transformadas en pasto y sobretodo en áreas de matorral, mien-

tras que los procesos de restauración forestal, supusieron un aumento de la cobertura de bosque que se incrementó más de un 46 % a costa de este uso agrícola. El abandono de las tierras de cultivo favoreció la aparición de pastos, con un incremento de más de un 7 %. Algo similar sucede con las coberturas de matorral y pasto, que también experimentaron un importante cambio. La pérdida de matorral se dio principalmente a favor de las coberturas forestales que en total suman más del 60 % de superficie transformada. Por su parte, el pasto fue reemplazado de manera importante por el matorral (41 %), seguido por las cubier-

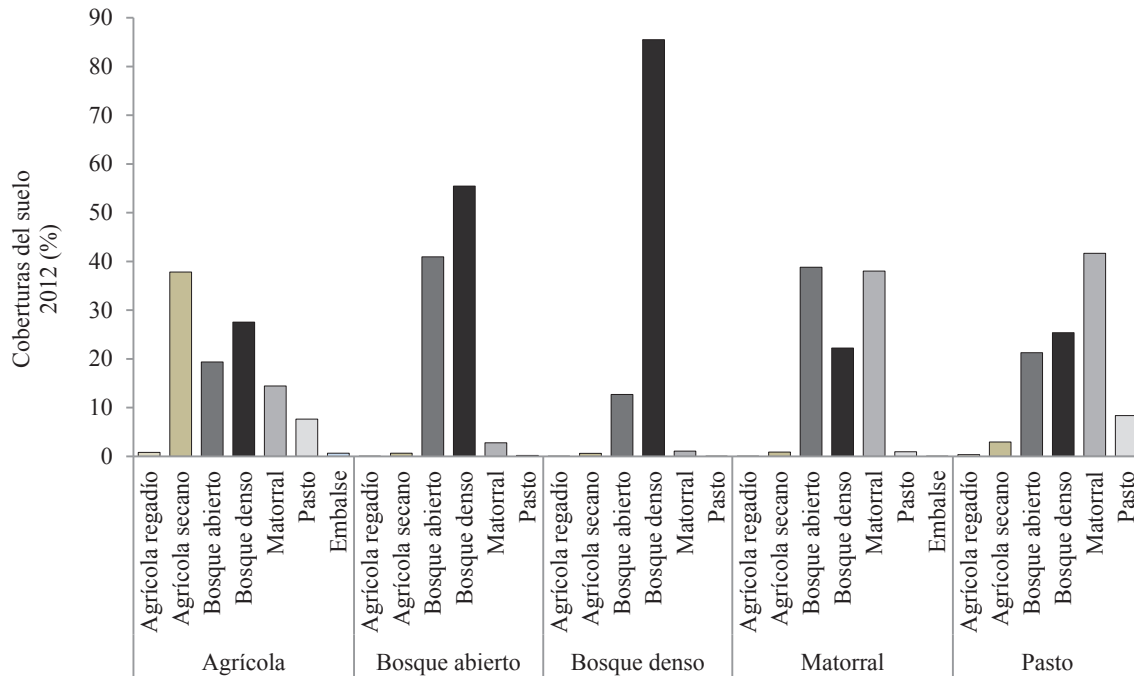


Figura 3. Cambio intra-clase de los usos del suelo del año 1956 en 2012.

Intra-class change in land use for 1956 in 2012.

tas forestales con un 21 % y 25 % para las categorías de bosque abierto y denso, respectivamente. También se observó otra modificación asociada a una leve recuperación de pequeñas superficies agrícolas en detrimento de esta cobertura de pastos. En cambio, las coberturas boscosas son las que más se mantuvieron a lo largo del período de estudio, presentándose como las superficies más estables. En el caso del bosque denso, solo se modificó en un 15 %, evolucionando a una cobertura de bosque menos cerrada. Por su parte, el bosque abierto se transformó en más de un 55 % de su superficie a bosque denso.

Análisis de los resultados del cálculo del número de curva. El cálculo del NC basado en los mapas de uso de suelo para 1956 y 2012, sintetizan la respuesta hidrológica de la cuenca en dos momentos cercanos y representativos de los períodos de los que se disponen de datos hidrológicos (1932-1949 y 1996-2012). Se observó un cambio en la evolución histórica del CN en el área de estudio, con una disminución general de los valores más elevados de CN (figura 4). En general, la superficie de la cuenca se vio modificada por la aparición de una cubierta vegetal natural con la recuperación de áreas forestales durante los años 1956 y 2012 (cuadro 2), con lo cual se observó una tendencia generalizada, y especialmente en las cabeceras de las cuencas, a la disminución del número de curva. Solo en la parte baja de la cuenca se mantuvieron, e incluso incrementaron los valores de escorrentía por la prevalencia de zonas agrícolas en suelos arcillosos, mostrando valores

de NC superiores a 90. En general, un 46 % de la cuenca experimentó una disminución del NC; mientras que en un 38 % no se produjeron cambios a lo largo de todo el período de estudio; siendo solo el 16 % de la superficie la que mostró un incremento en los valores del NC, o lo que es lo mismo, un aumento de la producción de escorrentía.

Análisis de los resultados del cálculo de la evapotranspiración. Los análisis realizados para el cálculo de la evapotranspiración de referencia mostraron unos valores similares en los dos períodos estudiados. Las diferencias se hicieron visibles con la aplicación del coeficiente de cultivo (Kc) que corrige los valores de evaporación de las cubiertas vegetales que proporcionan las capas de los usos del suelo en las fechas examinadas. Los mayores cambios se originaron por la importante reducción del uso agrícola, que fue en gran parte reemplazado por coberturas forestales (figura 3), que presentan un mayor coeficiente de la evapotranspiración (Kc). Los datos obtenidos mostraron un aumento generalizado de la evapotranspiración en el período de 2012 respecto al de 1956, con valores medios para toda la cuenca de 360 y 340 mm, respectivamente. Estos datos equivalen a un aumento de la evapotranspiración potencial de media de 20 mm año⁻¹, correspondientes casi exclusivamente a los procesos de transpiración vegetal. Como muestra la figura 5, los cambios en la evapotranspiración no se produjeron de manera homogénea a lo largo de toda la cuenca. Esto se debió principalmente a dos factores, en primer lugar, a la transformación de coberturas

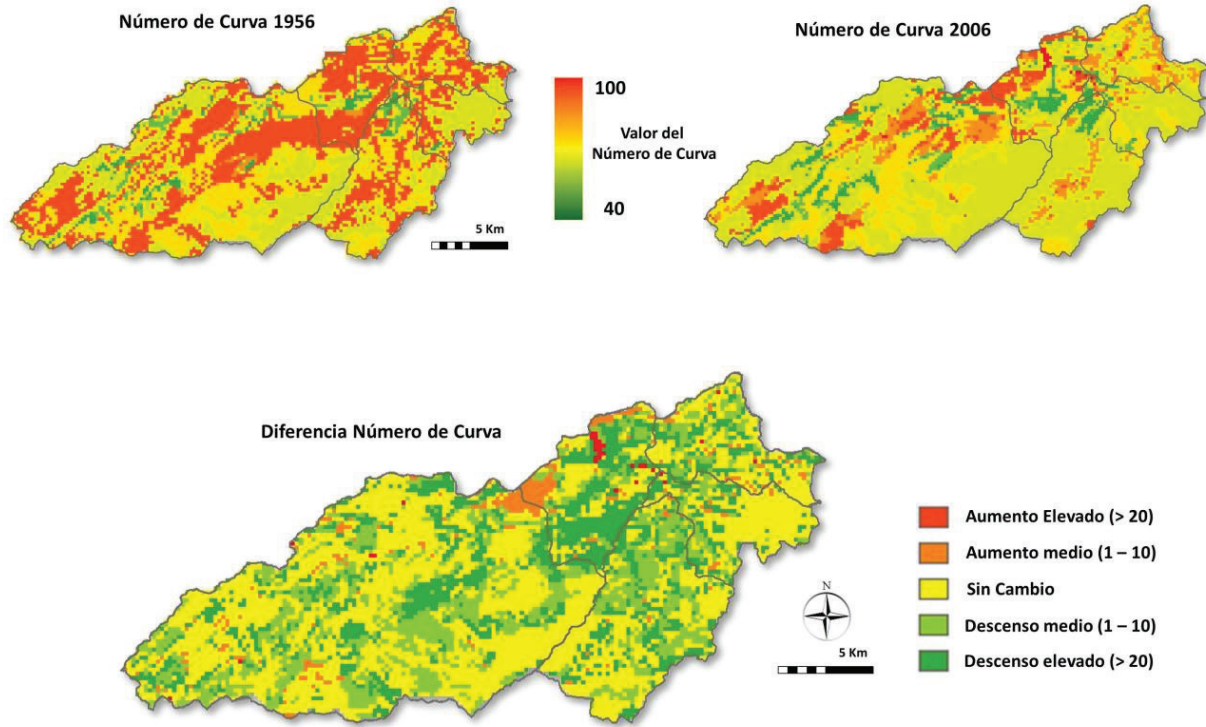


Figura 4. Cálculos del número de curva para los años 1956 y 2006. Y su comparación en las sub-cuencas del río Taibilla.
Estimates of curve number in 1956 and 2006 and comparison of the sub-basins of the Taibilla River.

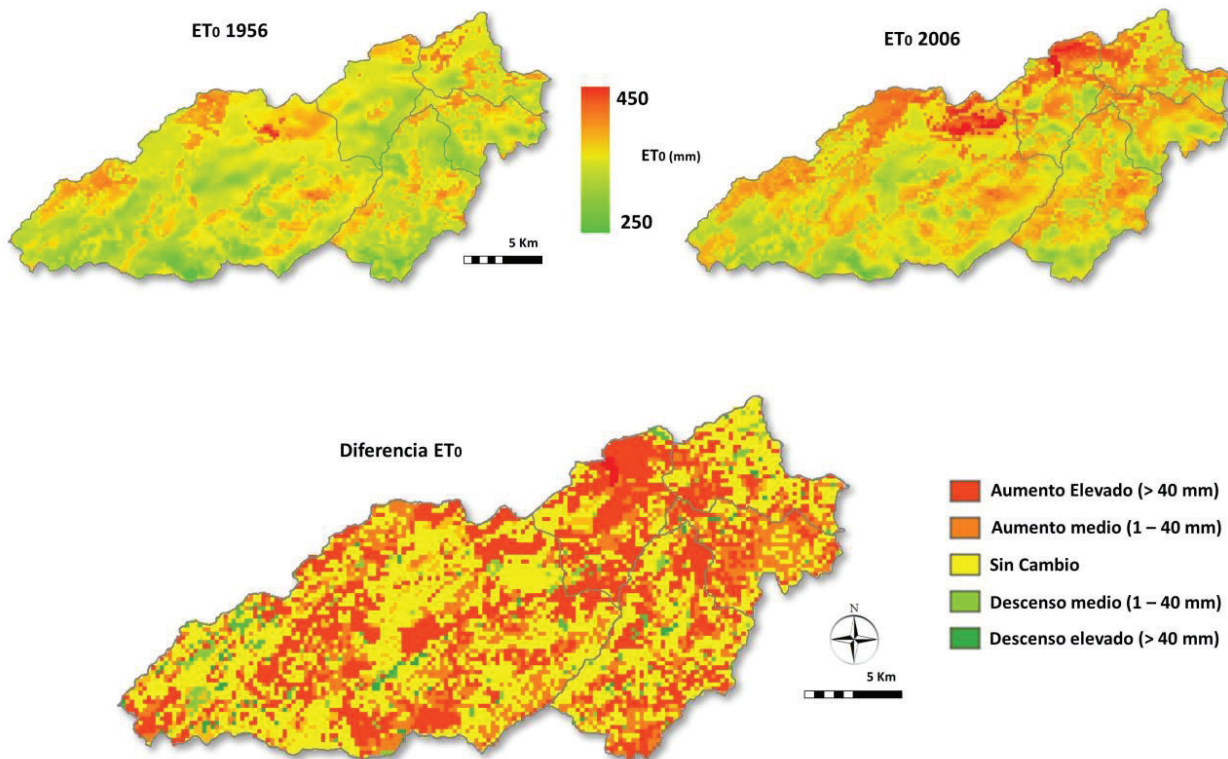


Figura 5. Cálculos de la evapotranspiración de referencia para los años 1956 y 2006. Y su comparación en las sub-cuencas del río Taibilla.

Estimates of reference evapotranspiration in 1956 and 2006 and comparison of the sub-basins of the Taibilla River.

forestales, en las que aumentaron de manera considerable los valores de transpiración de estas superficies, pudiendo superar en algunas situaciones los 80 mm año⁻¹. En segundo lugar, por el cambio de 2/3 partes de la superficie de pastos a matorral, incrementado de igual modo los procesos de transpiración vegetal. En el caso opuesto, aunque con una menor intensidad, se observaron otras áreas que experimentaron una pérdida de la superficie boscosa hacia otras con menor densidad vegetal, y con ello disminuyeron sus valores de evapotranspiración potencial. En conjunto se observó un aumento de los valores de evapotranspiración potencial en el 57 % de la superficie total de la cuenca respecto al periodo anterior. En el lado opuesto, se muestra tan solo un 4 % de la superficie en la que disminuyó la evapotranspiración potencial, mientras que el 39 % no experimentó cambios sustanciales.

DISCUSIÓN

Durante las últimas décadas se ha observado una tendencia general al aumento de la cubierta vegetal en las montañas de la cuenca norte mediterránea, provocando alteraciones en el ciclo del agua (Farley *et al.* 2005, Molina *et al.* 2015). Los cambios de uso del suelo acontecidos en la cuenca del Alto Taibilla muestran la misma tendencia de recuperación de la cubierta vegetal. El abandono de tierras de cultivo y la aplicación de programas públicos para la reducción de los procesos de erosión, mediante la reforestación de amplias superficies de montaña ocasionaron un aumento de la cobertura forestal, donde más de un 60 % de antiguas tierras agrícolas se transformaron en coberturas forestales de distinto tipo y densidad. Este proceso de recuperación de la vegetación, al disminuir las actividades agrícolas en zonas de cabecera de las cuencas de drenaje, fue generalizado en muchos países de la cuenca norte mediterránea. Ocurrió primero en Francia e Italia y más tarde en España, Portugal y Grecia, como resultado del masivo abandono de tierras de cultivo (Lasanta-Martínez *et al.* 2005, Beguería *et al.* 2006, García Ruiz *et al.* 2011). La tendencia contraria aparece en las economías menos avanzadas del sur de la cuenca mediterránea (García Ruiz *et al.* 2011), donde el proceso de migración a zonas urbanas se inició más tarde y mantuvo una mayor presión antrópica en las áreas rurales, debido al uso habitual de los recursos naturales para pastos y el uso de las zonas forestales como fuentes de energía en las funciones domésticas, provocando graves procesos de deforestación (Shalaby y Tateishi 2007).

Los cambios en la cobertura vegetal tienen un gran impacto sobre el ciclo hidrológico a escala de cuenca de drenaje (García-Ruiz *et al.* 2011). El aumento de la masa forestal puede generar una importante reducción de la escorrentía (López-Moreno *et al.* 2008, Morán-Tejeda *et al.* 2010), vinculada a la mejora de la estructura de los suelos y aumento de su capacidad de infiltración y retención de agua, junto al efecto de partición que introduce la vegetación a través de procesos como la evaporación, transpi-

ración, interceptación y precipitación (García-Ruiz *et al.* 2011, Linhoss y Siebert 2016).

En la cuenca de estudio no hubo cambios significativos en la precipitación entre los periodos estudiados (1933-48 y 1996-2012), pero sí en el uso de suelo y en el caudal observado (descenso de un 43 % de caudal entre ambos periodos). Aunque observamos un pequeño descenso en la precipitación anual, esta ligera tendencia al descenso en la precipitación no fue significativo y coincide con la tendencia general en España, dentro de la enorme variabilidad apuntada por Vicente-Serrano *et al.* (2017). Asimismo, se estimaron disminuciones considerables en la capacidad general de la cuenca para producir escorrentía (disminución de los coeficientes de escorrentía y del número de curva entre 1956 y 2012 en un 45 % de la cuenca) acompañados por un aumento de la evapotranspiración (en el 57 % de la cuenca aumentó la evapotranspiración entre 1956 y 2012). El descenso medio del caudal anual entre los dos periodos es equiparable al descrito para el Ebro por Gallart y Llorens (2004) en 50 años, atribuido a una combinación del incremento de las extracciones para riego, cambios en el clima y expansión de la cobertura forestal; y ligeramente superior al descrito para otras subcuencas del Prepirineo (Beguería *et al.* 2006, Buendía *et al.* 2015).

Frecuentemente un cambio detectado en el flujo horizontal (descenso del caudal) lleva un cambio asociado en el flujo vertical, en el que además la interceptación juega un papel importante, dependiendo de la cobertura vegetal puede llegar a retener hasta el 40 % del volumen precipitado (Belmonte Serrato *et al.* 2013, Linhoss y Siebert 2016). El proceso de “reverdecimiento” generalizado de la superficie terrestre está provocando un cambio en la dinámica del balance hídrico, no solo en los flujos horizontales sino también en la evapotranspiración, como flujo vertical analizado. Sería muy relevante además de disponer de información de los cambios experimentados en los acuíferos de la zona, que requerirían por su complejidad un estudio aparte.

Valores descritos en estudios con transformaciones de áreas de pradera, pastizal o cultivos a bosque (Nosetto *et al.* 2005, Echeverría *et al.* 2007) proporcionaron incrementos de la evapotranspiración de más de 100 mm por año, que en algunos casos significaban el 3,5 % de la precipitación. Los datos obtenidos en el presente análisis mostraron un aumento de la evapotranspiración potencial equivalente al 4 % de la precipitación media anual, en el mismo rango que los estudios anteriores, determinando un incremento de la evapotranspiración potencial media en 20 mm anuales. En otros estudios, y a una escala más amplia, el aumento medio estimado de la evapotranspiración es más bajo, 11,4 mm año⁻¹ teniendo en cuenta los cambios de usos del suelo en las tres últimas décadas (Zeng *et al.* 2016). Vicente-Serrano *et al.* (2017) apuntan en su revisión a nivel nacional español, aumentos de la evapotranspiración en 24 mm década⁻¹ en el último medio siglo; teniendo en cuenta descensos en la humedad relativa y aumentos de la temperatura.

Algunos autores indican que la transferencia del “agua azul” (agua en lagos, ríos y acuíferos) hacia “agua verde” (agua almacenada en suelos y/o vegetación) originada por los cambios de cobertura y uso del suelo, causaron un incremento de la evapotranspiración de hasta el 1 % en zonas semiáridas del Norte de China (Ren *et al.* 2014). Además se apunta que la tendencia global de incremento de la evapotranspiración es debida a la mayor transpiración de la vegetación y la evaporación de la precipitación interceptada por la vegetación, siendo ligeramente mayor en Europa que en el resto de continentes (Zhang *et al.* 2016). Las variaciones en esta componente del balance de agua se deben a cambios no solamente climáticos, sino también en las coberturas vegetales, sin embargo, las estimaciones son muy variables dependiendo de la metodología utilizada (Vicente-Serrano *et al.* 2017), factores locales y la escala de observación.

La cuenca en estudio encaja en el patrón de cambio de usos del suelo y vegetación observado para el Mediterráneo Norte (García-Ruiz *et al.* 2011), con cambios acontecidos en el caudal y en la evapotranspiración en proporciones bastante altas, similares a las estimaciones registradas en otras zonas. La importancia de la reducción de caudales en este tipo de ambientes semiáridos y subhúmedos, con grandes necesidades de agua para abastecimiento doméstico y agricultura, obliga a replantearse algunas cuestiones relacionadas con la gestión de los mismos. Por ejemplo, políticas de desbroces, enfoques locales sobre reforestaciones y manejo de la vegetación en general, para poder optimizar los cambios en la disponibilidad del agua, como resultado de la convergencia de cambios climáticos y en el paisaje de las últimas décadas.

CONCLUSIONES

En la cuenca hidrológica examinada se observa una reducción significativa del caudal, así como un descenso en la aptitud de la cuenca para producir escorrentía superficial. Este hecho se refleja espacialmente en la disminución general del número de curva y el descenso generalizado de los coeficientes de escorrentía, junto a un aumento de la evapotranspiración potencial a lo largo del período analizado. El mantenimiento del total anual de precipitación y el incremento de la evapotranspiración apuntan a una nueva partición de las entradas de precipitación causada por los cambios importantes de cobertura vegetal y uso del suelo, confirmando la hipótesis de partida. Los resultados obtenidos revelan cambios hacia una mayor cobertura vegetal en áreas de drenaje, como consecuencia de programas de reforestación y cambios en las coyunturas socioeconómicas, que pueden afectar en el plazo de varias décadas a la redistribución de agua dentro del ciclo hidrológico, induciendo un nuevo equilibrio en los recursos hídricos de la zona. Cabría ampliar el análisis a la evapotranspiración real estacional y a los recursos subterráneos para determinar si estos también se han visto alterados por los cambios en la cobertura vegetal. Este resultado es especialmente rele-

vante en cuencas hidrológicas clave para el abastecimiento de agua en regiones subhúmedas y semiáridas.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET) la provisión de datos de precipitación, y a la Mancomunidad de Canales del Taibilla (MCT) y a la Confederación Hidrográfica del Segura su interés en la investigación y el apoyo para continuar con la mejora de la serie histórica de datos de caudal. Agradecemos el apoyo económico del proyecto DISECO (CGL2014-55-405-R), SOGLO (BELSPO, Bélgica) y ADAPT (CGL2013-42009-R) del Plan Nacional de Ciencia y al proyecto CAMBIO (18933/JLI/13) de la Fundación Séneca de la Región de Murcia. Demetrio Zema realizó una estancia en el CEBAS con el apoyo también de la Fundación Séneca con el programa “Jiménez de la Espada”. El programa Erasmus sufragó parte de las estancias de Francesca Cataldo en España y Pedro Pérez Cutillas en Italia. Carolina Boix-Fayos tuvo apoyo económico de una beca de estancia en el extranjero Salvador de Madariaga del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte del Gobierno español.

REFERENCIAS

- Arnáez J, T Lasanta, MP Errea, L Ortigosa. 2011. Land abandonment, landscape evolution, and soil erosion in a Spanish Mediterranean mountain region: The case of Camero Viejo. *Land Degradation & Development* 22: 537-550. DOI: 10.1002/ldr.1032
- Beck H, G Salvini, J Schellekens, S. Bruijnzeel, R Jeu. 2009. Hydrological impacts of land cover change in the Dragonja catchment (Slovenia). In Neale CMU, A Maltese eds. *Remote Sensing for Agriculture, Ecosystems, and Hydrology XI*. Proceeding of SPIE 7472. 7 p. DOI: 10.1117/12.830533
- Beguiría S, JI López-Moreno, A Gómez-Villar, V Rubio, N Lana-Renault, JM García-Ruiz. 2006. Fluvial adjustments to soil erosion and plant cover changes in the Central Spanish Pyrenees. *Geografiska Annaler, Series A: Physical Geography* 88(3): 177-186. <http://www.jstor.org/stable/3878364>
- Belmonte Serrato F, A Romero Díaz, E Andrade Limas. 2013. Experiencias de interceptación de la lluvia por la vegetación en la Región de Murcia. In Instituto Euromediterráneo del Agua ed. *Interceptación de la lluvia por la vegetación en España*. p. 121-146.
- Boix-Fayos C, GG Barbera, F Lopez-Bermudez, VM Castillo. 2007a. Effects of check dams, reforestation and land use changes on river channel morphology: Case study of the Rogativa catchment (Murcia, Spain). *Geomorphology* 91: 103-123. DOI: 10.1016/j.geomorph.2007.02.003
- Boix-Fayos C, M Martínez-Mena, A Calvo-Cases, E Arnau-Rosalén, J Albaladejo, V Castillo. 2007b. Causes and underlying processes of measurement variability in field erosion plots in Mediterranean conditions. *Earth Surface Processes and Landforms* 32: 85-101. DOI: 10.1002/esp.1382
- Boix-Fayos C, J de Vente, M Martínez-Mena, GG Barberá, V Castillo. 2008. The impact of land use change and check-dams on catchment sediment yield. *Hydrological Processes*

- 22(25): 4922-4935. DOI: 10.1002/hyp.7115
- Bosch JM, JD Hewlett. 1982. A review of catchment experiments to determine the effect of vegetation changes on water yield and evapotranspiration. *Journal of Hydrology* 55: 1-23. DOI: 10.1016/0022-1694(82)90117-2
- Buendía C, G Bussi, J Tuset, D Vericat, S Sabater, A Palau, RJ Batalla. 2016. Effects of afforestation on runoff and sediment load in an upland Mediterranean catchment. *Science of the Total Environment* 540: 144-157. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2015.07.005
- Echeverría C, A Huber, F Taberlet. 2007. Estudio comparativo de los componentes del balance hídrico en un bosque nativo y una pradera en el sur de Chile. *Bosque* 28(3): 271-280. DOI: 10.4067/S0717-92002007000300013
- Farley KA, EG Jobbágy, RB Jackson. 2005. Effects of afforestation on water yield: A global synthesis with implications for policy. *Global Change Biology* 11: 1565-1576. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2005.01011.x
- Frevert RK, GO Schwab, TW Edminster, KK Barnes. 1955. Soil and Water Conservation Engineering. New York, USA. Wiley. 479 p.
- Gallart F, P Llorens. 2004. Observations on land cover changes and water resources in the headwaters of the Ebro catchment, Iberian Peninsula. *Physics and Chemistry of the Earth* 29: 769-773. DOI: 10.1016/j.pce.2004.05.004
- García-Ruiz JM, JI López-Moreno, SM Vicente-Serrano, T Lasanta-Martínez, S Beguería. 2011. Mediterranean water resources in a global change scenario. *Earth-Science Reviews* 105: 121-139. DOI: 10.1016/j.earscirev.2011.01.006
- Hargreaves GH, ZA Samani. 1985. Reference crop evapotranspiration from temperature. *Applied Engineering in Agriculture* 1(2): 96-99.
- Huber A, A Iroumé, C Mohr, C Frêne. 2010. Efecto de plantaciones de *Pinus radiata* y *Eucalyptus globulus* sobre el recurso agua en la Cordillera de la Costa de la región del Biobío, Chile. *Bosque* 31(3): 219-230. DOI: 10.4067/S0717-92002010000300006
- Lasanta-Martínez T, S Vicente-Serrano, JM Cuadrat-Prats. 2005. Mountain Mediterranean landscape evolution caused by the abandonment of traditional primary activities: A study of the Spanish Central Pyrenees. *Applied Geography* 25: 47-65. DOI: 10.1016/j.apgeog.2004.11.001
- López-Moreno JI, M Beniston, JM García-Ruiz. 2008. Environmental change and water management in the Pyrenees: Facts and future perspectives for Mediterranean mountains. *Global and Planetary Change* 61(3-4): 300-312. DOI: 10.1016/j.gloplacha.2007.10.004
- Linhoss AC, CM Siegert. 2016. A comparison of five forest interception models using global sensitivity and uncertainty analysis. *Journal of Hydrology* 538: 109-116. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2016.04.011
- Liu C, G Sun, SG McNulty, A Noormets, Y Fang. 2017. Environmental controls on seasonal ecosystem evapotranspiration/potential evapotranspiration ratio as determined by the global eddy flux measurements. *Hydrology and Earth System Sciences* 21: 311-322. DOI: 10.5194/hess-21-311-2017
- Molina A, V Vanacker, E Brisson, D Mora, V Balthazar. 2015. Multidecadal change in streamflow associated with anthropogenic disturbances in the tropical Andes. *Hydrology and Earth System Sciences* 19: 4201-4213. DOI: 10.5194/hess-19-4201-2015
- Morán-Tejeda E, A Ceballos-Barbancho, JM Llorente-Pinto. 2010. Hydrological response of Mediterranean headwaters to climate oscillations and land-cover changes: The mountains of Duero River basin (Central Spain). *Global and Planetary Change* 72: 39-49. DOI: 10.1016/j.gloplacha.2010.03.003
- Morán-Tejeda E, J Lorenzo-Lacruz, JI López-Moreno, K Rahman, M Beniston. 2014. Streamflow timing of mountain rivers in Spain: Recent changes and future projections. *Journal of Hydrology* 517: 1114-1127.
- Nainggolan D, J de Vente, C Boix-Fayos, M Termansen, K Hubacek, MS Reed. 2012. Afforestation, agricultural abandonment and intensification: Competing trajectories in semi-arid Mediterranean agro-ecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 159(0): 90-104.
- Ninyerola M, JM Roure, X Pons. 2005. Atlas climático digital de la Península Ibérica: metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica. Barcelona, España. Universitat Autònoma de Barcelona. 44 p. ISBN:932860-8-7
- Nosetto MD, EG Jobbágy, JM Paruelo. 2005. Land-use change and water losses: The case of grassland afforestation across a soil textural gradient in central Argentina. *Global Change Biology* 11: 1101-1117. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2005.00975.x
- Quiñonero-Rubio JM, E Nadeu, C Boix-Fayos, J de Vente. 2016. Evaluation of the Effectiveness of Forest Restoration and Check-Dams to Reduce Catchment Sediment Yield. *Land Degradation and Development* 27: 1018-1031. DOI: 10.1002/ldr.2331
- Ren L, F Yuan, B Yong, S Jiang, X Yang, L Gong, M Ma, Y Liu, H Shen. 2014. Where does blue water go in the semi-arid area of northern China under changing environments?. *IAHS-AISH Proceedings and Reports* 364: 88-93. DOI: 10.5194/piahs-364-88-2014
- Shalaby A, R Tateishi. 2007. Remote sensing and GIS for mapping and monitoring land cover and land-use changes in the Northwestern coastal zone of Egypt. *Applied Geography* 27: 28-41. DOI: 10.1016/j.apgeog.2006.09.004
- Vicente-Serrano SM, E Rodríguez-Camino, F Domínguez-Castro, A El Kenawy, C Azorín-Molina. 2017. An updated review on recent trends in observational surface atmospheric variables and their extremes over Spain. *Cuadernos de Investigación Geográfica* 43 (1): 209-232. <http://doi.org/10.18172/cig.3134>
- Zeng Z, Z Zhu, X Lian, LZ Li, A Chen, X He, S Piao. 2016. Responses of land evapotranspiration to Earth's greening in CMIP5 Earth System Models. *Environmental Research Letters* 11: 1-10. DOI: 10.1088/1748-9326/11/10/104006
- Zhang Y, JL Peña-Arancibia, TR McVicar, FHS Chiew, J Vaze, C Liu, X Lu, H Zheng, Y Wang, YY Liu, DG Miralles, M Pan. 2016. Multi-decadal trends in global terrestrial evapotranspiration and its components. *Scientific Reports* 6: 19124. DOI: 10.1038/srep19124

Fate of *Acacia mangium* in eucalypt mixed-species plantations during drought conditions in the Congolese coastal plains

Destino de *Acacia mangium* en plantaciones mixtas con especies de eucaliptos durante condiciones de sequía en las llanuras costeras congoleñas

Lydie-Stella Koutika ^{**}, Louis Mareschal ^b, Sonia Rudowsky ^{*†}

*Corresponding author: ^a Centre de Recherche sur la Durabilité et la Productivité des Plantations Industrielles (CRDPI), BP 1291, Pointe-Noire, République du Congo, phone: 242-068-133-452, ls_koutika@yahoo.com, ORCID ID: 0000-0001-8223-3032 / LiveDNA 682.13136

^bCIRAD, UMR 111, Ecologie Fonctionnelle and Biogéochimie des Sols and Agro-écosystèmes, Montpellier, France.

SUMMARY

A mixed-species plantation of *Acacia mangium* (acacia) and *Eucalyptus urophylla x grandis* (eucalypt) hybrid was established on the Arenosols of the coastal Congolese plains to improve soil fertility and sustain forest plantation productivity. At one year into the second rotation, some of the acacia started to exhibit yellowing and drying of leaves, resulting in the death of the whole tree. One-third of the pure acacias (100A) and the mixed, 50 % acacia and 50 % eucalypt (50A50E) hybrid, exhibited these characteristics five months later. To limit the damage, the acacias were pruned up to 1.30 meters. The acacias were threatened by a dry season that extended two months longer than during the previous year, probably triggered by sandy textured soils and poor soil fertility (nitrogen < 0.07 % in the 0.05 meters). Soil moisture to a depth of 0.15 meters was higher under eucalypt compared to acacia. It appears that the acacia root structure may have been less tolerant to drought conditions compared with the eucalypts, leading to damage of acacias, which was exacerbated by the acacia's young age, poor soil fertility and sandy soil texture. One year after pruning, acacias in both 100A and 50A50E presented a healthier tree structure. Furthermore, no negative impact on aboveground biomass *-i.e.*, wood, bark, leaves and branch- has been recorded at 12 and 24 months.

Key words: young plantation, dry season, arenosols, pruning.

RESUMEN

Plantaciones mixtas de *Acacia mangium* (acacia) y el híbrido de *Eucalyptus urophylla x grandis* (eucalipto) se establecieron en Arenosoles de las llanuras costeras congoleñas para mejorar la fertilidad del suelo y mantener la productividad de las plantaciones forestales. Un año después de la segunda rotación, parte de la acacia mostró un color amarillento y el secado de hojas, lo que provocó la muerte de todo el árbol. Un tercio de las acacias puras (100A) y el híbrido mixto, 50 % de acacia y 50 % de eucalipto (50A50E) exhibieron estas características cinco meses después. Para limitar el daño, las acacias fueron podadas hasta 1,3 m. Las acacias se vieron amenazadas por una estación seca que se extendió dos meses más que el año anterior, probablemente desencadenada por los suelos de textura arenosa, y la fertilidad del suelo (nitrógeno < 0,07 % en 0-5 cm). La humedad del suelo a una profundidad de 15 cm fue mayor bajo eucalipto en comparación con acacia. La estructura de la raíz de acacia pudo haber sido menos tolerante a las condiciones de sequía en comparación con los eucaliptos, lo que ha provocado daños en las acacias, que se han visto agravados por la juventud de la acacia, la fertilidad del suelo y la textura del suelo arenoso. Un año después de la poda, la acacia en 100A y 50A50E presentó estructura de árbol más saludable. Además, no se registró ningún impacto negativo en la biomasa aérea, es decir, madera, corteza, hojas y ramas a los 12 y 24 meses.

Palabras clave: plantación joven, estación seca, arenosoles, poda.

INTRODUCTION

Acacia mangium Willd. is a fast-growing tree mainly used in forestry for the production of paper and solid wood products and for ecological restoration (Eyles *et al.* 2008, Coetzee *et al.* 2011). Its taxonomic name is *A. mangium*, while its common name is black wattle (English) and

brown salwood (Australian standard trade name). *Acacia mangium* is widely planted and has been cultivated out of its native environment of Australia. It has been introduced into humid tropical lowland plantations of Asia, and can also be found in Latin America (Brazil, Colombia, Costa Rica etc.) and in Central Africa (Republic of Congo, Cameroon, DR Congo etc.).

The natural distribution of *A. mangium* overlaps the warm and hot tropical climatic zones. In these areas, temperatures are high throughout the year, with the mean maximum hottest month between 31 and 34 °C and the mean minimum coolest month between 15 and 22 °C. The mean annual rainfall is from 1,500 to 3,000 mm, with summer (January to March) being the wettest period. It prefers well-drained, acidic soils (pH of less than 4.0) of moderate to low fertility and has a vigorous growth rate (Cole *et al.* 1996). *Acacia mangium* is able to grow reasonably well in nitrogen poor soil and in areas where competition with other plant species is severe. In part, because of its nitrogen-fixing ability. For example, *A. mangium* could survive in the *Imperata* grasslands (Yamashita *et al.* 2008) or in mixed-species plantations combined with fast growing trees such as eucalypts (Inagaki *et al.* 2011, Bouillet *et al.* 2013). Its extensive worldwide introduction in forest plantations established on infertile soils is due not only to the improvement in nitrogen (N) dynamics, but also to soil carbon accretion especially when combined with fast growing species (Binkley *et al.* 2000, Bouillet *et al.* 2013, Epron *et al.* 2013, Koutika *et al.* 2014). No regarding the beneficial effects cited above, *A. mangium* may have a negative impact on ecosystems and biodiversity outside its native environment (Aguiar *et al.* 2014). In the current study, we have tried to find out why, besides its successful introduction in Arenosols of the Congolese coastal plains, the acacia trees died in the beginning of the second rotation of mixed-species plantation of acacia and eucalypt. The following hypothesis is formulated: *A. mangium* tree in the juvenile age of the second rotation will be less tolerant to drought conditions than are *E. urophylla x grandis* trees.

METHODS

Studied site characteristics, trial history and soil analyses. The study site was a mixed plantation of acacia and eu-

calypt located approximately 35 km East of Pointe-Noire city on a plateau close to the Tchissoko village in the Republic of Congo (4°S, 12°E, 100 m Alt.). The soil is a deep Ferralic Arenosol, overlaying geological bedrock of thick detritic layers (continental origin from Plio-Pleistocene). Soil fertility is low, with a low CEC (< 0.5 cmol+ kg⁻¹), high sand content (> 90 % of mineral soil), very low clay and silt content (2 to 6 % according to depth, respectively) and low iron oxides content (< 1.5 % of the bulk soil, Mareschal *et al.* 2011). The climate is subequatorial with a cool dry season extending typically from May to September, with the mean annual rainfall of 1,250 mm and more than 85 % of atmospheric moisture. The studied area was afforested in 1984 with eucalypt hybrids. Before the trial establishment, vegetation was native tropical savanna dominated by the poaceae *Loudetia arundinacea* (Hochst.) Steud.

A complete randomized block design was established in May 2004 with five blocks (first rotation). The first rotation of mixed-species plantation was planted with *E. urophylla x grandis* hybrid and *A. mangium* with starter fertilization (ammonium nitrate, 43 kg ha⁻¹ of nitrogen). A pure acacia plot (100A), a mixed-species plot with 50 % acacia and 50 % eucalypt trees (50A50E) and a pure eucalypt plot (100E) were established within each block at a stocking density of 800 trees per hectare. Each plot (1,250 m²) consisted of an inner part of 36 trees (6×6) and two buffer rows (Epron *et al.* 2013). The second rotation was replanted under the same scheme as used in the previous rotation in March 2012 with *E. urophylla x grandis* hybrid and *A. mangium* with starter fertilization (KCl, 150 kg ha⁻¹) (figure 1). Monitoring equipment such as Campbell CR 1000 was installed to collect data on rainfall and soil moisture. Soil water content was monitored with CS616 Campbell probe buried at various distances from the trees.

Soil sampling (0-15 cm) was completed in December 2011 (end of the first rotation at age 7 years) and in March

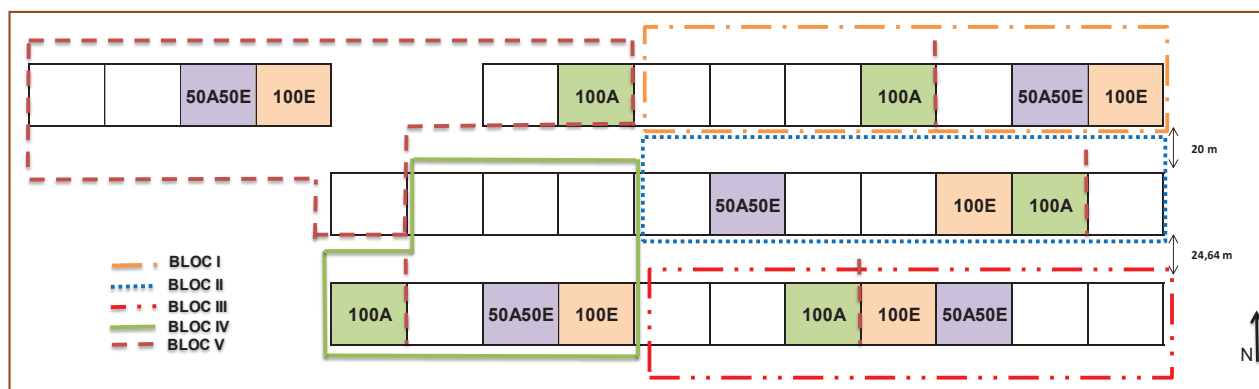


Figure 1. Tchissoko trial, total area: 4.375 ha. 100A: pure acacias; 50A50E: mixed, 50 % acacia and 50 % eucalypt hybrid.

Prueba de Tchissoko, área total: 4.375 ha. 100A: acacias puras; 50A50E: mezclado, 50 % de acacia y 50 % de híbrido de eucalipto.

2014 (at age two years of the second rotation) in three out of the five blocks in the inner part of the stands. A composite soil sample consisting of nine sub samples was collected for each of the three stands of the three blocks. The soil samples were air-dried and sieved at 2 mm. Total carbon and nitrogen concentrations were determined by combustion with an elemental analyzer (NCS 2500, Thermoquest, Italy). The soil samples were fused with LiBO₂ and dissolved in 1 N HNO₃. Mean total phosphorus (P), aluminium (Al), iron (Fe) and manganese (Mn) were analyzed using plasma atomic emission spectroscopy (ICP-AES, soil analyses laboratory, INRA, Arras, France).

RESULTS

Soil carbon and nitrogen concentrations at the end of this first rotation are summarized in table 1. The studied soil has low nitrogen concentrations (< 0.07 %) with a high C/N ratio mainly in the upper layer soil. Phosphorous and calcium concentrations are also low (table 2). The dry season during 2013 was five months longer than that of 2012 (figure 2), while the soil water content down to a depth of 0.15 meters was higher in the pure eucalypt 100E stands than in the pure 100A acacia stands (figure 3). The damage of acacia trees was observed in the acacia stands early in March 2013, one year after the planting of the second rotation. At the beginning, leaves became ye-

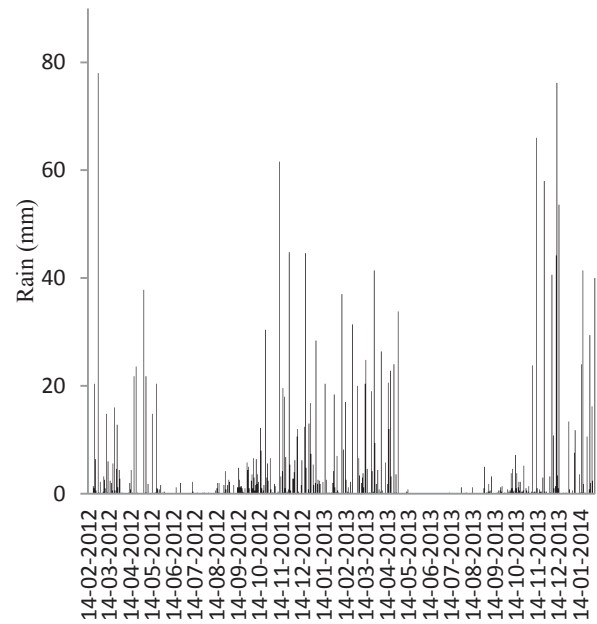


Figure 2. Precipitation at the studied site during two years and soil water contents down to 0.015 depth under 100A, 100E and 50A50E (Tchissoko, Republic of Congo).

Precipitación en el sitio estudiado durante dos años y contenido de agua del suelo hasta 0,015 m de profundidad bajo 100A, 100E y 50A50E (Tchissoko, República del Congo).

Table 1. Nitrogen (N), carbon (C) concentrations and C/N ratio to a depth of 0.15 m under the pure acacia (100A), 50 % acacia and 50% eucalypt (50A50E) and pure eucalypt (100E) stands of the mixed species plantation of acacia and eucalypt at the end of the first rotation (mean with standard error adapted from Koutika *et al.* 2014).

Concentraciones de nitrógeno (N), carbono (C) y relación C/N hasta una profundidad de 0,15 m bajo los rodales de acacia pura (100A), 50 % acacia y 50% eucalipto (50A50E) y eucalipto puro (100E) en las plantaciones de especies mixtas de acacia y eucalipto al final de la primera rotación (media con error estándar adaptado de Koutika *et al.* 2014).

Depth and soil properties (soil collected on December 2011)	N (%)	C (%)	C/N
100A – <i>A. mangium</i>			
0-0.05 m	0.058 (0.00)	0.99 (0.07)	16.9 (0.54)
0.05-0.10 m	0.041 (0.00)	0.59 (0.03)	14.2 (0.45)
0.10-0.15 m	0.038 (0.00)	0.40 (0.01)	10.6 (0.26)
50A50E-50 % acacia and 50 % eucalypt			
0-0.05 m	0.064 (0.00)	1.18 (0.08)	17.8 (0.48)
0.05-0.10 m	0.042 (0.00)	0.56 (0.02)	13.3 (0.35)
0.10-0.15 m	0.035 (0.00)	0.42 (0.01)	12.0 (0.23)
100E- eucalypt			
0-0.05 m	0.050 (0.00)	0.87 (0.09)	17.1 (0.51)
0.05-0.10 m	0.038 (0.00)	0.49 (0.03)	13.0 (0.56)
0.10-0.15 m	0.036 (0.00)	0.43 (0.02)	12.0 (0.26)

Table 2. Phosphorus (P), aluminium (Al), iron (Fe), calcium (Ca) and manganese (Mn) in 0-0.05 m layer of stands 100A, 50A50E and 100E.

Fósforo (P), aluminio (Al), hierro (Fe), calcio (Ca) y manganeso (Mn) en una capa de 0-0,05 m de los rodales 100A, 50A50E y 100E.

Treatments and stands	P g/100g	Al g/100g	Fe g/100g	Ca g/100g	Mn g/100g
Year 1 – End of rotation 1					
100A	0.07	1.08	1.06	-	51
50A50E	0.04	1.04	0.99	-	47.
100E	0.07	0.99	1.03	-	45
Year 2 – End of rotation 2					
100A	0.01	0.99	0.97	0.09	49
50A50E	0.06	1.02	0.94	0.06	45
100E	0.03	0.97	0.98	0.13	45

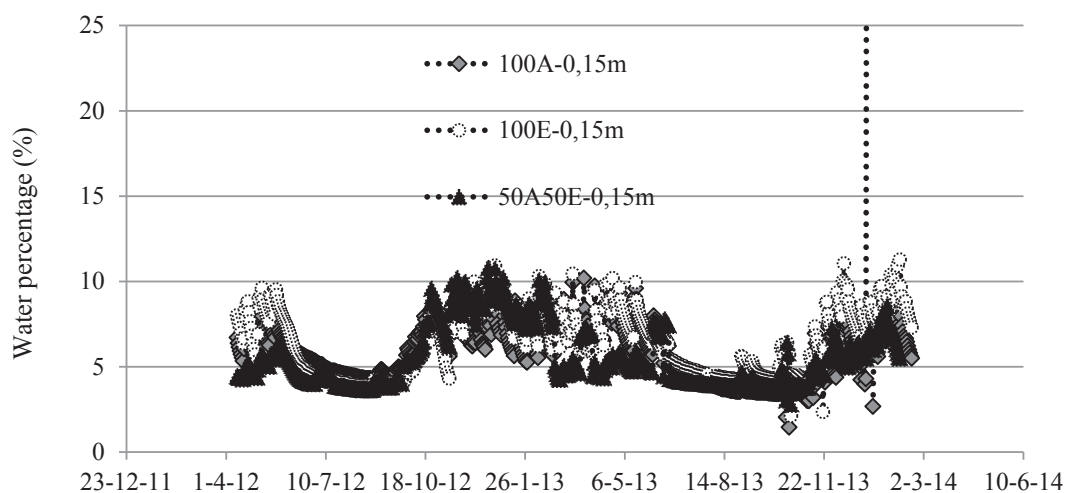


Figure 3. Soil water contents down to 0.015 cm depth under 100A, 100E and 50A50E.

Contenido de agua del suelo hasta una profundidad de 0,015 m bajo 100A, 100E y 50A50E.

low followed by dark and brown stains on branches and stems. Around fifteen days later, the stem became black, followed by the drying up and death of the whole tree. The number of acacias impacted by the damage drastically increased during the subsequent five months, through August 2013.

Afterwards, branches were pruned up to 1.30 m, leaving the trees at a ground height around 4 m. Upper damaged branches were even pruned over 1.30 meters. After pruning, no sign of damage was further noticed and thereafter. The number and percentage of dead acacia trees in the pure acacia (100A) and 50 % acacia and 50 % eucalypt (50A50E) are reported in table 3. The biomass of wood, bark, leaves and branches of all stands at 12 and 24 months of plantation are presented in table 4.

Table 3. Number and percentage of dead acacia trees in the pure acacia (100A), 50 % acacia and 50 % eucalypt (50A50E) of the mixed-species stands in the Congolese coastal plains. Values in brackets are percentages. Total tree number in the stand =140.

Número y porcentaje de acacias muertas en los rodales de acacia pura (100A) y 50 % acacia y 50 % eucalipto (50A50E) en las llanuras costeras congoleñas. Los valores entre paréntesis son porcentajes. Número total de árboles en el rodsl = 140.

Blocks and stands	100A	50A50E
Block I	16 (11.4 %)	4 (2.9 %)
Block II	32 (22.9 %)	1 (0.7 %)
Block III	0 (0 %)	0 (0 %)
Block IV	1 (0.7 %)	3 (2.0 %)
Block V	0 (0 %)	1 (0.7 %)

Table 4. Biomass of wood, bark, leaves and branches at 12 and 24 months in the pure acacia (100A), eucalypt (100E) and mixed-species (50A50E) stands. There are means (\pm standard error) in five blocks. For each year and tree part, different letters indicate significant differences between stands (HSD-test of Turkey) and ANOVA at 5 % (*), 1 % (**) or 0.1 (***), (ns); adapted from Tchichelle (2016).

Biomasa de madera, corteza, hojas y rama a los 12 y 24 meses en rodales de acacia pura (100A), eucalipto (100E) y especies mixtas (50A50E). Medias (\pm error estándar) en cinco bloques. Para cada año y parte del árbol, diferentes letras indican diferencias significativas entre los rodales (prueba HSD de Turkey) y ANDEVA al 5 % (*), 1% (**) o 0,1 (***), (ns); adaptado de Tchichelle (2016).

Months	Component	Aboveground biomass (kg m ⁻²)			Significance
		100A	50A50E	100E	
12	Wood	0.15 \pm 0.01a	0.12 \pm 0.02ab	0.08 \pm 0.01b	**
	Bark	0.06 \pm 0.00a	0.04 \pm 0.01b	0.02 \pm 0.00c	***
	Leaves	0.30 \pm 0.01a	0.18 \pm 0.02b	0.08 \pm 0.00c	***
	Branch	0.20 \pm 0.01a	0.14 \pm 0.02b	0.08 \pm 0.01c	***
	All	0.70 \pm 0.04a	0.48 \pm 0.05b	0.25 \pm 0.02c	***
24	Wood	0.82 \pm 0.08	0.99 \pm 0.06	0.87 \pm 0.09	ns
	Bark	0.23 \pm 0.02	0.23 \pm 0.01	0.18 \pm 0.02	ns
	Leaves	0.67 \pm 0.06a	0.54 \pm 0.03a	0.19 \pm 0.01b	***
	Branch	0.91 \pm 0.08a	0.77 \pm 0.05a	0.36 \pm 0.07b	***
	All	2.63 \pm 0.25a	2.54 \pm 0.15a	1.60 \pm 0.19b	**

DISCUSSION

Even though pruning acacia trees may sometimes contribute to fungi wound infection, careful pruning reduces this risk in young *A. mangium* plantations (Tarigan *et al.* 2011). Therefore, to stop the damage of acacia trees in the mixed species plantation with eucalypts located in the Congolese coastal plains and based on the findings of Beadle *et al.* (2007), it was decided to make the pruning of acacia trees in both 100A and mixed-species 50A50E stands, where the damaged trees have been first observed. After pruning, the damaged acacias performed better and no further damage was identified in any additional trees during the following weeks. This result confirmed the hypothesis i.e., acacia tree is less tolerant to drought conditions than are *E. urophilla x grandis* trees at the juvenile age of the second rotation of the mixed species plantation. It appears that the rain season, which began in October 2013, may have stabilized the outbreak of the acacia tree damage. It also appears that the damage of acacia tree was not due to any fungal pathogens as observed in other parts of the world (Maguias *et al.* 2011), as no additional outbreak has been observed after pruning.

It may be assumed that acacia tree damage, observed in the pure 100A and mixed-species 50A50E stands of the plantation, may have been due to the extended dry season occurring from May to September 2013 compared with the previous shorter 2012 season (July-September), which lasted only from June to September. The impact of drought on the young plantation can also be observed through the

measured precipitation and soil water content to a depth of 0.15 meters (with the lower soil water content in the pure 100A and the higher in the pure eucalypt 100E). It is important to notice that the higher percentage of damaged acacia trees observed in the 100A stands at the juvenile age of mixed-species plantation located in the Congolese coastal plains (table 3) did not negatively impact the aboveground biomass. As a nitrogen fixing species, *A. mangium* did positively affect aboveground biomass as revealed by its higher estimated wood and bark biomass in 100A (0.15 kg m⁻² and 0.06 kg m⁻², respectively) relative to 100E (0.08 kg m⁻² and 0.02 kg m⁻², respectively) (table 4, Tchichelle 2016).

The drought may have triggered the damage of the acacia trees in the young plantation in the beginning of the second rotation, enhanced by the poor-nutrient status and coarse texture of soil. These observations are supported by Laclau *et al.* (2013) who found at the Itatinga Experimental Station, state of Sao Paulo in Brazil, that the pure *A. mangium* stand 100A developed a higher number of fine roots in the first two meters than those developed by the mixed species stand 50A50E. The shallow superficial root system may also explain why the *A. mangium* is prone to drought, which further involves tree damage in the juvenile age of acacia and eucalypt plantation at the second rotation. Fortunately, the damage of acacia trees occurred in the juvenile age of the plantation did not have a negative impact on the biomass of the wood, bark, leaves and branches (table 4).

CONCLUSIONS

Tree acacia damage due to an extended dry season, and enhanced by a shallow root system in a sandy soil, may be alleviated through gentle pruning. The observed acacia damage was more pronounced in the pure acacia (100A) and less in the mixed eucalypt stands (50A50E), and may suggest that *A. mangium* is less tolerant to drought conditions than are eucalypt trees in the juvenile age of the rotation. This damage of acacia trees occurred at the juvenile age of the mixed-species plantations of acacia and eucalypt, and did not have, however, a negative effect on aboveground biomass at 12 and 24 months. This observation is critical for the establishment of acacia plantations in the coastal plains of Congo and surrounding regions, where annual precipitation can be 750 mm lower than it is in their native ecosystem and the dry season may be longer. However, more elaborated studies must be conducted to confirm this observation.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank Dr. Heidi Peterson (Minnesota State University, US) for editing and staff of CRDPI for the pruning and fieldwork. This paper is dedicated to Sonia Rudowsky (†), who passed away at the end of December 2015, after a traffic accident in Pointe-Noire, Republic of the Congo.

REFERENCES

- Aguiar Jr M, RI Barbosa, JBF Barbosa, Jr M Mourao. 2014. Invasion of *Acacia mangium* in Amazonian savannas following planting of forestry. *Plant Ecology and Diversity* (1-2):359-369.
- Beadle C, K Barry, E Hardiyanto, R Junarto Irianto, C Mohammed, A Rimbawanto. 2007. Effect of pruning *Acacia mangium* on growth, form and heart rot. *Forest Ecology and Management* 238:261-267.
- Binkley DC, C Giardina, MA Bashkin. 2000. Soil phosphorus pools and supply under the influence of *Eucalyptus saligna* and nitrogen-fixing *Albizia facaltaria*. *Forest Ecology and Management* 128(3): 241-247.
- Bouillet JP, JP Laclau, JLMGonçalves, M Voigtlaender, J Gava, FP Leite, R Hakamada, L Mareschal, A Mabilia, F Tardy, J Levillain, P Deleporte, D Epron, Y Nouvellon. 2013. Eucalyptus and Acacia tree growth over entire rotation in single- and mixed-species plantations across five sites in Brazil and Congo. *Forest Ecology and Management* 301:89-101.
- Coetzee MPA, Wingfield BD, Golani GD, Tjahjono B, Gafur A, Wingfield MJ. 2011. A single dominant *Ganoderma* species is responsible for root rot of *Acacia mangium* and Eucalyptus in Sumatra. *Southern Forests* 73(3-4):175-180.
- Cole TG, RS Yost, R Kablan, T Olsen. 1996. Growth potential of twelve Acacia species on acid soils in Hawaii. *Forest Ecology and Management* 80:175-186.
- Epron D, Y Nouvellon, L Mareschal, RM Moreira, LS Koutika, B Geneste, JS Delgado-Rojas, JP Laclau, G Sola, JLM Gonçalves, JP Bouillet. 2013. Partitioning of net primary production in Eucalyptus and Acacia stands and in mixed-species plantations: two case-studies in contrasting tropical environments. *Forest Ecology and Management* 301:102-111.
- Eyles A, C Beadle, K Barry, A Francis, M Glen, C Mohammed. 2008. Management of fungal root-rot pathogens in tropical *Acacia mangium* plantations. *Forest Pathology* 38:332-355.
- Inagaki M, K Kamo, K Miyamoto, J Titin, L Jamalung, J Lapongan, S Miura. 2011. Nitrogen and phosphorus retranslocation and N:P ratios of litterfall in three tropical plantations: luxurious N and efficient P use by *Acacia mangium*. *Plant and Soil* 341(1-2): 295-307.
- Koutika LS, D Epron, JP Bouillet, L Mareschal. 2014. Changes in N and C concentrations, soil acidity and P availability in tropical mixed acacia and eucalypt plantations on a nutrient-poor sandy soil. *Plant and Soil* 379:205-216.
- Laclau JP, Y Nouvellon, C Reine, J L de Moraes Gonçalves, A V Krushe, C Jourdan, G le Maire, JP Bouillet. 2013. Mixing Eucalyptus and Acacia trees leads to fine root over-yielding and vertical segregation between species. *Oecologia* 172:903-913.
- Máguas C, KG Rascher, A Martins-Loução, P Carvalho, P Pinho, M Ramos, O Correia, C Werner. 2011. Responses of woody species to spatial and temporal ground water changes in coastal sand dune systems. *Biogeosciences* 8:3823-3832. DOI:10.5194/bg-8-3823-2011.
- Mareschal L, JDD Nzila, MP Turpault, AT M'Bou, JC Mazoumbou, JP Bouillet, J Ranger, JP Laclau. 2011. Mineralogical and physico-chemical properties of Ferralic Arenosols derived from unconsolidated Plio-Pleistocene deposits in the coastal plains of Congo. *Geoderma* 162:159-170
- Tarigan M, MJ Wingfield, M van Wyk, B Tjahjono, J Roux. 2011. Pruning quality affects infection of *Acacia mangium* and *A. crassiparpa* by *Ceratocystis acaciivora* and *Lasiodiplodia theobromae*. *Southern Forests* 73(3-4):187-191.
- Tchichelle SV. 2016. Production de biomasse et quantification des flux d'azote dans une plantation mixte d'*Eucalyptus urophylla x grandis* et d'*Acacia mangium* au Congo. Thèse Université de Lorraine, France. 92 p.
- Yamashita N, S Ohta, A Hardjono. 2008. Soil changes induced by *Acacia mangium* plantation establishment: Comparison with secondary forest and *Imperata cylindrica* grassland soils in South Sumatra, Indonesia. *Forest Ecology and Management* 254:362-370.

Recibido: 27.11.17
Aceptado: 24.01.18

Inducción de latencia en semillas desecadas de *Scorzonera reverchonii* (Compositae) conservadas a baja temperatura

Dormancy induction in dried seeds of *Scorzonera reverchonii* (Compositae) stored at low temperature

Miguel Ángel Copete ^{**, Raquel Herranz ^a, Pablo Ferrandis ^a, José M^a Herranz ^a}

*Autor de correspondencia: ^a Universidad de Castilla-La Mancha, Instituto Botánico, Avda. de la Mancha s/n, 02006, Albacete, España, tel.: +34 967 599200, miguel.copete@uclm.es

SUMMARY

We analyzed the processes of both dormancy break and induction in *Scorzonera reverchonii* (Compositae) seeds when desiccated to 5 % of humidity and stored at low temperature (5 °C). At dispersal time, seeds were dormant and only 1 % germinated when incubated at 20/7 °C in light/darkness during 30 days. Seeds permanently stored at 5 °C kept dormant. However, this became viable after two years, since 88-93 % seeds germinated if afterwards they were treated with gibberellic acid. When seeds were stored at room-laboratory conditions (*i.e.*, temperature = 22 °C, relative humidity = 50-60 %), they gradually surpassed dormancy, and after one year germination reached 85 %. Thus, *S. reverchonii* seeds have non-deep physiological dormancy. When seeds stored one year in the room-laboratory (non-dormant seeds) were transferred to 5 °C in dryness, a gradual induction of secondary dormancy was triggered, reducing germination in 21-29 % after one year in comparison with seeds permanently stored in room-laboratory conditions. After one year at 5 °C, seeds transferred again to room-laboratory germinated progressively, showing germination percentages as high as those in seeds permanently stored in room-laboratory conditions 10 months later.

Key words: orthodox seeds, dormancy induction, low temperatures.

RESUMEN

Se analizó el proceso de rotura e inducción de latencia en semillas de *Scorzonera reverchonii* (Compositae) desecadas (5 % de humedad) y conservadas a baja temperatura (5 °C). Las semillas eran latentes en el momento de la dispersión y solo germinaron el 1 % al incubarlas a 20/7 °C luz/oscuridad durante 30 días. Las semillas conservadas de forma permanente a 5 °C se mantuvieron latentes, pero eran viables transcurridos dos años, ya que germinaron entre 88-93 % al tratarlas con ácido giberélico (GA₃). Cuando las semillas se conservaron en condiciones de laboratorio (22 °C y 50-60 % humedad relativa) salieron progresivamente de la latencia y, transcurrido un año, llegaron a germinar el 85 %, por lo que su latencia era fisiológica no profunda. Tras un año de conservación en laboratorio (semillas no latentes), las semillas desecadas transferidas a 5 °C iniciaron un proceso paulatino de inducción de latencia secundaria que, un año después, arrojó porcentajes de germinación entre 21-29 % inferiores respecto a los de semillas conservadas permanentemente en condiciones de laboratorio. Tras un año de conservación a 5 °C, las semillas transferidas a condiciones de laboratorio germinaron progresivamente y, diez meses después, alcanzaron porcentajes de germinación tan altos como los de las semillas conservadas de forma permanente en condiciones de laboratorio.

Palabras clave: semillas ortodoxas, inducción de latencia, bajas temperaturas.

INTRODUCCIÓN

La preservación en bancos de semillas constituye la forma más importante de conservación “*ex situ*” para las especies que poseen semillas de tipo ortodoxo (Pérez-García *et al.* 2007). La mayoría de especies de regiones templadas, como la mediterránea, tienen este tipo de semillas (Gómez-Campo 1985, 2006). En la actualidad, las colecciones de los bancos de semillas de especies silvestres complementan a las actividades de conservación “*in situ*”, aportando material genético para llevar a cabo actuaciones

de reintroducción o reforzamiento de poblaciones de aquellas especies que lo requieran (Schoen y Brown 2001). El valor e importancia de la conservación “*ex situ*”, como un componente integral de la conservación de la biodiversidad, ha sido reconocido en tratados internacionales, como la Estrategia Mundial para la Conservación de Plantas aprobada en desarrollo del Convenio de Diversidad Biológica, lo que ha propiciado el establecimiento de numerosos bancos de semillas (Cochrane *et al.* 2007).

Previamente a la conservación de las semillas en un banco es preciso efectuar una prueba de germinación, tan-

to para evaluar en el tiempo la eficacia del proceso de conservación, como para conocer si el material almacenado tiene problemas de latencia (Gómez-Campo 1985). Así, en 250 especies de diferentes familias conservadas durante 1-26 años en el banco del Jardín Botánico Nacional de Bélgica, Godefroid *et al.* (2010) encontraron un elevado grado de latencia (germinación $\leq 20\%$). Por ello, estos autores afirmaron que como los requerimientos germinativos de muchas especies raras son poco conocidos, la calidad de una colección de semillas debe ser estimada por su viabilidad y no por el porcentaje de germinación.

Con frecuencia, durante el periodo de conservación las semillas ortodoxas no solo mantienen su viabilidad, sino que pueden superar también la latencia inicial germinando incluso mejor que antes del proceso de conservación. Así, de 37 especies de crucíferas conservadas en condiciones apropiadas para semillas ortodoxas (1,5-3 % humedad y $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$, en tubos de vidrio cerrados a la llama con gel de sílice en el interior) durante 40 años en el banco de germoplasma de la Universidad Politécnica de Madrid, en 35 se mantuvieron o aumentaron los porcentajes de germinación previos al proceso de almacenaje (Pérez-García *et al.* 2007). Sin embargo, se constató que en las semillas de dos especies (*Alyssoides utriculata* (L.) Medik. y *Matthiola sinuata* (L.) R. Br.) se indujo latencia secundaria durante el periodo de conservación. En otro estudio de este mismo grupo de investigación con 15 especies de crucíferas conservadas en las condiciones descritas anteriormente se obtuvieron resultados similares, pero en una especie *Diploaxis harra* (Forssk.) Boiss. existió también inducción de latencia durante el almacenaje (Pérez-García *et al.* 2009).

Aunque la posible inducción de latencia secundaria durante el proceso de conservación de semillas ortodoxas es un fenómeno que no reduce la importancia de los bancos de semillas en las estrategias de conservación “*ex situ*”, debe de ser tenido en cuenta cuando se evalúa la facultad germinativa tras un periodo de conservación.

En este trabajo se evalúa la inducción de latencia en semillas de *Scorzonera reverchonii* Debeaux ex Hervier (Compositae), especie endémica del sur de la Península Ibérica (cordilleras béticas), con distribución geográfica muy restringida, por lo que ha sido incluida en la Lista Roja de Flora Vascular Española en la categoría Casi Amenazada (Moreno 2008). En ensayos previos se ha comprobado que las semillas de *S. reverchonii* recién dispersadas eran latentes y que las semillas conservadas en cámara frigorífica ($5\text{ }^{\circ}\text{C}$) apenas germinaban o lo hacían peor que las conservadas a temperatura ambiente de laboratorio ($22\text{ }^{\circ}\text{C}$), lo que llevó a plantear este estudio analizando dos poblaciones aisladas entre sí, a fin de verificar que el fenómeno no tiene carácter puntual.

El objetivo general de este trabajo es analizar el proceso paulatino de inducción de latencia en semillas de *S. reverchonii* cuando son desecadas hasta 5 % de humedad y conservadas en cámara frigorífica ($5\text{ }^{\circ}\text{C}$). La hipótesis a verificar es que las semillas que han salido de la

latencia tras un periodo de conservación en condiciones de laboratorio, son inducidas a latencia secundaria al transferirlas a $5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Para ello se analiza la evolución durante dos años de la facultad germinativa de estas semillas sometidas a diferentes condiciones de conservación.

MÉTODOS

Material vegetal, procedencia de las semillas y condiciones de conservación. *Scorzonera reverchonii* es una planta herbácea vivaz, endémica bética protegida con la categoría de Interés Especial en la región de Castilla-La Mancha (DOCM 2001), donde es más escasa que en Andalucía, su núcleo principal de distribución.

Los frutos (aquenios) de esta especie se recolectaron el 2 de julio de 2014 en dos localidades separadas por 40 km y, por tanto, aisladas entre sí:

1. Riópar (Albacete, España), a 1.280 m de altitud, UTM: 30SWH4964, sustrato calizo-dolomítico, en claros de un pinar de *Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco con *Acer granatense* Boiss., *Cytisus scoparius* (L.) Link subsp. *reverchonii* (Degen et Hervier) Riv. Goday et Riv. Martínez y *Echinopartum boissieri* (Spach) Rothm.
2. Siles (Jaén, España), a 1.360 m de altitud, UTM: 30SWH3743, sustrato calizo-dolomítico, en bordes de pinar de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* con *Quercus faginea* Lam. subsp. *faginea*, *Ilex aquifolium* L. y *Berberis vulgaris* L. subsp. *australis* (Boiss.) Heywood.

De cada población se recolectaron unos 6.000 frutos que se extendieron para que se secaran completamente en bandejas en el laboratorio hasta el 10 de julio de 2014. Tras este periodo, su porcentaje de humedad descendió desde el 8 %, en el momento de la recolección, hasta el 5 %. Cada cohorte de frutos (en lo sucesivo serán mencionados como semillas) se dividió en cuatro lotes de unas 1.500 semillas cada uno, los lotes se guardaron en frascos de cristal con cierre hermético y se conservaron en las siguientes condiciones:

- a) Semillas conservadas de forma permanente en condiciones de laboratorio ($22\text{ }^{\circ}\text{C}$).
- b) Semillas conservadas durante un año en condiciones de laboratorio y luego transferidas a $5\text{ }^{\circ}\text{C}$.
- c) Semillas conservadas de forma permanente a $5\text{ }^{\circ}\text{C}$.
- d) Semillas conservadas durante un año a $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ y luego transferidas a condiciones de laboratorio ($22\text{ }^{\circ}\text{C}$).

Ensayos de laboratorio. Los experimentos fueron realizados bajo condiciones de temperatura e iluminación controladas en una cámara de germinación (IBERCEX, modelo F-4, Madrid) con 12 h de fotoperiodo y un régimen fluctuante de temperaturas de $20/7\text{ }^{\circ}\text{C}$, en el que la temperatura

más alta coincidía con la fase de iluminación y la más baja con la de oscuridad. Durante la fase de iluminación, las semillas recibieron una iluminancia de 1.250 lux proporcionada por lámparas fluorescentes blancas y frías. Se eligió este régimen de temperatura (habitual de los ambientes mediterráneos durante el otoño y la primavera), porque ha dado buenos resultados en otras especies con similares características ecológicas (Copete *et al.* 2005), y tras comprobar su idoneidad en ensayos preliminares efectuados durante 2013.

Las semillas de las dos poblaciones estudiadas se colocaron en placas Petri de 9 cm de diámetro sobre dos discos de papel de filtro humedecidos con agua destilada. Las placas se sellaron con parafilm para reducir la pérdida de agua y se utilizaron para cada ensayo cuatro réplicas de 25 semillas cada una.

Para cada una de las condiciones de conservación de las semillas se efectuaron ensayos de germinación con periodicidad bimensual, desde el 14 de julio de 2014 hasta el 1 de julio de 2016, con la excepción de las semillas sometidas a las condiciones de conservación b y d, en las que los ensayos se iniciaron el 1 de septiembre de 2015. El 1 de julio de 2016, con la finalidad de comprobar que las semillas conservadas de forma permanente a 5°C eran latentes y viables, se efectuó un ensayo adicional incubando dichas semillas a las mismas temperaturas en una solución de 1.000 mg L⁻¹ de ácido giberélico (GA₃).

La duración de los ensayos de germinación fue de 30 días (Baskin y Baskin 2014), efectuando el control de la germinación cada dos o tres días, momento en el que se anotaban y retiraban de las placas las semillas germinadas (semillas con radícula ≥ 1 mm).

Al final de cada ensayo se abrieron, con ayuda de pinzas y bisturí, las semillas no germinadas, para comprobar si el embrión tenía un aspecto blanquecino y era turgente (semilla viable) o si era marrón oscuro y blando (semilla inviable). En cada réplica el porcentaje de germinación se calculó sobre el número total de semillas viables.

Tratamiento estadístico. La respuesta germinativa se evaluó mediante el análisis de dos parámetros: 1) el porcentaje final de germinación sobre semillas viables; y 2) la velocidad de germinación medida por el parámetro T₅₀, que se define como el tiempo preciso (expresado en días) para lograr la mitad del porcentaje final de germinación (Thanos y Georghiou 1988). El parámetro T₅₀ solo se calculó para los ensayos con germinación final ≥ 10 %, ya que valores inferiores no se consideran representativos.

La evaluación del efecto de las diferentes condiciones de conservación y la edad de las semillas sobre el porcentaje final y velocidad de germinación se realizó mediante un ANDEVA de dos factores a fin de detectar diferencias significativas. Los casos responsables de efectos principales significativos se detectaron mediante una prueba múltiple de Tukey. Previamente a la realización del análisis, las condiciones de normalidad (prueba de Cochran) y

homocedasticidad (prueba de David) de los datos fueron comprobadas (Zar 2010). Los porcentajes de germinación fueron transformados para su análisis a la raíz cuadrada de su arcoseno, a fin de ajustar su distribución a la normal. En la figura estos porcentajes se representan sin transformar. Esta transformación no fue necesaria para el T₅₀.

Los resultados obtenidos se evaluaron independientemente para cada una de las dos poblaciones estudiadas.

RESULTADOS

Facultad germinativa. Las semillas recién dispersadas (julio 2014) eran latentes y solo germinó el 1 %, tanto en la población de Riópar como en la de Siles. Sin embargo, cuando las semillas se conservaron en condiciones de laboratorio salieron paulatinamente de la latencia y en el ensayo de mayo de 2015 (10 meses de conservación) se alcanzó una germinación final del 69 % en la población de Riópar y un 51 % en la de Siles. En la población de Riópar los valores más altos de germinación (88 %) se alcanzaron en julio de 2015 (12 meses de conservación) y, a partir de este momento, los porcentajes de germinación presentaron pequeñas fluctuaciones mensuales con desviaciones poco significativas. En la población de Siles el incremento de los porcentajes de germinación en el curso del tiempo fue más lento y los porcentajes más altos (84 %) se alcanzaron en julio de 2016, al final del estudio, presentando también pequeñas fluctuaciones la evolución de dicho porcentajes (figura 1).

Las semillas conservadas de forma permanente a 5 °C no salieron de la latencia a lo largo de los dos años de duración del estudio y los porcentajes de germinación alcanzados oscilaron entre 0-2 % para ambas poblaciones (figura 1).

Cuando tras un año de conservación en condiciones de laboratorio (semillas no latentes en la población de Riópar y parcialmente latentes en la de Siles) las semillas fueron transferidas a 5 °C empezaron a disminuir de forma progresiva los porcentajes de germinación en relación con los de las semillas conservadas a temperatura de laboratorio (22 °C), de forma que fueron significativamente inferiores en julio de 2016 (12 meses después) en la población de Riópar y a partir de marzo de 2016 (ocho meses después) en la población de Siles, llegando a ser entre un 21-29 % inferiores al final del estudio (figura 1).

Cuando tras un año de conservación en cámara frigorífica a 5 °C las semillas fueron transferidas a temperatura de laboratorio empezó un proceso paulatino de salida de la latencia, de forma que en el ensayo iniciado en enero de 2016 (seis meses después) se alcanzó el 44 % de germinación en la población de Riópar y el 27 % en la de Siles. A partir de este momento, el incremento de los porcentajes de germinación fue continuo, de forma que en los ensayos iniciados en mayo de 2016 y julio de 2016 se alcanzaron valores por encima del 80 % en ambas poblaciones (figura 1).

En el ensayo con ácido giberélico (GA₃) iniciado en julio de 2016 con semillas conservadas de forma permanente a 5 °C hasta ese momento, se alcanzó una germinación del 93 % en la población de Riópar y un 89 % en la de Siles (datos no representados en la figura).

En los diferentes ensayos de germinación realizados, el porcentaje de semillas inviables osciló entre 0-5 %.

Velocidad de germinación. En las semillas conservadas en condiciones de laboratorio el proceso de salida de la

latencia y aumento progresivo de los porcentajes de germinación fue acompañado también de un aumento de la velocidad de germinación, con disminución de los valores del parámetro T₅₀. Sin embargo, esta disminución no fue significativa en la población de Riópar, y solo fue significativa a partir de los 22 meses de conservación en la población de Siles (cuadro 1).

Cuando las semillas conservadas durante un año en condiciones de laboratorio fueron transferidas a 5 °C, su velocidad de germinación se ralentizó (valores más altos

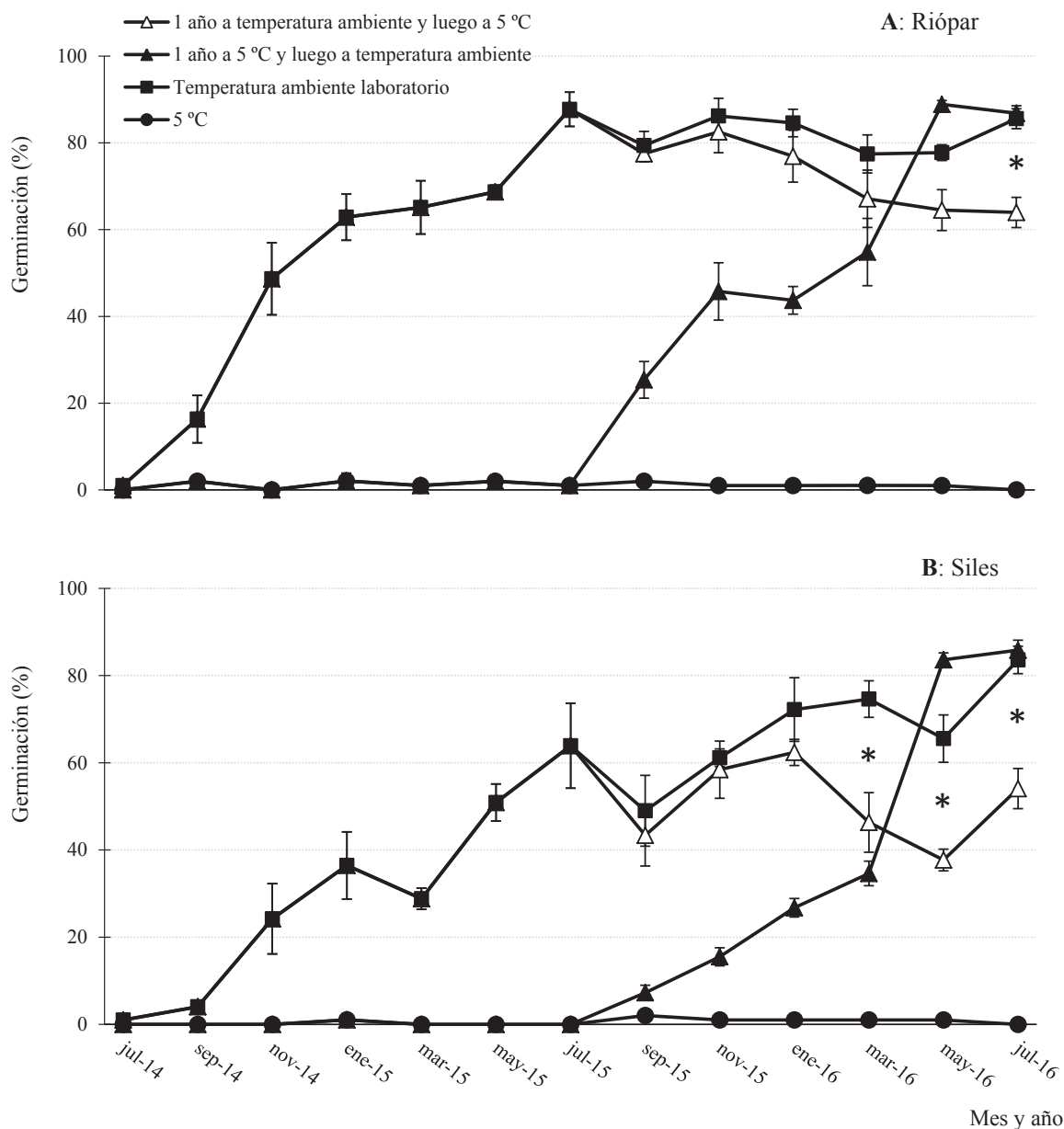


Figura 1. Evolución de los porcentajes de germinación de semillas de *Scorzonera reverchonii*, de las poblaciones de Riόpar (A) y Siles (B), conservadas durante dos años bajo diferentes condiciones. El símbolo * denota las fechas en las que las diferencias de germinación entre las condiciones -■- y -Δ- son significativas ($P < 0,05$).

Changes in the germination percentages in *Scorzonera reverchonii* seeds coming from Riόpar (A) and Siles (B), stored at different conditions for two years. Asterisks denote those dates where differences in germination between -■- and -Δ- treatments were significant ($P < 0.05$).

Cuadro 1. Velocidad de germinación (T_{50} en días, media \pm SE, germinación final $\geq 10\%$) de semillas de *Scorzonera reverchonii* conservadas bajo diferentes condiciones durante dos años. A, semillas conservadas de forma permanente en condiciones de laboratorio (22 °C); B, semillas conservadas un año en condiciones de laboratorio y luego transferidas a 5 °C; y C, semillas conservadas durante un año a 5 °C y luego transferidas a condiciones de laboratorio (22 °C). Letras mayúsculas diferentes dentro de la misma columna y, para cada población, letras minúsculas diferentes en la misma fila indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Germination rate (T_{50} in days, mean \pm standard error, germination $\geq 10\%$) in seeds of *Scorzonera reverchonii* stored at different conditions for two years. A) seeds permanently kept at laboratory conditions (22 °C); B) seeds stored during one year in the laboratory and subsequently transferred to 5 °C; C) seeds stored one year at 5 °C and afterward transferred at laboratory conditions (22 °C). Different capital letters within a column and different lowercase letters within a row denote significant differences between treatments in a population ($P < 0.05$).

Fecha ensayo de germinación	Población					
	Riópez			Siles		
	Condición de conservación			Condición de conservación		
	A	B	C	A	B	C
Septiembre 2014	21,5 \pm 2,3 ^{ABa}	21,5 \pm 2,3 ^{ABa}	-	-	-	-
Noviembre 2014	25,3 \pm 0,7 ^{Ba}	25,3 \pm 0,7 ^{Ba}	-	27,5 \pm 0,8 ^{Ca}	27,5 \pm 0,8 ^{Ca}	-
Enero 2015	18,3 \pm 1,9 ^{ABa}	18,3 \pm 1,9 ^{ABa}	-	25,0 \pm 1,1 ^{BCa}	25,0 \pm 1,1 ^{BCa}	-
Marzo 2015	17,0 \pm 1,7 ^{Aa}	17,0 \pm 1,7 ^{ABa}	-	24,5 \pm 0,8 ^{BCa}	24,5 \pm 0,8 ^{BCa}	-
Mayo 2015	17,5 \pm 1,3 ^{ABa}	17,5 \pm 1,3 ^{ABa}	-	20,8 \pm 2,0 ^{ABCa}	20,8 \pm 2,0 ^{ABa}	-
Julio 2015	21,0 \pm 2,0 ^{ABa}	21,0 \pm 2,0 ^{ABa}	-	23,3 \pm 1,5 ^{ABCa}	23,3 \pm 1,5 ^{BCa}	-
Septiembre 2015	14,5 \pm 0,7 ^{Aa}	15,3 \pm 0,7 ^{Aa}	23,5 \pm 2,5 ^{BCb}	24,3 \pm 3,3 ^{ABCa}	28,0 \pm 0 ^{Ca}	-
Noviembre 2015	17,5 \pm 1,8 ^{ABa}	15,3 \pm 2,0 ^{Aa}	23,0 \pm 1,7 ^{ABCa}	22,0 \pm 2,1 ^{ABCa}	18,3 \pm 2,0 ^{Aa}	24,3 \pm 3,9 ^{Aa}
Enero 2016	16,5 \pm 0,4 ^{Aa}	17,5 \pm 0,8 ^{ABa}	24,8 \pm 1,1 ^{Cb}	18,3 \pm 0,7 ^{ABa}	24,0 \pm 0 ^{BCa}	23,0 \pm 2,7 ^{Aa}
Marzo 2016	15,0 \pm 0,5 ^{Aa}	20,8 \pm 1,5 ^{ABb}	24,0 \pm 1,2 ^{Cb}	21,0 \pm 0 ^{ABCa}	23,3 \pm 0,7 ^{BCa}	23,5 \pm 1,3 ^{Aa}
Mayo 2016	13,8 \pm 1,2 ^{Aa}	21,0 \pm 0 ^{ABb}	16,0 \pm 0 ^{Aa}	15,5 \pm 0,8 ^{Aa}	20,5 \pm 1,8 ^{ABa}	16,0 \pm 0 ^{Aa}
Julio 2016	13,8 \pm 0,7 ^{Aa}	13,8 \pm 0,7 ^{Aa}	16,5 \pm 0,4 ^{ABb}	16,5 \pm 1,8 ^{ABa}	20,0 \pm 0 ^{ABa}	16,5 \pm 0,4 ^{Aa}

del parámetro T_{50}) a partir de marzo de 2016 (ocho meses de conservación), pero las diferencias solo llegaron a ser significativas en la población de Riópez (cuadro 1). Cuando las semillas conservadas durante un año a 5 °C fueron transferidas a temperatura de laboratorio, la velocidad de germinación fue más lenta durante los ocho meses siguientes y, al igual que antes, las diferencias solo fueron significativas en la población de Riópez (cuadro 1).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las semillas de *S. reverchonii* presentan latencia fisiológica ya que tienen embriones desarrollados en el momento de la dispersión y, además, embeben agua sin dificultad cuando se incuban sobre papel de filtro humedecido. Por otra parte, las semillas desecadas salen paulatinamente de la latencia a partir de dos meses de conservación en condiciones de laboratorio y, además, el ácido giberélico (GA_3) estimula su germinación, por lo que se puede afirmar que el nivel de latencia fisiológica presente es no profundo (según el criterio de Baskin y Baskin 2014).

Cuando semillas desecadas que han salido de la latencia tras un año de conservación a temperatura ambiente de

laboratorio se transfieren a 5 °C, los porcentajes de germinación empiezan a disminuir siendo estadísticamente significativo el descenso a partir de los ocho meses en la población de Siles (figura 1B) y a partir de los 12 en la de Riópez (figura 1A). Por lo tanto, en ambas poblaciones puede hablarse de inducción de latencia secundaria en sus semillas y, de esta forma, los resultados obtenidos en este estudio confirman la hipótesis de partida. Es conocida la inducción de latencia secundaria en numerosas especies con latencia fisiológica no profunda, y que son anuales de invierno obligadas o facultativas, cuando sus semillas hidratadas (35-45 % humedad) son expuestas a temperaturas de estratificación fría (5 °C) como las empleadas en este estudio. Así ocurre, en *Veronica arvensis* L. (Baskin y Baskin 1986), *Stellaria media* (L.) Vill., *Arenaria serpyllifolia* L. y *Cerastium viscosum* L. (Baskin y Baskin 1986), y en *Iberis pectinata* Boiss. y *Ziziphora aragonensis* Pau (Copete *et al.* 2009), entre otras. También son inducidas a latencia secundaria por bajas temperaturas semillas hidratadas de especies de matorral como *Sideritis serrata* Lag. (Copete *et al.* 2015) y de varios geófitos con latencia morfofisiológica simple y profunda del epicótilo, como ocurre en *Narcissus hispanicus* Gouan (Copete *et al.* 2011),

N. eugeniae Fern. Casas (Copete *et al.* 2014) y *N. radiganorum* Fern. Casas (Herranz *et al.* 2015). Sin embargo, la inducción de latencia secundaria cuando las semillas se conservan en seco a baja temperatura es un fenómeno poco conocido en la bibliografía, como los casos de *Alyssoides utriculata* y *Matthiola sinuata* (Pérez-García *et al.* 2007) y *Diplotaxis harra* (Pérez-García *et al.* 2009).

La facultad germinativa de las semillas de ambas poblaciones conservadas de forma permanente en condiciones de laboratorio presentó pequeñas fluctuaciones mensuales. Algo similar ocurrió con las semillas transferidas a 5 °C después de un año de conservación en condiciones de laboratorio, con fluctuaciones más acusadas y estadísticamente significativas en la población de Siles. Fluctuaciones similares se han encontrado en semillas de *Sisymbrium runcinatum* Lag. ex DC. (Herranz *et al.* 2003), así como en otras crucíferas como *Diplotaxis eruroides* (L.) DC. y *D. virgata* (Cav.) DC. (Pérez-García *et al.* 1995). Gutterman (1994) también describió oscilaciones mensuales en la germinación de semillas de *Mesembryanthemum nodiflorum* L., refiriéndose al fenómeno como ciclos endógenos de latencia.

Las dos poblaciones estudiadas muestran un modelo germinativo parecido y las diferentes gráficas de la figura 1 presentan la misma tendencia. Sin embargo, hay diferencias evidentes entre ambas poblaciones; las semillas de la población de Siles presentan porcentajes iniciales de germinación más bajos, tardando más tiempo en superar la latencia, y tienen velocidades iniciales de germinación más lentas. La variabilidad interpoblacional en el grado de latencia es un fenómeno muy conocido (Andersson y Milberg 1998), pudiendo ser considerada de carácter genotípico, y representando una adaptación al hábitat regional (Meyer 1992). También puede ser el resultado de las condiciones ambientales de cada sitio durante el desarrollo y la maduración de las semillas, el denominado efecto materno (Fenner 1991).

Aunque muchos bancos de semillas de especies cultivadas utilizan para sus colecciones base (a largo plazo) temperaturas de conservación ultrabajas (entre -10 y -18 °C), se pueden obtener buenos resultados sin necesidad de recurrir a temperaturas tan bajas, dado su alto coste energético. De hecho, Gómez-Campo (1985) indica que puede alargarse considerablemente la vida de las semillas ortodoxas si estas se desecan previamente (sin sobrepasar el límite inferior del 1-3 % en su contenido de humedad) y después se conservan en recipientes herméticos a la temperatura de un refrigerador (0-5 °C). Por lo tanto, algunas de las condiciones de conservación evaluadas en este estudio (5 % humedad de semillas, 5 °C) pueden considerarse adecuadas para conservación de semillas ortodoxas. Sin embargo, tras un periodo de dos años las semillas siguen en estado de latencia (pero viables, ya que germinan con GA₃) o pueden ser inducidas a un estado de latencia secundaria cuando, tras un año a temperatura ambiente de laboratorio, se transfieren a 5 °C.

Aunque habitualmente el proceso de preservación de semillas ortodoxas garantiza el mantenimiento de su viabilidad y la posterior germinación (Pérez-García *et al.* 2007, 2008), deben tenerse en cuenta tanto el posible mantenimiento de las semillas en un estado de latencia fisiológico primario, como la probable inducción de latencia secundaria, especialmente cuando se trate de hacer germinar a las semillas para producir planta.

AGRADECIMIENTOS

A los revisores del artículo por las sugerencias realizadas, que han permitido facilitar su comprensión y que mejore apreciablemente la calidad del mismo.

REFERENCIAS

- Andersson L, P Milberg. 1998. Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science Research* 8:29-38.
- Baskin CC, JM Baskin. 2014. Seeds. Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. 2ª ed. San Diego, California, USA. Academic Press. 1573 p.
- Baskin JM, CC Baskin. 1986. Temperature requirements for after-ripening in seeds of nine winter annuals. *Weed Research* 26:375-380.
- Cochrane JA, AD Crawford, LT Monks. 2007. The significance of ex-situ seed conservation to reintroduction of threatened plants. *Australian Journal of Botany* 55:356-361.
- Copete E, JM Herranz, MA Copete, P Ferrandis. 2014. Interpopulation variability on embryo dormancy, seed dormancy break, and germination in the endangered Iberian daffodil *Narcissus eugeniae* (Amaryllidaceae). *Plant Species Biology* 29:e72-e84.
- Copete E, JM Herranz, P Ferrandis, CC Baskin, JM Baskin. 2011. Physiology, morphology and phenology of seed dormancy-break and germination in the endemic Iberian species *Narcissus hispanicus* (Amaryllidaceae). *Annals of Botany* 107:1003-1016.
- Copete MA, JM Herranz, P Ferrandis. 2005. Seed dormancy and germination in threatened Iberian *Coincya* (Brassicaceae) taxa. *Écoscience* 12(2):257-266.
- Copete MA, JM Herranz, P Ferrandis. 2009. Seed germination ecology of the endemic Iberian winter annuals *Iberis pectinata* and *Ziziphora aragonensis*. *Seed Science Research* 19:155-169.
- Copete MA, JM Herranz, P Ferrandis, E Copete. 2015. Annual dormancy cycles in buried seeds of shrub species: germination ecology of *Sideritis serrata* (Labiatae). *Plant Biology* 17:798-807.
- DOCM. 2001. Decreto 200/2001, de 06-11-2001, por el que se modifica el Catálogo Regional de Especies Amenazadas. *Diario Oficial de Castilla-La Mancha* 119:12825-12827.
- Fenner M. 1991. The effects of the parent environment on seed germinability. *Seed Science Research* 1:75-84.
- Godefroid S, A Van de Vyver, T Vanderborght. 2010. Germination capacity and viability of threatened species collections in seed banks. *Biodiversity and Conservation* 19:1365-1383.

- Gómez-Campo C. 1985. Seed banks as an emergency conservation strategy. In Gómez-Campo C ed. Plant Conservation in the Mediterranean Area. Dordrecht, The Netherlands. Junk Publishers. p. 237-247.
- Gómez-Campo C. 2006. Erosion of genetic resources within seed genebanks: the role of seed containers. *Seed Science Research* 16:291-294.
- Gutterman Y. 1994. Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *Botanical Review* 60:373-425.
- Herranz JM, E Copete, MA Copete, P Ferrandis. 2015. Germination ecology of the endemic Iberian daffodil *Narcissus radinganorum* (Amaryllidaceae). Dormancy induction by cold stratification or desiccation in late stages of embryo growth. *Forest Systems* 24(1):e013.
- Herranz JM, P Ferrandis, MA Copete. 2003. Influence of light and temperature on seed germination and ability of the endangered plant species *Sisymbrium cavanillesianum* to form persistent soil seed banks. *Écoscience* 10(4):532-541.
- Meyer SE. 1992. Habitat-correlated variation in firecracker penstemon (*Penstemon eatonii*: Scrophulariaceae) seed germination patterns. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119:268-279.
- Moreno JC (coord.). 2008. Lista Roja 2008 de la Flora Vasculare Española. Madrid, España. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino - Sociedad Española de Biología de la Conservación de las Plantas. 86 p.
- Pérez-García F, C Gómez-Campo, RH Ellis. 2009. Successful long-term ultra dry storage of seeds of 15 species of Brassicaceae in a genebank: variation in ability to germinate over 40 years and dormancy. *Seed Science and Technology* 37:640-649.
- Pérez-García F, ME González-Benito, C Gómez-Campo. 2007. High viability recorded in ultra-dry seeds of 37 species of Brassicaceae after almost 40 years of storage. *Seed Science and Technology* 35:143-153.
- Pérez-García F, ME González-Benito, C Gómez-Campo. 2008. Germination of fourteen endemic species from the Iberian Peninsula, Canary and Balearic Islands after 32-34 years of storage at low temperature and very low water content. *Seed Science and Technology* 36:407-422.
- Pérez-García F, JM Iriondo, JB Martínez-Laborde. 1995. Germination behaviour in seed of *Diplotaxis eruroides* and *D. virgata*. *Weed Research* 35:495-502.
- Schoen DJ, AH Brown. 2001. The conservation of wild plant species in seed banks. *BioScience* 51(11):960-966.
- Thanos CA, K Georghion. 1988. Ecophysiology of fire stimulated seed germination in *Cistus incanus* subsp. *creticus* (L.) Heywood and *C. salvifolius* L. *Plant, Cell, and Environment* 11:841-849.
- Zar JH. 2010. Biostatistical analysis. 5th ed. Upper Saddle River, USA. Prentice Hall. 944 p.

Recibido: 29.09.17
Aceptado: 01.03.18

Efecto del fuego y la ganadería en bosques de *Polylepis australis* (Rosaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en las montañas del centro de la Argentina

Effect of fire and livestock on *Polylepis australis* (Rosaceae) woodlands along an altitudinal gradient in the mountains of central Argentina

Daihana Soledad Argibay **, Daniel Renison *

*Autor de correspondencia: ^a Universidad Nacional de Córdoba y CONICET, Instituto de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas, Centro de Ecología y Recursos Naturales Renovables, Av. Vélez Sarsfield 1611, X5016GCA, Córdoba, Argentina, archibayds@gmail.com

SUMMARY

Factors associated with high altitudes, such as the decrease of air temperature, increase of soil humidity and reduced livestock intensity, could affect the response of vegetation to wildfires. The hypothesis that fires and livestock help to explain the altitudinal geographic distribution of *Polylepis australis* (locally called “tabaquillo”, Rosaceae) woodlands, disposing the species survival and vegetative regeneration to high lands because of low air temperature, high soil humidity and low livestock incidence was tested. Fire and livestock effects on adult trees of *P. australis* between 1,300 and 2,300 m a.s.l. after a fire of 60,000 ha occurred on September, 2013 in the mountains of central Argentina were recorded. The fire completely burned the crowns of 99.6 % of trees along the whole altitudinal gradient and post-fire survival after one year increased with the altitude from 20 to 50 % (N = 450; $P < 0.001$). The amount and size of basal resprouts increased, while the evidence of livestock browsing decreased with altitude (N = 74, $P < 0.05$). It was concluded that the altitudinal distribution of *P. australis* is influenced by wildfires and livestock, and the reduction of fire incidence could help to expand its distribution to lower altitudes.

Key words: altitude woodlands, wildfires, survival, resprout, browsing.

RESUMEN

Factores asociados a las mayores altitudes, como la disminución de la temperatura del aire, el aumento en humedad del suelo y la menor intensidad ganadera, pueden afectar la respuesta de la vegetación a incendios. Se puso a prueba la hipótesis que los incendios y la ganadería contribuyen a explicar la distribución geográfica altitudinal de los bosques dominados por *Polylepis australis* (“tabaquillo”, Rosaceae), predisponiendo una mayor supervivencia y regeneración vegetativa de la especie en zonas altas, debido a la menor temperatura del aire, mayor humedad del suelo y baja incidencia del ganado. Fueron registrados los efectos del fuego y la ganadería sobre árboles adultos de *P. australis* situados entre 1.300 y 2.300 m s.n.m. luego de un incendio de aproximadamente 60.000 ha ocurrido en septiembre de 2013 en las montañas del centro de la Argentina. Este incendio quemó totalmente el dosel del 99,6 % de los árboles a lo largo de todo el gradiente y la supervivencia un año después del fuego aumentó con la altitud de 20 a 50 % (N = 450; $P < 0,001$). La cantidad y el tamaño de los rebrotes basales aumentaron, mientras que el ramoneo del ganado disminuyó con la altitud (N = 74; $P < 0,05$). Se concluye que la distribución altitudinal de *P. australis* está influenciada por los incendios y la ganadería, por lo que con una reducción de la incidencia de incendios podría ampliarse su distribución hacia zonas más bajas.

Palabras clave: bosques de altura, incendio, supervivencia, rebrote, ramoneo.

INTRODUCCIÓN

La altitud puede afectar la respuesta de la vegetación a disturbios como el fuego y la herbivoría. En las montañas, con el aumento de la altitud disminuyen la temperatura del aire y la evapotranspiración, aumentando la cantidad de agua en el suelo (Körner y Paulsen 2004). A igualdad de otras condiciones, la severidad de los fuegos disminuiría con bajas temperaturas del aire y suelos húmedos, ya que se reduciría la incidencia del calor sobre los tejidos y la

combustibilidad de las plantas (Alessio *et al.* 2008, Alinari *et al.* 2015). Además, la presencia de herbívoros contribuye a disminuir la frecuencia e intensidad de los incendios al reducir la cantidad de material combustible, aunque retrasa la regeneración post fuego de especies arbóreas debido al ramoneo (Marcora *et al.* 2013, Alinari *et al.* 2015).

Es importante entender la interacción entre altitud, incendios y herbivoría porque las características meteorológicas asociadas a la altitud, condicionan el establecimiento y crecimiento de las plantas, mientras que los incendios y

los herbívoros consumen la biomasa vegetal aérea y, en conjunto, influyen sobre la estructura y composición de las comunidades (Díaz-Delgado *et al.* 2003, Bond *et al.* 2004). Si el incendio es intenso debido a condiciones asociadas a menores altitudes, un bosque puede convertirse en un pastizal, de lo contrario, a mayores altitudes es posible que se mantenga un mosaico de distintos estadios del ciclo de desarrollo del bosque (Giorgis *et al.* 2011). A su vez, durante la fase de iniciación y establecimiento del bosque, los rebrotes de los árboles son especialmente más vulnerables que la vegetación no quemada y los herbívoros se concentran en estos sitios quemados (Alinari *et al.* 2015).

En las montañas del centro de la Argentina el área de distribución geográfica de los bosques está influenciada por la topografía, altitud, fuego y ganadería (Cingolani *et al.* 2008, Alinari *et al.* 2015, Renison *et al.* 2015). Aunque hasta el momento no existen estudios que evalúen conjuntamente los efectos del fuego y la ganadería a lo largo de un gradiente altitudinal, una posible interacción, podría explicar discrepancias en la distribución geográfica de los bosques descritos en estudios realizados a nivel de población y de comunidades vegetales. Según estudios poblacionales sobre la especie arbórea que domina estos bosques, la mayor vitalidad de los árboles, crecimiento de los troncos y producción de semillas se encuentra alrededor de los 1.800 m s.n.m., lo que sugiere que la superficie ocupada por bosques debería ser mayor a esas altitudes (Marcora *et al.* 2008, 2013). Sin embargo, según estudios a nivel de comunidades vegetales, la superficie ocupada por bosques es mayor alrededor los 1.930 m s.n.m. (Cingolani *et al.* 2008, 2014). La diferencia altitudinal entre el óptimo deducido según vitalidad, crecimiento y producción de semillas y el óptimo observado de cobertura de bosques podría deberse a que los estudios poblacionales fueron realizados en árboles sin fuego y ramoneo recientes, mientras que los estudios a nivel de comunidades vegetales integran todos los factores considerados.

En estas montañas, el origen del fuego es mayoritariamente antrópico aunque también hay fuegos de origen natural (por rayos, Argañaraz *et al.* 2015) y el rebrote basal es la principal estrategia de regeneración post fuego (Torres *et al.* 2014). La especie que domina los bosques de altura en esta región es *Polylepis australis* Bitter ("tabaquillo", Rosaceae), un árbol endémico a la Argentina que se distribuye en las provincias de Salta, Jujuy, Tucumán, Catamarca, San Luis y Córdoba (Renison *et al.* 2013). A pesar de ser una especie heliófila no formaría banco de semillas en el suelo (Enrico *et al.* 2004) por lo que la regeneración post fuego dependería del rebrote de los troncos, ya que no presenta rebrote de raíz. Algunos bosques que se encuentran en posiciones topográficas bajas, con poca insolación, pendientes escarpadas y a mayores altitudes pueden ser inaccesibles al ganado doméstico, que es el herbívoro de mayor influencia en el ecosistema (Cingolani *et al.* 2008, Alinari *et al.* 2015).

Se puso a prueba la hipótesis que los incendios y la ganadería contribuyen a explicar la distribución altitudi-

nal de *P. australis* condicionando su mayor supervivencia y regeneración vegetativa a las zonas altas, debido a la menor temperatura del aire que reduciría la incidencia del fuego sobre los tejidos del árbol, a la mayor humedad del suelo que disminuiría la combustibilidad de las plantas, y a la baja incidencia del ganado en las zonas más altas e inaccesibles. El objetivo es evaluar, a lo largo de la altitud, en adultos de *P. australis* afectados por un fuego: (1) los patrones de dosel quemado, supervivencia y regeneración, y (2) la incidencia del ramoneo del ganado sobre la regeneración.

MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se realizó en la ladera oeste de las Sierras Comechingones de Córdoba (2.500 m s.n.m., coordenadas: -32,1086; -64,9566). La precipitación anual fluctúa alrededor de los 840 mm, con el 83 % de la cantidad de lluvia concentrada en los meses más cálidos, entre octubre y abril. La temperatura media a 1.200 y 2.400 m s.n.m. es 13,7 y 9 °C, respectivamente, con mínima absoluta de -3,4 y -8,9 °C, y máxima absoluta de 32,8 y 24 °C, respectivamente (Marcora *et al.* 2008). El paisaje consiste en un mosaico de pajonales, céspedes de pastoreo, afloramientos rocosos, áreas erosionadas con superficies rocosas expuestas y bosques generalmente dominados por *P. australis* (Cingolani *et al.* 2004). Las principales actividades económicas son el turismo y la cría de ganado bovino, equino, caprino y ovino y no existen en la zona cantidades significativas de grandes herbívoros silvestres (Cingolani *et al.* 2008).

Colección de datos. Se estudiaron individuos de *P. australis* afectados por un incendio ocurrido en el mes de septiembre de 2013, que se extendió por aproximadamente 60.000 ha y abarcó un gradiente altitudinal desde los 900 a los 2.500 m s.n.m. (Argañaraz *et al.* 2016). El muestreo se realizó de septiembre a noviembre de 2014, durante la estación seca siguiente al evento del fuego, en una transecta de 0,02 x 3 km orientada de oeste a este siguiendo un arroyo desde los 1.300 a los 2.300 m s.n.m. (coordenadas de ambos extremos: -32,1004; -64,9721, y -32,1136; -64,9496). Fueron seleccionados individuos de *P. australis* mayores a 2 m de altura, porque producen mayor cantidad de semillas que individuos menores y, en consecuencia, su dinámica post fuego tiene mayor influencia en la población (Pollice *et al.* 2013).

En la transecta se definieron 45 segmentos cada 22 m de altitud sobre el nivel del mar y dentro de cada segmento se seleccionaron al azar 10 individuos (45 x 10 = 450 individuos). La localización (altitud y coordenadas geográficas) del individuo presente en el extremo inferior de cada segmento fue registrada con GPS Garmin 24. Además, fue seleccionado un subgrupo de 78 individuos vivos equitativamente distribuidos a lo largo de todo el gradiente y su localización fue registrada. Los árboles estudiados estuvieron distanciados a 20 m o más, en una dirección previamente

seleccionada al azar, para aumentar su independencia. Los tamaños de las muestras se decidieron en función de los segmentos que presentaron menor cantidad de individuos.

El daño por fuego se cuantificó como el porcentaje de dosel quemado y como supervivencia post fuego de los 450 individuos. El porcentaje de dosel quemado se estimó visualmente (siempre por la misma persona – DSA) como el porcentaje de ramas muertas o sin follaje en cada árbol, asumiendo que las ramas murieron por el fuego. La supervivencia se estableció como el porcentaje de individuos vivos (con al menos un rebrote verde) por segmento.

En cada uno de los 78 individuos vivos del subgrupo, se identificó si el rebrote era basal (cuando su inicio se ubicaba en los 30 cm más cercanos al suelo) o no basal (cuando se iniciaba más arriba, típicamente en ramas). Además se registró la cantidad de rebrotes basales y el largo del rebrote basal más alto con una cinta métrica (cm).

La ganadería se evaluó como el porcentaje de rebrotes basales ramoneados. El ramoneo fue identificado fácilmente, ya que el ganado consume la yema apical, hojas y parte del tallo de los rebrotes. Para el cálculo del porcentaje, en cada uno de los 78 árboles vivos, se consideraron todos los rebrotes basales si el árbol presentaba 50 rebrotes o menos, y en un máximo de 50 si el árbol presentaba mayor cantidad. Adicionalmente, fue definida y registrada la altitud a partir de la cual el acceso del ganado doméstico estaba restringido. Por encima de esta altitud no se observó presencia de deposiciones y coincidió con un cambio abrupto en la topografía (un risco de aproximadamente 6 m de altura). Se promedió el porcentaje de ramoneo entre los árboles que quedaron agrupados por encima y por debajo de este límite.

Análisis de datos. Se consideraron las siguientes variables de respuesta: (1) porcentaje del dosel quemado, (2) porcentaje de supervivencia, (3) largo del rebrote basal más alto, (4) cantidad de rebrotes basales, (5) promedio del porcentaje del rebrote basal ramoneado. Se consideraron como variables explicativas a la altitud y su término cuadrático. Se utilizaron regresiones lineales y cuadráticas para evaluar la relación entre la altitud y cada variable respuesta, excepto para (5) donde se utilizó una prueba *t* de Student para comparar entre altitudes menores y mayores, con presencia y ausencia de ganado, respectivamente. Originalmente fue incluida la altura del árbol como covariable, pero nunca se encontró una influencia de la altura del árbol, por lo que fue eliminada del análisis con el fin de aumentar los grados de libertad. En todos los casos se pusieron a prueba los supuestos de normalidad y homogeneidad de los residuales.

RESULTADOS

El daño por fuego no presentó un patrón relacionado con la altitud ya que el dosel fue completamente quemado en 99,6 % de los árboles estudiados (N = 450). Sólo dos in-

dividuos presentaron dosel parcialmente dañado en un 50 y 80 %. La supervivencia aumentó con la altitud desde aproximadamente 20 % en las altitudes más bajas hasta 50 % en las más altas ($P < 0,001$; figura 1).

Los árboles presentaron rebrote basal, no basal y ambos tipos en 87, 5 y 8 % de los casos, respectivamente (N = 78 árboles). El límite altitudinal de presencia de ganado se ubicó a los 1.847 m s.n.m. Por debajo de esta altitud, el promedio del porcentaje de rebrotes ramoneados por árbol fue del 25,15 %, mientras que por arriba el porcentaje se redujo a 0,09 % ($t = -4,90$, N = 52 y 22 árboles, $P < 0,0001$).

El largo del rebrote basal más alto aumentó linealmente con la altitud cuando fueron considerados todos los árboles y presentó una relación unimodal positiva con un máximo a los 1.930 m s.n.m. cuando fueron considerados únicamente los árboles sin evidencias de ramoneo (N = 74 y 34, ambos $P < 0,001$; figura 2A). La cantidad de rebrotes basales aumentó progresivamente con la altitud, mientras que cuando fueron considerados únicamente los árboles sin evidencias de ramoneo el ajuste fue mejor cuando se consideró un modelo de aumento lineal con la altitud (N = 74 y 34, ambos $P < 0,001$; figura 2B).

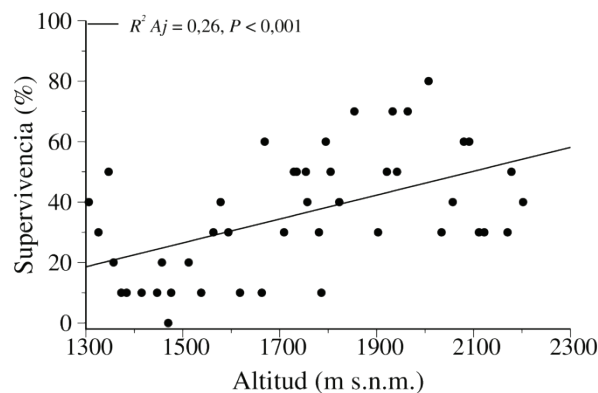


Figura 1. Porcentaje de supervivencia cada diez árboles de *P. australis* en relación a la altitud (N = 450). La línea de tendencia indica el ajuste a una función lineal.

Survival averaged for blocks of ten trees of *P. australis* in relation to altitude (N = 450). The trend line indicates the predicted linear model.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis que la distribución altitudinal de *P. australis* podría estar explicada, en parte, por efectos del fuego y de la ganadería. Así, se considera que la ocurrencia de estos disturbios podría estar predisponiendo a *P. australis* a las zonas altas debido a que, a pesar de no haberse encontrado una relación con el porcentaje del dosel quemado, junto con la altitud aumentó

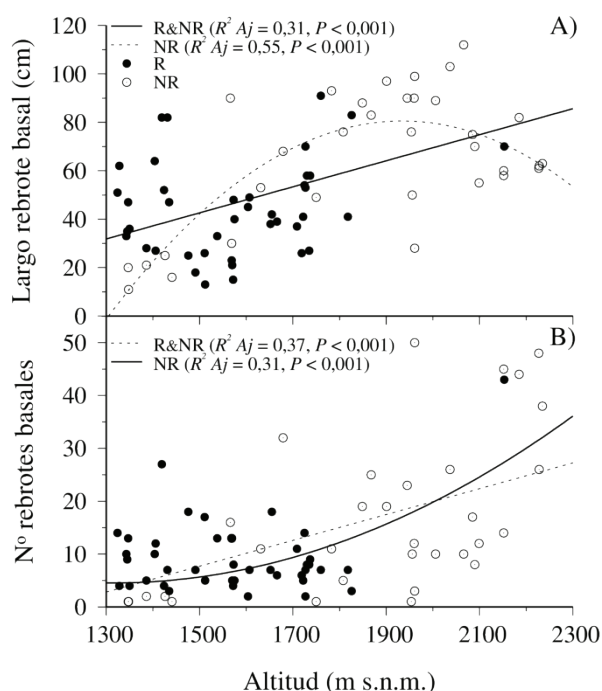


Figura 2. Relación entre altitud con A) el largo del rebrote basal más alto y B) la cantidad de rebrotes basales. R: árboles con ramoneo; NR: árboles sin evidencias de ramoneo; R&NR: todos los árboles. Líneas de tendencia indican el ajuste a modelos lineales o cuadráticos (para altitud y su término cuadrático) para todos los árboles (R&NR) y, para los árboles sin evidencias de ramoneo (NR).

Relation of altitude with A) height of the tallest basal resprout and B) amount of basal resprouts. R: browsed trees; NR: non-browsed trees; R&NR: all the trees. Trend lines: linear or quadratic functions (for altitude and its quadratic term) for all the trees (R&NR) and for non-browsed trees (NR).

tanto la supervivencia, como el tamaño y la cantidad de rebrotes basales por árbol, mientras que disminuyó el porcentaje del rebrote basal ramoneado.

La alta proporción de dosel quemado en todo el gradiente altitudinal puede deberse a condiciones meteorológicas particulares anteriores y durante el fuego que desataron un incendio de alta intensidad. Durante los años anteriores al incendio, transcurrieron varios periodos con precipitaciones menores a la media en la región (Colladón y Pazos 2014), por lo que los suelos y la vegetación podrían haber estado especialmente secos al momento del incendio. La ocurrencia del fuego, promovida por el balance entre la mayor disponibilidad de combustible y condiciones lo suficientemente secas como para provocar la ignición y dispersión del fuego, se da como resultado de niveles intermedios en productividad y precipitaciones, baja evapotranspiración y alta variabilidad anual de temperatura (Argañaraz *et al.* 2015). Durante el incendio el tiempo fue ventoso, seco y con altas temperaturas (comunicación personal con pobladores de la zona), como consecuencia, po-

drían haberse desatado ciertas condiciones especialmente favorables para que el fuego dañara completamente el dosel de los árboles a lo largo de todo el gradiente altitudinal.

La supervivencia post fuego encontrada en el presente estudio fue aproximadamente 50 % menor a las reportadas para la misma especie en otros trabajos, que registraron supervivencias de 70 y 90 % (Renison *et al.* 2002, Alinari *et al.* 2015). Esta diferencia podría deberse a que en los incendios estudiados anteriormente la severidad del fuego fue menor, lo que se reflejó también en sus superficies afectadas considerablemente menores (60.000 ha en comparación con 0,5 y 1.000 ha, respectivamente).

El incremento en la supervivencia con la altitud podría deberse a condiciones más favorables a mayores altitudes. La temperatura del suelo y del aire disminuye con la altitud (Graae *et al.* 2012), mientras que las precipitaciones y humedad del suelo aumentan (Casady *et al.* 2009), lo que podría estar explicando la mayor supervivencia de los individuos afectados por el fuego a mayores altitudes. Este resultado coincide con los estudios de Richards y Lamont (1996), quienes encontraron que la supervivencia post fuego de rebrotes y renuevos aumenta junto al incremento del contenido hídrico de las plantas.

El aumento del tamaño y cantidad de los rebrotes basales después del fuego junto con la altitud es comparable a lo encontrado por Enrico *et al.* (2004), Cingolani *et al.* (2008) y Renison *et al.* (2015), quienes describieron mayor cobertura arbórea y crecimiento en posiciones topográficas bajas y sitios protegidos del estrés hídrico, condiciones que coinciden con este sitio de estudio a mayores altitudes. Puede ser comparado también con otros trabajos en donde la regeneración por rebrote aumenta junto con la altitud (Safford 2001, Horn *et al.* 2001). El aumento de la cantidad de rebrotes basales junto con la altitud y el valor máximo del largo de los rebrotes basales a los 1.930 m s.n.m. (igual al óptimo de cobertura de *P. australis* descrito por Cingolani *et al.* (2008)) coincide con lo predicho. Estos patrones apoyan la hipótesis de que la mayor superficie cubierta por bosques de *P. australis* a mayores altitudes sería debido a los patrones de regeneración post fuego y dicho patrón podría estar representando la futura distribución de la especie.

La inaccesibilidad del terreno y la distancia de los corrales donde se concentra el ganado pudieron haber dificultado la presencia de ganado a mayores altitudes. En consecuencia, la mayor regeneración post fuego en las mayores altitudes pudo deberse a los porcentajes nulos de rebrotes ramoneados. En otro estudio, Alinari *et al.* (2015) demostraron que el excesivo ramoneo y la presencia del ganado en el momento posterior a incendios secuenciales, pueden impedir seriamente la regeneración completa del bosque.

CONCLUSIONES

Los patrones de aumento de supervivencia y regeneración con la altitud encontrados en este trabajo, permiten in-

terpretar que la dinámica post fuego podría explicar la mayor cobertura de bosques de *P. australis* por encima de su óptimo altitudinal de vitalidad, crecimiento y producción de semillas en las montañas del centro de la Argentina. En el presente estudio, los factores que condicionan los patrones encontrados de regeneración post fuego podrían ser los factores abióticos asociados con la altitud, el ramoneo post fuego diferencial con la altitud o una combinación de ambos. Para distinguir entre posibles explicaciones, serían necesarios estudios experimentales donde la incidencia del ramoneo sea controlada.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a N Crespín, G Galfrascoli, C Bergese, P Saur, D Travesino, F Fiad y G Peralta por su ayuda en el trabajo de campo. A N Fioretti, C Reyna y familia por su hospitalidad durante las campañas. Al enriquecedor aporte de los tres revisores anónimos de la revista. A la financiación para los gastos de viajes brindada por la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Córdoba y a la financiación durante las últimas etapas del proyecto binacional DFG (Alemania) y CONICET (Argentina).

REFERENCIAS

- Alessio GA, J Peñuelas, J Llusà, R Ogaya, M Estiarte, M De Lillis. 2008. Influence of water and terpenes on flammability in some dominant Mediterranean species. *International Journal of Wildland Fire* 17: 274-286.
- Alinari J, A von Müller, D Renison. 2015. The contribution of fire damage to restricting high mountain *Polylepis australis* forests to ravines: insights from an un-replicated comparison. *Ecología Austral* 25: 11-18.
- Argañaraz JP, G Gavier Pizarro, M Zak, MA Landi, LM Bellis. 2015. Human and biophysical drivers of fires in Semiarid Chaco mountains of Central Argentina. *Science of the Total Environment* 520: 1-12.
- Argañaraz JP, MA Landi, SJ Bravo, GI Gavier-Pizarro, CM Scavuzzo, LM Bellis. 2016. Estimation of live fuel moisture content from MODIS images for fire danger assessment in Southern Gran Chaco. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing* 9(12): 5339-5349.
- Bond WJ, FI Woodward, JJ Midgley. 2004. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist* 165: 525-538.
- Casady GM, WJD van Leeuwen, SE Marsh. 2009. Evaluating post-wildfire vegetation regeneration as a response to multiple environmental determinants. *Environ Model Assess* 15: 295-307.
- Cingolani AM, D Renison, MR Zak, MR Cabido. 2004. Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using Landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. *Remote sensing of environment* 92(1): 84-97.
- Cingolani AM, D Renison, PA Tecco, DE Gurvich, M Cabido. 2008. Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *Journal of Biogeography* 35: 538-551.
- Cingolani AM, MV Vaieretti, MA Giorgis, M Poca, PA Tecco, DE Gurvich. 2014. Can livestock grazing maintain landscape diversity and stability in an ecosystem that evolved with wild herbivores? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16: 143-153.
- Colladón L, I Pazos. 2014. Anuario pluviométrico 1992/93 - 2011/12, Cuenca del Río San Antonio (1st ed.). Instituto Nacional del Agua. Consultado nov. 2015. Disponible en http://www.ina.gov.ar/pdf/Cirsa_Publi_anuario_pluviometrico.pdf
- Díaz-Delgado R, F Lloret, X Pons. 2003. Influence of fire severity on plant regeneration by means of remote sensing imagery. *International Journal of Remote Sensing* 24: 1751-1763.
- Enrico L, G Funes, M Cabido. 2004. Regeneration of *Polylepis australis* Bitt. in the mountains of central Argentina. *Forest Ecology and Management* 190: 301-309.
- Giorgis MA, M Cabido, AM Cingolani. 2011. Caracterización florística y estructural del Bosque Chaqueño. Córdoba, Argentina. Editorial Académica Española. 144 p.
- Graae, BJ, P De Frenne, A Kolb, J Brunet, O Chabrierie, K Verheyen, N Pepin, T Heinken, M Zobel, A Shevtsova, I Nijs, A Milbau. 2012. On the use of weather data in ecological studies along altitudinal and latitudinal gradients. *Oikos* 121: 3-19.
- Horn SP, LM Kennedy, KH Orvis. 2001. Vegetation recovery following a high elevation fire in the Dominican Republic. *Biotropica* 33: 701-708.
- Körner C, J Paulsen. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography* 31: 713-732.
- Marcora P, I Hensen, D Renison, P Seltsmann, K Wesche. 2008. The performance of *Polylepis australis* trees along their entire altitudinal range: implications of climate change for their conservation. *Diversity and Distributions* 14: 630-636.
- Marcora P, D Renison, AI País-Bosch, M Cabido, P Tecco. 2013. The effect of altitude and grazing on seedling establishment of woody species in central Argentina. *Forest Ecology and Management* 29: 300-307.
- Pollice J, P Marcora, D Renison. 2013. Seed production in *Polylepis australis* (Rosaceae) as influenced by tree size, livestock and interannual climate variations in the mountains of central Argentina. *New Forests* 44: 233-247.
- Renison D, AM Cingolani, R Suárez. 2002. Efecto del fuego sobre un bosquecillo de *Polylepis australis* (Rosaceae) en las montañas de Córdoba, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 719-727.
- Renison D, E Cuyckens, S Pacheco, GS Guzmán, HR Grau, P Marcora, G Robledo. 2013. Distribución y estado de conservación de las poblaciones de árboles y arbustos del género *Polylepis* (Rosaceae) en las montañas de Argentina. *Ecología Austral* 23: 27-36.
- Renison D, MP Chartier, M Menghi, PI Marcora, RC Torres, MA Giorgis, I Hensen, AM Cingolani. 2015. Spatial variation in tree demography associated to domestic herbivores and topography: Insights from a seeding and planting experiment. *Forest Ecology and Management* 335: 139-146.
- Richards MB, BB Lamont. 1996. Post-fire mortality and water relations of three congeneric shrub species under extreme

- water stress – a trade-off with fecundity? *Oecologia* 107: 53-60.
- Safford HD. 2001. Brazilian Páramos. III. Patterns and rates of postfire regeneration in the Campos de Altitude. *Biotropica* 33: 282-302.
- Torres RC, MA Giorgis, C Trillo, L Volkmann, P Demaio, J Heredia, D Renison. 2014. Post-fire recovery occurs overwhelmingly by resprouting in the Chaco Serrano forest of Central. *Austral Ecology* 39(3): 346-354. DOI: 10.1111/aec.12084

Recibido: 11.08.17

Aceptado: 01.03.18

NOTAS

Producción y composición de la hojarasca en un renoval pre andino de *Nothofagus glauca* de la región del Maule

Litter production and composition in a young pre-Andean *Nothofagus glauca* forest of Maule Region

Ursula Doll **, Pablo Araya ^b, Luis Soto-Cerda ^a, Darío Aedo ^a, Gabriela Vizcarra ^c

*Autor de correspondencia: ^a Universidad de Talca, Facultad de Ciencias Forestales, Talca, Chile, Casilla 721-747, udoll@utalca.cl

^b Universität Freiburg, Fakultät für Umwelt und Natürlichen Ressourcen, Deutschland.

^c Universidad Católica del Maule, Talca, Chile.

SUMMARY

With the aim of advancing in the comprehension of Maulino forest functioning, the annual litter production and its specific composition in a young pre-Andean Maulino forest dominated by hualo (*Nothofagus glauca*) were estimated. For this, 30 litter traps of 0.25 m² were placed in three lines perpendicular to the slope on the floor of the forest. The litter was collected at variable intervals and separated into different components. During the three evaluated seasons, the annual mean production was 7.13 Mg ha⁻¹, of which 46 % was leaves and 21 % woody material. In two seasons, the other 33 % was separated into leaves of different species. Thirty-one species were found, 15 of them endemic and two introduced. Leaves abscission of hualo principally concentrated during the winter season, whereas leaf fall of companion perennial species occurred during the summer months.

Key words: *Nothofagus glauca*, young pre-Andean forest, litter production, companion species.

RESUMEN

Con el fin de avanzar en la comprensión del funcionamiento del bosque maulino, se estimó la producción anual de hojarasca y su composición específica en un renoval pre andino dominado por hualo (*Nothofagus glauca*). A tal fin se instalaron 30 trampas de 0,25 m² en tres líneas perpendiculares a la pendiente sobre el piso del renoval. En intervalos variables se cosechó el material producido, separándolo en sus distintos componentes. Durante tres temporadas, se cuantificó una producción promedio anual de 7,13 Mg ha⁻¹ (46 % de hojas de hualo y 21 % de material leñoso). En dos temporadas, el 33 % restante fue separado en hojas según especies, diferenciándose 31 especies (15 endémicas y dos introducidas). La abscisión de hojas de hualo se concentró principalmente en la época invernal, la caída de hojas de las especies acompañantes de carácter perennifolio ocurrió durante los meses estivales.

Palabras clave: *Nothofagus glauca*, renoval pre andino, producción de hojarasca, especies acompañantes.

INTRODUCCIÓN

Para predecir la respuesta del bosque frente a cambios climáticos globales es necesario conocer su funcionamiento (Ngao *et al.* 2005), siendo la productividad primaria un proceso fundamental del mismo. Tradicionalmente se estimó la producción de hojarasca con el fin de simular la productividad primaria neta en ecosistemas forestales (Caritat *et al.* 2006) y para predecir la disponibilidad de carbono orgánico en el suelo (Wutzler y Mund 2007). La producción de hojarasca y su descomposición son esenciales para la transferencia de energía y nutrientes hacia el suelo (Díaz-Maroto *et al.* 2006), constituyéndose en un flujo que

suple una importante fracción de nutrientes rápidamente mineralizables en bosques deciduos (Baum *et al.* 2009).

Mientras que la variabilidad interanual en la producción de hojarasca en bosques dominados por especies deciduas es directamente influenciada por las condiciones climáticas reinantes, en bosques de especies perennifolias la caída de hojarasca es menor y no refleja en forma precisa fluctuaciones inter anuales de la producción primaria, pero probablemente sea un buen predictor de su producción primaria promedio (Bellot *et al.* 1992, Lebret *et al.* 2001).

El hualo (*Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser) es un árbol endémico y representativo de la región mediterránea de

Chile, distribuido en ambas cordilleras debajo de 1.200 m s.n.m., entre 34°01' S y 37°27' S (Le-Quesne y Sandoval 2001). Debido a una fuerte extracción y sustitución por cultivos anuales y plantaciones exóticas, actualmente la especie está restringida a poblaciones sujetas a un intenso proceso de fragmentación, lo que gatilló su clasificación en la categoría de casi amenazada (MMA 2011).

El avance de las condiciones de aridez en el centro y sur de Chile (Stolpe y Undurraga 2016) impone una nueva restricción a la supervivencia de la especie. Altmann (2013) evaluó la relación entre el daño por insectos y el estado hídrico de hualo en distintas situaciones ambientales, concluyendo que el aumento de condiciones de aridez impactaría negativamente la especie, siendo mayor el riesgo para sus poblaciones más septentrionales (34° S 71° O). *Nothofagus macrocarpa* (DC.) Vazq. et Rodr., especie afín de la región mediterránea, mostró un fuerte decaimiento del crecimiento radial entre 1980 y 2014, constatando gran sensibilidad a la variabilidad climática regional y global (Venegas-González et al. 2018). *Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst., especie longeva del los bosques templado lluviosos del sur de Chile, evidenció una baja aclimatación a condiciones de aridez comparada con especies de *Nothofagus* de hoja perenne

que, modificando la conductancia estomática, mejoraron la eficiencia en el uso del agua (Camarero y Fajardo 2017).

De *N. glauca*, cuya posición fitosociológica, distribución y asociación con comunidades vegetales fue detalladamente documentada (Amigo et al. 2000, Amigo y Rodríguez-Gutián 2011), existe escasa información sobre aspectos funcionales de sus comunidades. En este contexto, el objetivo del presente trabajo es determinar la producción de hojarasca y su composición temporal en un renoval de hualo de la precordillera andina.

MÉTODOS

Área de estudio. El muestreo de hojarasca se realizó en un renoval de hualo en el Centro Experimental “El Picazo”, ubicado en la precordillera andina de la Comuna de San Clemente, región del Maule (35°31' 19" S y 71° 08' 45" O). Para la caracterización climática se utilizaron los registros de la estación pluviométrica Vilches Alto (35°35'35" S y 71°05'13" O) y de la estación Meteorológica Colorado (35°38'17" S y 71°15'38" O) (figura 1).

El clima templado cálido de tipo mediterráneo, se caracteriza por temperaturas mínimas entre 2 y 3 °C en la

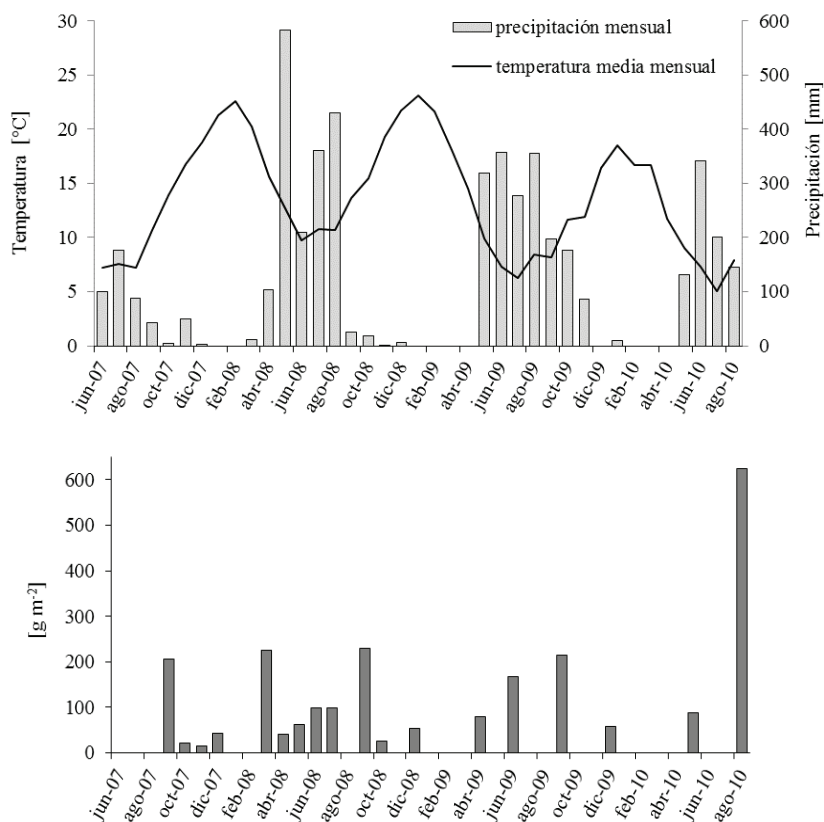


Figura 1. Precipitación mensual [mm], temperatura media mensual [°C] y producción de hojarasca total [g m⁻²] en un renoval pre andino de *Nothofagus glauca* de la región del Maule.

Monthly precipitation [mm], mean monthly temperature [°C] and total litter production [g m⁻²] in a young pre-Andean *Nothofagus glauca* forest of Maule Region.

época invernal y máximas entre 23 y 27 °C en la época estival. Las precipitaciones que se concentran entre los meses de mayo y septiembre promedian los 1.700 mm anuales. La topografía es montañosa, con pendientes moderadas a pronunciadas (0 a 30 %) y altitudes que fluctúan entre 400 y 900 m. Predominan los suelos formados sobre cenizas volcánicas modernas, con textura franca a franco arcillosa en superficie, mediana pedregosidad y erosión moderada.

El renoval muestreado se ubicó a 700 m s.n.m., en una ladera de pendiente pronunciada (48 %) y exposición Sur. El estrato arbóreo estaba compuesto principalmente por individuos de hualo, de 14 a 17 m de altura, con densidad de 750 árboles ha⁻¹ y área basal de 21,10 m² ha⁻¹, junto a 200 individuos ha⁻¹ de otras especies con 3,67 m² ha⁻¹ de área basal. El suelo que sustenta el rodal es poco profundo, encontrándose el estrato rocoso a partir de los 20 cm de profundidad. La textura es franco arcillo arenosa, el contenido de fósforo Olsen 5 mg kg⁻¹, posee cerca de un 10 % de materia orgánica y una capacidad de intercambio catiónico de 37 cmol+ kg⁻¹ con 25 % de saturación de bases.

Muestreo y procesamiento de hojarasca. Para la recolección de hojarasca se construyeron trampas de madera de 50 x 50 cm y 10 cm de alto, cerradas en su base por una malla plástica (Raschel 65 % sombra). En junio de 2007 se instalaron 30 trampas sobre el piso del renoval, en tres líneas perpendiculares a la pendiente. La distancia entre líneas fue 30 m, ubicándose la primera a 30 m del borde superior del rodal. La posición inicial de las trampas en cada línea fue

fijada al azar, disponiéndose 10 trampas equidistantes a 5 m sobre cada línea. Las trampas fueron colocadas en posición horizontal, ayudándose de troncos y ramas presentes en el piso del bosque. En intervalos variables, durante tres temporadas, se recolectó todo el material contenido en cada una de las trampas. En la última cosecha se descartaron siete trampas de las 30, por encontrarse sepultadas bajo troncos y ramas caídas a consecuencia de un temporal de nieve.

El material cosechado en cada trampa fue separado en hojas de hualo, material leñoso (ramas y corteza) y resto (hojas de otras especies, piezas florales, frutos, semillas y material no identificado). A partir de septiembre de 2008, el compartimento resto se separó a su vez en hojas de distintas especies y material no identificado. El material clasificado para cada trampa fue secado en estufa a 70 °C y pesado posteriormente con balanza de precisión.

RESULTADOS

Durante las tres temporadas evaluadas, se cuantificó una producción promedio anual de hojarasca de 713,4 ± 152,4 g m⁻², de la cual el 46 % correspondió a hojas de hualo, 21 % a material leñoso y 33 % al resto. La composición de la hojarasca en distintos compartimentos mostró una marcada estacionalidad, que se repitió durante las tres temporadas consideradas. Entre los meses de octubre y diciembre de cada temporada se registró la menor producción de hojarasca, mientras que entre junio y septiembre se alcanzó la mayor producción (cuadro 1). En la colecta de

Cuadro 1. Producción de hojarasca [g m⁻²] separada en hojas de hualo, material leñoso y resto de la hojarasca, durante tres temporadas en un renoval pre andino de *Nothofagus glauca* de la región del Maule.

Litter [g m⁻²] separated into hualo leaves, branches + bark and rest of litter produced during three seasons in a young pre-Andean *Nothofagus glauca* forest of Maule Region.

Fecha	Hojas de hualo [g m ⁻²]	Material leñoso [g m ⁻²]	Resto [g m ⁻²]
Septiembre 2007	167,54 ± 84,85	19,55 ± 14,02	19,38 ± 17,70
Octubre 2007	2,39 ± 2,35	5,61 ± 9,52	12,34 ± 21,80
Noviembre 2007	2,43 ± 1,45	4,78 ± 2,96	6,99 ± 3,40
Diciembre 2007	1,95 ± 1,77	2,29 ± 2,76	39,20 ± 33,20
Marzo 2008	32,07 ± 24,12	32,48 ± 24,98	160,04 ± 109,39
Abril 2008	10,86 ± 12,90	6,59 ± 9,51	22,45 ± 14,56
Mayo 2008	22,07 ± 14,80	11,81 ± 6,71	28,25 ± 18,50
Junio 2008	44,85 ± 23,74	22,42 ± 9,31	30,75 ± 15,15
Julio 2008	50,81 ± 29,91	21,89 ± 14,28	25,19 ± 15,77
Septiembre 2008	185,64 ± 82,23	23,95 ± 32,07	19,56 ± 26,27
Octubre 2008	3,59 ± 3,12	6,03 ± 10,09	16,03 ± 18,45
Diciembre 2008	2,50 ± 2,86	6,08 ± 11,36	44,01 ± 35,98
Abril 2009	13,05 ± 11,54	8,40 ± 12,17	58,73 ± 44,47
Junio 2009	111,19 ± 49,08	19,41 ± 25,47	36,65 ± 23,52
Septiembre 2009	165,49 ± 78,31	35,12 ± 34,79	14,59 ± 7,82
Diciembre 2009	8,90 ± 4,26	18,22 ± 19,06	30,15 ± 20,39
Mayo 2010	7,04 ± 4,16	7,44 ± 7,46	73,77 ± 68,01
Agosto 2010	314,33 ± 122,78	214,74 ± 112,56	93,91 ± 46,95

marzo 2008 también se obtuvo un máximo de producción de hojarasca que consistió principalmente en material procedente de especies perennifolias, mientras que los picos de producción de agosto-septiembre correspondían en su mayoría a hojas de hualo. La hojarasca producida durante el verano de las dos últimas temporadas registradas también estuvo compuesta principalmente por material procedente de especies de hoja perenne.

En la línea de trampas más cercanas al borde del rodal se acumuló menos material del compartimento resto. Durante el invierno 2010 la acumulación de nieve provocó la caída de muchos árboles después de una fuerte nevada, que se tradujo en un aumento del material leñoso acumulado en las trampas.

El compartimento resto lo integraron 31 especies, de las cuales 15 son endémicas y dos introducidas (anexo 1). Entre las especies acompañantes del renoval, se destacaron las arbóreas siempreverdes peumo (*Cryptocarya alba* (Molina) Looser), litre (*Lithraea caustica* (Molina) Hook. et Arn.), arrayán (*Luma apiculata* (DC.) Burret), boldo (*Peumus boldus* Molina), la especie invierno verde maqui (*Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz) y los arbustos siempreverdes *Azara integrifolia* Ruiz et Pav., *Escallonia pulverulenta* (Ruiz et Pav.) Pers. y *Myrceugenia obtusa* (DC.) O. Berg. Estas especies sumaron en conjunto el 59 % del compartimento resto, concentrando su caída de follaje en la época estival. Las otras especies, que contribuyeron con un 14 % al resto, presentaron el período de abscisión más tardío. En este último grupo destacaron *Boquila trifoliolata* (DC.) Decne. y *Lardizabala biternata* Ruiz et Pav., dos especies trepadoras, y *Pinus radiata* D. Don (pino), aportado por el viento de una plantación contigua al bosque nativo. Las acículas de pino se encontraron concentradas principalmente en la línea más cercana al límite del renoval colindante con la plantación.

DISCUSIÓN

La producción de hojarasca anual promedio estimada para el renoval pre andino de hualo (7,13 Mg ha⁻¹), es inferior a la obtenida en un año por Palacios-Bianchi (2002), para un rodal costero de la región dominado por hualo (8,36 Mg ha⁻¹). Sin embargo, la producción de la primera temporada, con 8,30 Mg ha⁻¹, se acerca a este valor, a diferencia de la producción promedio de 6,55 Mg ha⁻¹ alcanzada en las dos siguientes temporadas.

Es probable que parte del material acumulado en las trampas durante la segunda y tercera temporada se perdiera por descomposición, debido a la menor periodicidad con que se recolectó la hojarasca. En el bosque costero se perdió más del 10 % del peso inicial de hojas de hualo vía descomposición durante los primeros 83 días, disminuyendo posteriormente su tasa de descomposición (Palacios-Bianchi 2002). También es de esperar una menor producción de hojarasca en el caso del renoval pre andino más joven en comparación con el bosque maduro costero. En rodales de

Fagus sylvatica L. se observó un aumento de la producción de hojarasca con la edad del bosque (Lebret *et al.* 2001).

La estacionalidad en la composición de la hojarasca, en distintos compartimentos y en cada temporada, es una característica registrada en la mayoría de los bosques. Mientras que la abscisión de hojas de hualo se concentró en la época invernal, al igual que en otras especies caducifolias de clima mediterráneo (Gallardo *et al.* 1998), las especies acompañantes perennifolias perdieron sus hojas durante el período estival (Bellot *et al.* 1992, Caritat *et al.* 2006, Martínez-Alonso *et al.* 2007). A diferencia del bosque costero, donde se concentró la abscisión de hojas de hualo a comienzos del invierno (junio), en el renoval pre andino ocurrió al final del invierno (agosto), discrepancia debida posiblemente al clima predominante en cada sitio.

Las condiciones de extrema aridez del verano 2007-2008, probablemente favorecieron la mayor abscisión de hojas de las especies perennifolias, cuya estrategia permite disminuir la tasa transpiratoria. Durante las dos temporadas anteriores (2005-2006), las precipitaciones superaron la media anual con 2.371 y 2.180 mm, respectivamente, lo que posiblemente indujo una mayor acumulación de biomasa en las especies de hoja perenne o una mayor retención de hojas antiguas. Caritat *et al.* (2006) comprobaron que los años con mayor producción corresponden a los más calurosos. La caída de material leñoso se comportó de forma más errática que los otros componentes, asociada a las condiciones de ventosidad y al temporal de nieve (Caritat *et al.* 2006).

La mayor acumulación del compartimento resto en las trampas más alejadas del borde del bosque se relaciona a un arrastre de este material pendiente abajo y a una mayor presencia de especies distintas de hualo al interior del bosque. Vilà *et al.* (2004) encontraron que existe una mayor acumulación de mantillo en bosques integrados por varias especies que en bosques mono específicos.

La mitad de las especies que aportaron a la producción de hojarasca son endémicas (anexo 1). Esta situación evidencia la riqueza del bosque maulino, que es hábitat y refugio para diversos taxa, muchos de los cuales se encuentran en distintos grados de amenaza. Debido a los procesos de fragmentación que actualmente ocurren en estos bosques y las proyecciones relacionadas al cambio climático, la generación de conocimiento acerca de la dinámica de estos bosques es relevante para describir su comportamiento como sistema y para comprender aspectos relativos a su capacidad de respuesta ante cambios en las condiciones ambientales. Frente al aumento de las condiciones de aridez, las diferentes especies manifestarán capacidades de ajuste específicas, que se traducirán en un desplazamiento de las especies menos tolerantes.

REFERENCIAS

- Altmann S. 2013. Crown condition, water availability, insect damage and landscape features: are they important to the Chilean tree *Nothofagus glauca* (Nothofagaceae) in the con-

- text of climate change? *Australian Journal of Botany* 61: 394-403.
- Amigo J, A Rodríguez-Gutián. 2011. Bioclimatic and phytosociological diagnosis of the species of the *Nothofagus* genus (*Nothofagaceae*) in South America. *Internatioanl Journal of Geobotanical Research* 1: 1-20.
- Amigo J, J San Martín, L García. 2000. Estudio fitosociológico de los bosques de *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasse del Centro-Sur de Chile. *Phytocoenologia* 30(2): 193-221.
- Baum C, M Fienemann, S Glatzel, G Gleixner. 2009. Overstory-specific effects of litter fall on the microbial carbon turnover in a mature deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 258: 109-114.
- Bellot J, J Sánchez, M. Lledó, P Martínez, A Escarré. 1992. Litterfall as a measure of primary production in Mediterranean holm-oak forest. *Vegetatio* 99-100: 69-76.
- Camarero J, A Fajardo. 2017. Poor acclimation to current drier climate of the long-lived tree species *Fitzroya cupressoides* in the temperate rainforest of southern Chile. *Agricultural and Forest Meteorology* 239: 141-150.
- Caritat A, E García-Berthou, R Lapeña, L Vilar. 2006. Litter production in a *Quercus suber* forest of Montseny (NE Spain) and its relationship to meteorological conditions. *Annals of Forest Science* 63:791-800.
- Diaz-Maroto I, P Vila-Lameiro. 2006. Litter production and composition in natural stands of *Quercus robur* L. (Galicia, Spain). *Polish journal of Ecology* 54(3): 429-439.
- Gallardo J, A Martin, I Santa Regina. 1998. Nutrient cycling in deciduous forest ecosystems of the Sierra de Gata mountains: aboveground litter production and potential nutrient return. *Annals of Forest Science* 55: 749-769.
- Lebret M, C Nys, F Forgeard. 2001. Litter production in an Atlantic beech (*Fagus sylvatica* L.) time sequence. *Annals of Forest Science* 58: 755-768.
- Le-Quesne C, L Sandoval. 2001. Extensión del límite sur para *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser. *Gayana Botanica* 58(2): 139-142.
- Martínez-Alonso C, F Valladares, J Camarero, M López Arias, M Serrano, J Rodríguez. 2007. The uncoupling of secondary growth, cone and litter production by intradecadal climatic variability in a mediterranean scots pine forest. *Forest Ecology and Management* 253: 19-29.
- MMA (Ministerio de Medio Ambiente, CL). 2011. 7º Proceso de Clasificación de Especies. Decreto Supremo N°42/2011 del Ministerio de Medio Ambiente. Consultado 21 nov. 2017. Disponible en http://www.mma.gob.cl/clasificacionespecies/Anexo_septimoproceso/DS_42ApruebaCdeE_Septimo_Diario_Oficial.pdf
- Ngao J, D Epron, C Brechet, A Granier. 2005. Estimating the contribution of leaf litter decomposition to soil CO₂ efflux in a beech forest using ¹³C-depleted litter. *Global Change Biology* 11: 1768-1776.
- Palacios-Bianchi P. 2002. Producción y descomposición de hojarasca en un bosque Maulino fragmentado. Seminario de Título. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 19 p.
- Stolpe N, P Undurraga. 2016. Long term climatic trends in Chile and effects on soil moisture and temperature regimes. *Chilean Journal of Agricultural Research* 76(4): 487-496.
- Venegas-González A, F Roig, A Gutiérrez, M Tomazello. 2018. Recent radial growth decline in response to increased drought conditions in the northernmost *Nothofagus* populations from South America. *Forest Ecology and Management* 409: 94-104.
- Vilà M, J Vayreda, C Gracia, J Ibáñez. 2004. Biodiversity correlates with regional patterns of forest litter pools. *Oecologia* 139: 641-646.
- Wutzler T, M Mund. 2007. Modelling mean above and below ground litter production based on yield tables. *Silva Fennica* 41(3): 559-574.

Recibido: 16.08.17
Aceptado: 23.01.18

Anexo 1. Composición promedio del compartimento resto de la hojarasca producida en un renoval pre andino de *Nothofagus glauca* de la región del Maule.

Mean composition [g m⁻² year⁻¹] of the rest compartment of litter produced in a young pre-Andean *Nothofagus glauca* forest of Maule Region.

Espece	H *	O **	[g m ⁻² año ⁻¹]
<i>Acrisione denticulata</i> (Hook. et Arn.) B. Nord	P	E	0,475 ± 0,407
<i>Aextoxicon punctatum</i> Ruiz et Pav.	P	N	0,048 ± 0,068
<i>Aristotelia chilensis</i> (Molina) Stuntz	I	N	1,750 ± 1,765
<i>Azara integrifolia</i> Ruiz et Pav.	P	E	1,516 ± 1,831
<i>Boquila trifoliolata</i> (DC.) Decne.	P	N	1,065 ± 1,506
<i>Colliguaja salicifolia</i> Gillies et Hook	P	E	0,025 ± 0,046
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	P	I	0,003 ± 0,010
<i>Cryptocarya alba</i> (Molina) Looser	P	E	5,106 ± 6,377
<i>Cynanchum pachyphyllum</i> (Decne.) K. Schum.	P	E	0,007 ± 0,015
<i>Escallonia pulverulenta</i> (Ruiz et Pav.) Pers.	P	E	2,298 ± 2,199
<i>Gaultheria mucronata</i> (L.f.) Hook. et Arn.	P	N	0,044 ± 0,122
<i>Hydrangea serratifolia</i> (Hook. et Arn.) F. Phil.	P	N	0,005 ± 0,015
<i>Kageneckia oblonga</i> Ruiz et Pav.	P	E	0,055 ± 0,082
<i>Lapageria rosea</i> Ruiz et Pav.	P	E	0,364 ± 0,450
<i>Lardizabala biternata</i> Ruiz et Pav.	P	E	1,025 ± 0,902
<i>Lithraea caustica</i> (Molina) Hook. et Arn.	P	E	2,124 ± 3,350
<i>Lomatia dentata</i> (Ruiz et Pav.) R. Br.	P	N	0,193 ± 0,272
<i>Lomatia hirsuta</i> (Lam.) Diels	P	N	0,095 ± 0,153
<i>Luma apiculata</i> (DC.) Burret	P	N	2,174 ± 2,184
<i>Maytenus boaria</i> Molina	P	N	0,040 ± 0,084
<i>Muehlenbeckia hastulata</i> (Sm.) I.M. Johnst.	P	N	0,021 ± 0,050
<i>Myrceugenia obtusa</i> (DC.) O. Berg	P	E	4,364 ± 3,656
<i>Nothofagus glauca</i> (Phil.) Krasser	C	E	0,362 ± 0,654
<i>Nothofagus obliqua</i> (Mirb.) Oerst.	C	N	0,465 ± 1,471
<i>Peumus boldus</i> Molina	P	E	3,090 ± 3,069
<i>Pinus radiata</i> D. Don	P	I	1,224 ± 1,494
<i>Quillaja saponaria</i> Molina	P	E	0,215 ± 0,191
<i>Ribes punctatum</i> Ruiz et Pav.	P	N	0,004 ± 0,009
<i>Schinus polygamus</i> (Cav.) Cabrera	P	N	0,003 ± 0,008
<i>Sophora macrocarpa</i> Sm.	P	E	0,046 ± 0,031
<i>Tristerix corymbosus</i> (L.) Kuijt	P	N	0,121 ± 0,143
Material no identificado			10,822 ± 7,854

H *: carácter de la hoja: C: caduca; I: invierno-verde; P: perenne.

O **: origen geográfico de la especie: N: nativa; E: endémica; I: introducida.

H *: leaf character: C: deciduous; I: winter green; P: perennial.

O **: species geographical origin: N: native; E: endemic; I: introduced.

Árbitros que colaboraron con revista Bosque el año 2017

Árbitro	Institución
Eduardo Acuña	Universidad de Concepción, Chile
Carlos Aguirre	Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México
Arnulfo Aldrete	Colegio de Postgraduados, México
Niaz Ali	Hazara University Mansehra, Pakistán
Franciane Andrade	Universidade Federal de São Carlos - Campus Sorocaba, Brasil
Agustín Aragón	Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México
Xavier Aranda	Investigación y Tecnología Agroalimentaria (IRTA), Cataluña, España
Carlos Araujo	Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil
Miriam Arena	Universidad de Morón, Argentina
Iván Arismendi	Oregon State University, USA
María José Aroca Fernández	Universidad Politécnica de Madrid, España
Daniel Arruda	Universidade Federal de Viçosa, Brasil
Ahmet Alper Babalik	Suleyman Demirel University, Turkey
Valentina Bacciu	University of Sassari, Italy
Marcelo Barrera	Universidad Nacional de La Plata, Argentina
José Bava	CIEFAP, Argentina
Pablo Becerra	Pontificia Universidad Católica de Chile
Juan de Dios Benavides	Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, México
Susana Benedetti	Instituto Forestal, Chile
Enrique Benítez León	Universidad Nacional de Asunción, Paraguay
Emma Bensch Tapia	Universidad de La Frontera, Chile
Pete Bettinger	University of Georgia, USA
José Borges	University of Lisbon, Portugal
Eduardo Botto	INTA Castelar, Buenos Aires, Argentina
José Alfredo Bravo	Universidad Politécnica de Madrid, España
Sarah Burns	Universidad de La Plata, Argentina
Pedro Calaza Martínez	Escola Galega da Paisaxe Juana de la Vega, España
Adolfo Calvo	Universitat de Valencia, España
Jorge Cancino	Universidad de Concepción, Chile
Omar Carrero	GRANFLOR, Brasil
Roberto Carrillo	Universidad Austral de Chile
Miguel Castillo	Universidad de Chile
Luis Castruita Esparza	Universidad Autónoma de Chihuahua, México
Yilmaz Çatal	Isparta University, Turkey
Juan Cervantes Pérez	Universidad Veracruzana, México
Matheus Chagas	Universidade Federal de Goiás, Brasil
Alexander Christianini	Universidade Federal de São Carlos, Brasil
José Climent	INIA-Forest Research Centre, España
José López Collado	Colegio de Postgraduados, México

Marco A Cortés B.	Universidad Austral de Chile
Dante Corti	Instituto Forestal, Chile
Patricio Corvalán	Universidad de Chile
Pablo Cruz	Universidad Mayor, Chile
Simón Cuadros	Universidad de Córdoba, España
Alessandra Da Roz	Instituto Federal de São Paulo, Brasil
Christian De Veer	Arauco S.A., Concepción, Chile
Alejandro Dezzotti	Universidad Nacional del Comahue, Argentina
Luis Díaz Balteiro	Universidad Politécnica de Madrid, España
Katy Díaz	Universidad Técnica Federico Santa María, Valparaíso, Chile
Ignacio Díaz-Maroto	Universidad de Santiago de Compostela, España
Armando Equihua Martínez	Colegio de Postgraduados, México
Ilker Ercanli	Çankiri Karatekin University, Turkey
Francisco Javier Escobedo	Universidad del Rosario, Colombia
Manuel Esperon Rodríguez	Western Sydney University, Australia
Carlos Esse	Universidad Católica de Temuco, Chile
Rodrigo Estévez	Pontificia Universidad Católica de Chile
Juliano Fabricante	Universidade Federal de Sergipe, Brasil
Ana Faggi	Universidad de Flores, Argentina
Luis Fornes	INTA EEA Faimallá, Tucumán, Argentina
Juan Gallego Fernández	Universidad de Sevilla, España
Mauricio Galleguillos	Universidad de Chile
Yudel García Quintana	Universidad Estatal Amazónica de Puyo, Ecuador
José María García-Ruiz	Instituto Pirenaico de Ecología (C.S.I.C.), Zaragoza, España
Verónica Gargaglione	EEA INTA Santa Cruz, Argentina
Roberto Garibay	Instituto de Biología, UNAM, México
Ezequiel Gasparin	Universidade do Estado de Santa Catarina, Brasil
Jorge Gómez	Georg-August-Universität Göttingen, Alemania
Héctor Gonda	Universidad Nacional Patagonia San Juan Bosco, Argentina
Marta González	Instituto Forestal, Chile
Juan Goya	Universidad Nacional de La Plata, Argentina
Carolina Guerreiro	Instituto de Botánica Darwinion (CONICET-ANCEFN), Argentina
Rafaela Guimaraes	Universidade Federal de Lavras, Brasil
Álvaro Gutiérrez	Universidad de Chile
Javier Gyenge	INTA EEA Balcarce, Argentina
Martín Hadad	CIGEOBIO (CONICET-UNSJ), Argentina
Rodrigo Hasbún	Universidad de Concepción, Chile
Ángela Hernández	Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia, Chile
Miguel Ángel Herrera	Universidad de Córdoba, España
Alan Holanda	Universidad Federal Rural del Semiárido, Brasil
Teófilo Indigoyen	Universidad Nacional del Centro de Perú
Silvina Ippi	Centro Regional Universitario Bariloche, Argentina

Agustín Iriarte	Flora & Fauna Chile Ltda.
Andrés Iroumé	Universidad Austral de Chile
Edilia Jaque Castillo	Universidad de Concepción, Chile
Jaime Jiménez	University of North Texas, USA
Aydin Kahriman	Artvin Çoruh University, Turkey
Uzay Karahalil	Karadeniz Technical University, Turkey
Ömer Küçük	Kastamonu University, Turkey
Mabel Lizarazu	Instituto de Botánica Darwinion, Argentina
Karla Locher	UFZ- Centre for Environmental Research, Germany
Gabriel Loguercio	CIEFAP, Argentina
André Luís Lopes da Silva	Federal University of Parana, Brasil
Manuel Lucas	Universidad de Castilla La Mancha, España
María Belén Luna	Universidad de Castilla La Mancha, España
Ana María Lupi	INTA, Argentina
Ender Makineci	Istanbul University, Turkey
Juan A Marco	Universidad de Alicante, España
Manuel Marey	Universidad de Santiago de Compostela, España
Ana Paola Martínez	Universidad Nacional Autónoma de México
Guillermo Martínez Pastur	Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC), Argentina
Vicky Moglia	Universidad Nacional de Santiago del Estero, Argentina
Arturo Mora	Universidad Autónoma de Tamaulipas, México
Freddy Mora Poblete	Universidad de Talca, Chile
Juan Pablo Mora	Instituto de Ecología y Biodiversidad, Chile
Rodrigo Morales	Universidad Austral de Chile
Roger Moya	Instituto Tecnológico de Costa Rica
Rodrigo Mujica	Instituto Forestal, Chile
Ariel Muñoz	Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile
Celso Navarro	Universidad Católica de Temuco, Chile
Rafaela Naves	Centro de Métodos Cuantitativos (ESALQ-USP), Brasil
Javier Oberschelp	INTA, Argentina
Susana Ochoa	ECOSUR, México
Nelson Ojeda	Universidad de La Frontera, Chile
Keith Openshaw	Northern Virginia, USA
Carolina Orantes	Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, México
Mauricio Ortiz	CEAF, Rancagua, Chile
Gonzalo Ossa	ConserBat, Santiago, Chile
Carlos Oyarzún	Universidad Austral de Chile
Emrah Özdemir	Istanbul University, Turkey
Karen Peña	Universidad de Chile
Félix Pérez	Universidad Politécnica de Madrid, España
Pablo L Peri	Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Argentina
Marín Pompa García	Universidad Juárez del Estado de Durango, México

Mauricio Ponce	Universidad de Talca, Chile
Doris Prehn	Consultor privado, Chile
Jaime Puértolas	Lancaster University, Reino Unido
Javier Puntieri	Universidad Nacional de Río Negro, Argentina
José Luis Quero	Universidad de Córdoba, España
Zia Ur Rehman Mashwani	University of Arid Agriculture, Rawalpindi, Pakistan
Mauricio Reyes	Universidad de La Frontera, Chile
Darcy Ríos	Universidad de Concepción, Chile
Roque Rodríguez	Universidad de Santiago de Compostela, España
Felipa de Jesús Rodríguez	Universidad Politécnica de Durango, México
Alexander Rodríguez	Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú
Rolando Rodríguez	Universidad de Concepción, Chile
Yasna Rojas	Instituto Forestal, Chile
Mauricio Romero Gorenstein	Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Brasil
Asunción Romero	Universidad de Murcia, España
Mathew Russell	University of Minnesota, USA
Cuauhtémoc Sáenz Romero	Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México
Oscar Sáenz	Universidad Nacional de Colombia
Somidh Saha	Institut für Technikfolgenabschätzung und Systemanalyse (ITAS), Alemania
Oytun Emre Sakici	Kastamonu University, Turkey
Christian Salas	Universidad de La Frontera, Chile
Alfonso Sánchez	Universidad del Tolima, Colombia
Manuel Sánchez Olate	Universidad de Concepción, Chile
Javier Sanguinetti	Dpto. Conservación y Manejo, Parque Nacional Lanín, Argentina
Oscar Santamaría	Universidad de Extremadura, España
Rómulo Santelices	Universidad Católica del Maule, Chile
Bartolomeo Schirone	University of Tuscia, Italy
Tomás Schlichter	Universidad de Buenos Aires, Argentina
Alexandre Sebbenn	La Universidad Estatal Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Brasil
Maximiliano Sepúlveda	Áreas Silvestres Protegidas, CONAF, Chile
Yusuf Serengil	Istanbul University, Turkey
Herbert Siebert	Consultor privado, Chile
José Sigala	Universidad Politécnica de Madrid, España
Juan Carlos Skewes	Universidad Alberto Hurtado, Chile
Geraldo Soares	Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil
Patricia Soffiatti	Universidade Federal do Paraná, Brasil
Rogelio Sotolongo	Universidad de Pinar del Río, Cuba
Marina Steconni	Universidad Nacional de Río Negro, Argentina
Sebastián Teillier	Universidad Central, Santiago, Chile
Wendy Torres	Centro de Investigación Científica de Yucatán, México
Eduardo Treviño	Universidad Autónoma de Nuevo León, México
Enrique Valencia	University of South Bohemia, Czech Republic

Wilder Valenzuela	Universidad Nacional Intercultural de la Amazonia, Perú
Lorenzo Vázquez Selem	Universidad Nacional Autónoma de México
Thomas Veblen	University of Colorado, USA
Alejandro Velázquez M	Colegio de Postgraduados, México
Pablo Vila Lameiro	Universidad de Santiago de Compostela, España
Emilio Vilanova	University of Washington, USA
Petra Wallem	Pontificia Universidad Católica de Chile
Fabio Minoru Yamaji	Universidade Federal de São Carlos, Brasil
Marco Yañez	Universidad de Talca, Chile
Alejandra Zúñiga	Universidad Austral de Chile

Instrucciones para los autores de la revista Bosque, proceso de publicación y políticas para los árbitros

Actualización de fecha: agosto 2011

Instrucciones para los autores

Bosque es una revista científica que publica trabajos originales relacionados con el manejo y producción de recursos forestales, ciencias y tecnología de la madera, silvicultura, ecología forestal, conservación de recursos naturales y desarrollo rural asociados con los ecosistemas forestales. Las fechas de publicación son en abril, agosto y diciembre de cada año. Las contribuciones podrán ser en las modalidades de artículos, revisiones, notas u opiniones, en castellano o inglés.

- *Artículos.* Informan acerca de investigaciones inéditas de carácter científico que proyectan el conocimiento actualizado en un campo particular contemplado en los ámbitos de la revista y están sustentados en datos procedimentales propios o generados a partir de otros estudios publicados. La extensión máxima de los manuscritos será de 8.000 palabras, considerando todo su contenido (incluye todos los archivos del manuscrito con sus contenidos completos).
- *Revisiones.* Síntesis y discusión de la información científica más actual con respecto a un tema relevante en el ámbito de la revista. La extensión máxima de los manuscritos será de 8.000 palabras, considerando todo su contenido.
- *Opiniones.* Analizan, desde un punto de vista personal o con apoyo bibliográfico, un tema de actualidad relacionado con el carácter de la revista. La extensión máxima de los manuscritos será de 3.000 palabras, considerando todo su contenido.
- *Notas.* Describen metodologías o técnicas nuevas en el ámbito de la revista, o bien informan acerca de investigaciones en desarrollo, con resultados preliminares. La extensión máxima de los manuscritos será de 3.000 palabras, considerando todo su contenido.

Estructura de los manuscritos

La organización de artículos y notas debe seguir la siguiente estructura:

- *Título.* El título debe ser preciso y conciso. Elegir con mucho cuidado todas las palabras del título; su asociación con otras palabras debería ser cuidadosamente revisada. Debido al acceso internacional de la revista, se recomienda incluir en el título información relevante sobre la localización geográfica del estudio cuando corresponda.

- *Autores.* Indicar el nombre y apellido de todos los autores con letras minúsculas, con las letras iniciales en mayúscula. Separar los autores con coma. Ordene cada dirección mencionando los datos necesarios, primero la institución matriz (por ejemplo, la universidad) y luego las dependencias dentro de aquella en orden decreciente (por ejemplo, facultad, departamento, laboratorio); a continuación indique la ciudad y el país de residencia del autor. Aplique el formato del siguiente ejemplo:

Nombre1 Apellido1^a, Nombre2 Apellido2^{b*}, Nombre3 Apellido3^{a,b}

^aUniversidad Uuu, Facultad Ffff, Departamento de Dddd, Ciudad, País.

*Autor de correspondencia: ^bInstituto de Iiiii, Departamento de Dddddd, Nombre de calle y número, Ciudad, País, tel.: 56-63-2221056, correo@electronico.cl

- *Resumen.* Debe contener el planteamiento del problema, el objetivo, fundamentos metodológicos, resultados y conclusiones más relevantes, con un máximo de 250 palabras. Evite descripciones largas de métodos y no incluya citas bibliográficas ni los niveles de significancia estadística.
- *Palabras clave.* Como máximo cinco palabras (puede incluir una o dos frases breves de un máximo de tres palabras) que identifiquen claramente el tema del trabajo. Se sugiere usar nuevas palabras no incluidas en el título del manuscrito.
- *Introducción.* Comprende planteamiento del problema, importancia del tema, hipótesis si compete, objetivos, alcances del trabajo y limitaciones para su desarrollo, si es que las hubo. En este capítulo se realizará una síntesis e interpretación de la literatura relacionada directamente con el título y objetivos del trabajo.
- *Métodos.* Proveerá información suficiente y concisa de manera que el problema o experimento pueda ser reproducido o fácilmente entendido por especialistas en la materia. Deberán señalarse claramente las especificaciones técnicas y procedencia de los materiales usados, sin describir materiales triviales. Los organismos bióticos deberán ser convenientemente identificados de acuerdo con las normas internacionales que correspondan. En los métodos empleados se deberá señalar claramente el procedimiento experimental o de captación de datos y los métodos estadísticos, así

como los programas computacionales. Si el método no fue original, se indicará bibliográficamente; si fuera original o modificado se describirá convenientemente. En cualquier caso, la presentación de varios métodos será cronológica.

- **Resultados.** Incluye la presentación sintética, ordenada y elaborada de la información obtenida. Entrega resultados en forma de texto escrito con apoyo de cuadros y figuras, si corresponde, conjuntamente con análisis e interpretación de los datos. Se deberá evitar tanto la repetición de detalles dados en otros capítulos como la descripción de aquello que sea evidente al examinar los cuadros o figuras que se presenten.
- **Discusión.** Incluye la interpretación integrada de los resultados y, cuando corresponda, la comparación de ellos con los de publicaciones previas. Es un análisis crítico de los resultados de acuerdo con los objetivos y la hipótesis, si fuera el caso. Debe comentarse el significado y la validez de los resultados, de acuerdo con los alcances definidos para el trabajo y los métodos aplicados. En este capítulo no deberán repetirse los resultados obtenidos.
- **Conclusiones.** Podrán ser incluidas en un capítulo único de conclusiones o bien integradas en la discusión. En caso de presentarlas como un capítulo, se incluirán allí en forma precisa y concisa aquellas ideas más relevantes que se deriven directamente de lo aportado por el trabajo. Deben dar respuesta a las hipótesis o a los objetivos planteados en la introducción. Deben redactarse en forma clara y objetiva sin incluir citas bibliográficas. Pueden incluir recomendaciones para trabajos futuros.
- **Agradecimientos.** En este acápite se deberán mencionar brevemente a personas e instituciones que contribuyeron con financiamiento u otro tipo de colaboración para la realización del trabajo.
- **Referencias.** Se indicarán las referencias de todas las citas bibliográficas señaladas en el texto, ordenadas alfabéticamente. La precisión y la veracidad de los datos entregados en las referencias bibliográficas son responsabilidad del o los autores de las contribuciones y deben corresponder a publicaciones originales. El número máximo de referencias será de 25 para artículos, notas y opiniones, y de 40 para revisiones. Utilice literatura moderna, relevante y directamente relacionada con su trabajo. Por lo menos 2/3 de las referencias deberán corresponder a revistas científicas de corriente principal.

Para las modalidades de revisión y opinión no se exige seguir la estructura indicada anteriormente. En todo caso, deben contener las secciones de título, autores, resumen, palabras clave, introducción, el desarrollo del trabajo adecuadamente dividido en capítulos, agradecimientos y referencias.

Estilo y formato

En general, el resumen, métodos y resultados del manuscrito deberán estar redactados en tiempo pasado, y la introducción, discusión y conclusiones en tiempo presente. Use tiempo presente cuando se refiera a resultados publicados previamente, esto ayuda a diferenciar entre los hallazgos de su estudio (tiempo pasado) y los hallazgos de otros estudios. En el texto no utilice acrónimos ni abreviaturas, escriba el nombre completo de las cosas; las excepciones que se pueden utilizar son aquellas de dominio global como, por ejemplo, ADN, pH, CO₂ y muy pocas otras. Tampoco utilice en el texto los símbolos de los elementos químicos. Acate las reglas gramaticales en todo el manuscrito, incluidos cuadros y figuras.

El trabajo debe estar escrito en hojas tamaño carta (279 x 216 mm), con márgenes de 2 cm por lado, interlineado a espacio y medio, letra Times New Roman, tamaño 12 puntos, con numeración de página en el extremo inferior derecho y número de línea correlativo para todo el trabajo, a la izquierda. Separar los párrafos a renglón seguido y con sangría de ocho caracteres a la izquierda de la primera línea. Debe presentarse en archivos electrónicos con procesador de texto Word o formato RTF.

El título principal se escribirá con letras minúsculas y negritas, centrado. En él deberá omitirse la mención de los autores de nombres científicos, los que, sin embargo, se presentarán la primera vez que se mencionen en el texto a partir de la introducción. En el encabezado superior derecho de cada página debe incluirse un título abreviado con un máximo de 60 caracteres y espacios.

Las ecuaciones se numerarán en el margen derecho con paréntesis cuadrados “[]”; en el texto se mencionarán de acuerdo con esta numeración.

Las unidades de medidas deberán circunscribirse al Sistema Internacional de unidades (SI). En la notación numérica, los decimales deberán ser separados por coma (,) y las unidades de miles por punto (.). En los textos en inglés, los decimales separados por punto y las unidades de miles por coma. Usar cero al comienzo de números menores a una unidad, incluyendo valores de probabilidad (por ejemplo, $P < 0,001$).

La descripción de los resultados de cada prueba estadística en el texto debe incluir el valor exacto de probabilidad asociado P . Para valores de P menores que 0,001, indique como $P < 0,001$. En cuadros y figuras usar asteriscos para señalar el nivel de significancia de las pruebas estadísticas: * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; *** = $P < 0,001$; ns = no significativo.

Debe indicarse el nombre científico de todos los organismos biológicos que aparezcan en el texto, de acuerdo con la nomenclatura internacional respectiva. Si un nombre común es usado para una especie, la primera vez que cite en el texto, a partir de la introducción, se debe dar a continuación su nombre científico en cursiva entre paréntesis, por ejemplo, coihue (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.))

Oerst.). Citas posteriores pueden aparecer con el nombre del género abreviado seguido del adjetivo del nombre científico (por ejemplo, *N. dombeyi*), siempre y cuando no produzca confusiones con otras especies citadas en el manuscrito. Al iniciar una oración con el nombre de una especie, escriba su género completo y no lo abrevie con su inicial. En el resumen y en el título no mencione los autores de nombres científicos.

En los cuadros se deben incluir los datos alfanuméricos ordenados en filas y columnas, escritos con fuente Times New Roman de 12 puntos (mínimo 9 puntos de tamaño), sin negritas. Sólo los encabezamientos de las columnas y los títulos generales se separan con líneas horizontales; las columnas de datos deben separarse por espacios y no por líneas verticales. En las figuras se incluyen otras formas de presentación de datos o información, como gráficos, dibujos, fotografías y mapas. En cuadros y figuras se deben incluir los títulos auto explicativos en castellano e inglés numerados en forma consecutiva (cuadro 1., cuadro 2., ...; figura 1., figura 2., ...). Las figuras llevan el título en el margen inferior y los cuadros en el margen superior. Los cuadros y figuras deben tener una resolución tal que permitan ser reducidos sin perder legibilidad. Sólo se trabaja en blanco, negro y tonos de grises. Sin embargo, podrán usarse colores en las figuras si ello es imprescindible para su comprensión. La inclusión de figuras con colores deberá acordarse previamente con el editor. El espacio que ocupen cuadros y figuras en el trabajo deberá ser menor al 50 % del total del impreso. Incluya en el archivo de texto principal los cuadros con sus respectivos títulos, ubicándolos lo más próximo posible después de haberlos citado por primera vez en el texto. Los cuadros deben estar en el formato de tablas (editables, no como imágenes). Las figuras deben ser entregadas en un archivo aparte, con un formato editable; su ubicación en el texto principal debe ser informada, incluyendo su título, al igual que los cuadros.

En las figuras todos los rótulos y leyendas deben estar escritos con letra Times New Roman de tamaño 9 a 12 puntos, sin negrita y respetando la gramática y normas de escritura de la revista. Las figuras pequeñas deberán estar diseñadas con un ancho máximo de 8 cm (una columna en la revista) y las grandes con un máximo de 16 cm de ancho (dos columnas en la revista). Excepcionalmente, una figura podrá tener 23 cm de ancho (y máximo 14 cm de alto) para presentarla en formato apaisado. Organice las figuras reuniendo en una sola aquellos objetos afines (por ejemplo, gráficos de un mismo tipo de información) e identifíquelos con una letra mayúscula (A, B, C...), la que se explicará en el título de la figura.

Los manuscritos en castellano deben incluir en un archivo separado las respectivas traducciones al inglés de:

- Título del manuscrito.
- Summary: debe ser equivalente en contenido al resumen en castellano.

- Key words: equivalentes a las palabras clave en castellano.
- Títulos de cuadros y de figuras.

En el caso de manuscritos en inglés, se debe incluir el respectivo texto en castellano.

Citas y referencias

Las citas bibliográficas se indicarán en el texto por el apellido del o los autores, seguido del año de publicación. Algunos ejemplos de citas bibliográficas más frecuentes son:

- Citas bibliográficas de uno y dos autores:

Santamaría (2010) constata que el crecimiento...
... están influidos por el sitio en cuestión (Santamaría 2010, López y Castro 2011).

- Citas bibliográficas de más de dos autores:

Barría *et al.* (2009) señalan como factor más importante...
... entre otros, el diámetro y la altura (Barría *et al.* 2009, Morán *et al.* 2010).

- Citas bibliográficas de un mismo autor, publicadas en un mismo año:

Rodríguez (2009abd) observa que en cada unidad de muestreo...
... lo que es coincidente con estudios anteriores (Rodríguez 2009ab, Morán *et al.* 2010acd).

- Citas de más de una publicación a la vez, se ordenan cronológicamente:

Cerón (2007), García y Villanueva (2009) y Suárez *et al.* (2010) analizan los componentes edafoclimáticos...

En el capítulo de referencias, las referencias bibliográficas deben incluir apellido paterno e inicial del o los nombres de todos los autores, el año de publicación, el título y la información complementaria que permita localizar la fuente del documento en cuestión; si cuentan con DOI, debe agregarlo al final de la respectiva referencia. Algunos ejemplos de los formatos de las referencias bibliográficas más frecuentes son:

- Referencias de artículos en revistas periódicas (escriba con cursiva los nombres completos de las revistas, sin abreviar):

Guddants S. 2008. Replicating sawmill sawing with top-saw using CT images of a full-length hardwood log. *Forest Products Journal* 48(1): 72-75.

Kogan M, C Alister. 2010. Glyphosate use in forest plantations. *Chilean Journal of Agricultural Research* 70(4):652-666. DOI: 10.4067/S0718-58392010000400017.

Karzulovic JT, MI Dinator, J Morales, V Gaete, A Barrios. 2009. Determinación del diámetro del cilindro central defectuoso en trozas podadas de pino radiata (*Pinus radiata*) mediante atenuación de radiación gamma. *Bosque* 26(1):109-122.

- Referencias de libros como un todo:

Morales EH. 2005. Diseño experimental a través del análisis de varianza y modelo de regresión lineal. Santiago, Chile. Andros. 248 p.

CONAF (Corporación Nacional Forestal, CL). 2007. Estadísticas de visitantes e ingresos propios de áreas silvestres protegidas de la Décima Región de Los Lagos. 52 p. (Informe Estadístico N° 47).

- Referencias a partes o capítulos de libros:

Gutiérrez B, R Ipinza. 2010. Evaluación de parámetros genéticos en *Nothofagus*. In Ipinza R, B Gutiérrez, V Emhart eds. Domesticación y mejora genética de raulí y roble. Valdivia, Chile. Exion. p. 371-390.

- Referencias a memorias, tesis, seminarios de titulación o trabajos de titulación:

Emhart V. 2006. Diseño y establecimiento de un huerto semillero clonal de *Eucalyptus nitens* (Deane et Maiden) con fines de producción, investigación y docencia. Tesis Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 79 p.

Aparicio J. 2008. Rendimiento y biomasa de *Eucalyptus nitens* con alternativas nutricionales para una silvicultura sustentable en suelo rojo arcilloso. Tesis Magister en Ciencias. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 234 p.

- Referencias a documentos en internet:

De Angelis JD. 2009. European pine shoot moth. Oregon State University Extension (Urban Entomology Notes). Consultado 10 jul. 2009. Disponible en <http://www.ent.orst.edu/urban/home.html>.

Para mayor información respecto de otros casos específicos relacionados con las citas bibliográficas y referencias bibliográficas, se pueden consultar los documentos que a continuación se señalan. No obstante, el orden y la tipografía de los elementos constituyentes de las citas y referencias bibliográficas deberán ajustarse a la reglamentación de la revista Bosque.

Biblioteca Conmemorativa Orton (IICA/CATIE). 2011. Normas para citar referencias bibliográficas en artículos científicos 4 ed. Consultado 13 abr. 2011. Disponible en http://biblioteca.catie.ac.cr/index.php?option=com_content&task=view&id=18&Itemid=50

The Council of Biology Editors (CBE). 1994. Scientific style and format: The CBE manual for authors, editors, and publishers. 6 ed. Cambridge, New York. Cambridge University Press. 704 p.

Carta de envío

Los autores deberán acompañar su manuscrito con una carta de envío que indique que el trabajo es original, no ha sido publicado previamente y no está siendo considerado para publicación en otro medio de difusión. También deberán declarar cualquier posible conflicto de intereses que pudiesen tener. Se deberá señalar el tipo de contribución del manuscrito (artículo, revisión, opinión, nota). La carta deberá ser firmada al menos por el autor líder del manuscrito.

Envío de documentos

Los archivos deberán ser nombrados según el tipo de información contenida en el archivo. Por ejemplo, los archivos digitales del manuscrito se etiquetarán de la siguiente forma:

Texto.doc: texto principal del trabajo (incluye cuadros).

Figuras.doc: figuras con sus títulos en castellano.

Ingles.doc: textos en inglés con el siguiente orden: título del trabajo, summary, key words, títulos de cuadros y de figuras.

Carta: carta de presentación y envío del manuscrito.

Los archivos digitales del manuscrito deben ser remitidos por correo electrónico a revistabosque@uach.cl. El autor de correspondencia recibirá una carta de acuse de recibo del Editor.

Proceso de publicación

El cabal cumplimiento de las instrucciones para los autores se refleja en menores tiempos del proceso editorial. El comité editor revisa el manuscrito para verificar la pertenencia al ámbito de la revista y el cumplimiento de las instrucciones para los autores. Cuando no se cumplen tales condiciones, el manuscrito es devuelto al autor de correspondencia, informándole su situación. Cuando se ha verificado el cumplimiento de dichas condiciones, se registra esa fecha como recepción del manuscrito y el comité editor envía el manuscrito a un mínimo de dos árbitros o revisores externos, en un sistema de doble ciego. A los árbitros se les solicita declinar la revisión de un manuscrito cuando sientan que presentan conflictos de interés o que no podrán realizar una revisión justa y objetiva. Los

árbitros evalúan el manuscrito de acuerdo con la pauta que proporciona la revista. Si los árbitros o el comité editor lo estiman pertinente, podrán solicitar a los autores, a través del editor, información adicional sobre el manuscrito (datos, procedimientos, etc.) para su mejor evaluación. La respuesta de los árbitros puede ser: publicar con modificaciones menores, publicar con modificaciones mayores o no publicar. Las observaciones de los árbitros son evaluadas por el comité editor, el cual informa por escrito al autor de correspondencia la decisión de continuar o no en el proceso de publicación y si su manuscrito deberá ser nuevamente evaluado por árbitros. Cuando el manuscrito es aceptado, el comité editor envía al autor de correspondencia una carta de aceptación de su manuscrito, indicando el tipo de modificación necesaria. En no más de ocho semanas el autor de correspondencia debe devolver una versión modificada a la revista, para que el comité editor analice el manuscrito corregido. El comité editor decide el orden en que aparecerán los trabajos publicados en cada número. Una contribución puede ser rechazada por el comité editor en cualquiera de las instancias del proceso de publicación, ya sea por cuestiones de fondo o de forma que no cumplan con las instrucciones para los autores. Ante sospecha de conducta poco ética o deshonesto por parte de los autores que han sometido su manuscrito al proceso de edición, el editor se reserva el derecho de informar a las instituciones patrocinadoras u otras autoridades pertinentes para que realicen la investigación que corresponda.

Los trabajos publicados en Bosque están bajo licencia Creative Commons Chile 2.0.

Ante cualquier duda se sugiere contactarse con el editor (revistabosque@uach.cl) o revisar la información adicional de nuestra página web www.revistabosque.cl

La versión electrónica de libre acceso de los trabajos completos publicados por Bosque se encuentran en: <http://mingaonline.uach.cl/scielo.php>, <http://www.scielo.cl>, www.equipu.cl y <http://redalyc.uaemex.mx/>.

Políticas para los árbitros

Los árbitros o revisores de los manuscritos son integrantes clave del proceso editorial de la revista. Tienen la misión de contribuir a que la ciencia avance a través de su aporte en garantizar la alta calidad de los trabajos antes que estos se publiquen. Su trabajo es altruista y anónimo con respecto a los autores de los manuscritos.

El editor envía cada manuscrito a por lo menos dos árbitros que considera idóneos para el tema y así el comité editor puede considerar diversas opiniones de especialistas para decidir sobre el proceso editorial.

La responsabilidad de los árbitros es la de evaluar rigurosamente los manuscritos dentro del plazo propuesto por la revista.

Los árbitros deberán declinar la revisión del manuscrito cuando sientan que presentan conflictos de interés o que no podrán realizar una revisión justa y objetiva, los árbitros deberán declinar la revisión del manuscrito. Un arbitraje apropiado incluye virtudes y debilidades del manuscrito, sugerencias para su mejoramiento, preguntas precisas para que los autores puedan responderlas y orientaciones para que el trabajo sea de mejor calidad y mayor aceptación por los futuros lectores. Los árbitros deben mantener la confidencialidad de los manuscritos que reciben para revisión y nunca utilizar o difundir datos o información de ellos; el hacerlo es una conducta reñida con la ética. Los árbitros deberán abstenerse de solicitar la inclusión de aspectos que el manuscrito no busca responder, como también de insinuar que sean citados sus propios trabajos.

Frente a la revista, los árbitros deberán velar por la calidad y rapidez de sus revisiones y evitar los conflictos de intereses. Los árbitros deben cumplir los plazos y formatos solicitados por la revista. Cuando ello no sea posible, deberán declinar oportunamente el arbitraje. Cuando requieran de un tiempo adicional para la revisión de un manuscrito, deberán informar al editor. Si un árbitro presenta conflicto de intereses con respecto a un manuscrito, deberá abstenerse de realizar la revisión, informando al editor. Cuando un árbitro propone no publicar un manuscrito o hacerlo sólo después de cambios mayores, podrá recibir una nueva versión corregida por los autores que haya acogido las sugerencias de mejoramiento. El arbitraje es una herramienta eficaz para mejorar la calidad de los trabajos.

El editor podrá difundir informes de arbitrajes entre los revisores (conservando el anonimato) para promover el buen desempeño, resolver controversias y mejorar el proceso de edición.

Los árbitros serán informados del destino del manuscrito que revisaron. Como una forma de retribuir sus valiosos aportes, el editor les enviará una carta de agradecimiento por cada arbitraje y publicará sus nombres a inicios del año siguiente a su colaboración.



**UNIVERSIDAD AUSTRAL
DE CHILE FACULTAD DE
CIENCIAS FORESTALES Y
RECURSOS NATURALES**