



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y
DE LA CONSERVACION DE LA NATURALEZA
ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES
DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA Y CONSERVACIÓN DE LA
NATURALEZA

**ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA EN BOSQUES DE *Nothofagus pumilio* (Poepp. et
Endl.) Krasser ESTABLECIDOS LUEGO DEL RETROCESO DE LOS
GLACIARES CHICO Y O'HIGGINS, REGIÓN DE AYSÉN**

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniero Forestal

ALEJANDRO ANTONIO CARRASCO GAETE

Profesor Guía: Sr. Álvaro Promis Baeza. Ingeniero Forestal,
Doctor en Recursos Naturales

Santiago, Chile

2018



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y
DE LA CONSERVACION DE LA NATURALEZA
ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES
DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA Y CONSERVACIÓN DE LA
NATURALEZA

**ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA EN BOSQUES DE *Nothofagus pumilio* (Poepp. et
Endl.) Krasser ESTABLECIDOS LUEGO DEL RETROCESO DE LOS
GLACIARES CHICO Y O'HIGGINS, REGIÓN DE AYSÉN**

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniero Forestal

ALEJANDRO ANTONIO CARRASCO GAETE

Calificaciones:	Nota	Firma
Prof. Guía Dr. Álvaro Promis Baeza	7,0
Prof. Consejero Dr. Gustavo Cruz Madariaga	7,0
Prof. Consejero Dr. Juan Caldentey Pont	7,0

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, a mi familia, especialmente a mis dos madres, Alejandra y Florisa; les agradezco por ser un ejemplo para mí de esfuerzo y superación, sin sus valores, educación y gran confianza no podría ser la misma persona que soy ahora. Gracias por su apoyo y preocupación constante, pero más que nada, por su amor.

A mis amigos y compañeros, personas que dedicaron su tiempo aconsejándome, escuchándome y brindándome palabras de aliento, las cuales recibí en momentos cruciales de este proceso, algunas veces sin que ellos mismos se dieran cuenta. Gracias por su compañía durante estos largos años de estudio: Sofía O., Vanessa, María, Paula, Miguel, Carlos, Mercedes, Sofia A., Luis y Francisca.

A mi profesor guía Álvaro Promis, por su paciencia, compromiso y motivación para la realización de esta investigación. A mis profesores consejeros Gustavo Cruz y Juan Caldentey, por sus observaciones, sugerencias y disposición para aclarar algunas dudas. Al profesor Christian Salas de la Universidad de la Frontera, por su asesoría y apoyo al momento de realizar las pruebas estadísticas en esta investigación, y también a José Olmedo por compartir su experiencia y técnicas en el montaje y lijado de los tarugos.

Y, por último, al Instituto Chileno de Campos de Hielo, el cual en el contexto de su subprograma Ciencia Joven, me invitó a participar de una expedición a los paisajes más hermosos que ofrece nuestro país y que, por supuesto, no olvidaré jamás.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

1	INTRODUCCIÓN	1
1.1	El estudio de las cronosecuencias	2
1.2	Retroceso de glaciares y sucesión	2
1.3	Estructura y dinámica de bosques de <i>Nothofagus</i>	3
1.4	Regeneración en bosques de <i>N. pumilio</i>	6
1.5	Objetivos	8
1.5.1	Objetivo General	8
1.5.2	Objetivos Específicos	8
2	MATERIALES Y MÉTODOS	9
2.1	Área de estudio	9
2.2	Métodos	11
2.2.1	Muestreo	11
2.2.2	Caracterización de la estructura	12
2.2.3	Determinación y estimación de la edad de los árboles	13
2.2.4	Caracterización de la regeneración	14
2.2.5	Análisis de cambios estructurales	14
3	RESULTADOS	15
3.1	Estructura del bosque de <i>N. pumilio</i>	15
3.1.1	Estructura de rodales	15
3.1.2	Estimación de edades de árboles	21
3.1.3	Estructura de edades de árboles	22
3.2	Caracterización de la regeneración inicial y avanzada	27
3.3	Ordenación de las situaciones estructurales	27
4	DISCUSIÓN	30
4.1	Estructura y dinámica del bosque de <i>N. pumilio</i>	30
4.1.1	Bosque de <i>N. pumilio</i> de la ladera sureste (sotavento)	30
4.1.2	Bosque de <i>N. pumilio</i> de la ladera noroeste (barlovento)	32
4.2	Dinámica de la regeneración de <i>N. pumilio</i>	33
4.3	Evolución de atributos estructurales y ciclo de desarrollo natural	35
5	CONCLUSIONES	39
6	BIBLIOGRAFÍA	41

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Modelos de regresión probados en el estudio para la estimación de la edad de los árboles del bosque de <i>N. pumilio</i>	13
Cuadro 2. DAP promedio (cm), diámetro medio cuadrático (cm), altura máxima (m), densidad de árboles (árb/ha), área basal (m ² /ha) y cobertura de copas (%) de las parcelas de muestreo ubicadas en el bosque de <i>N. pumilio</i>	15
Cuadro 3. Edades (años) de los árboles del bosque de <i>N. pumilio</i> por parcela y generación de edades de árboles.....	23
Cuadro 4. Densidades, alturas dominantes y edades promedio de la regeneración del bosque de <i>N. pumilio</i> por parcela y fase de desarrollo de rodal.	27

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de las cuatro fases de desarrollo de rodal a partir del impacto de un disturbio de gran escala (Promis, 2009).....	4
Figura 2. Esquema de las fases de desarrollo de rodal determinada por la dinámica de claros formados a partir de eventos de perturbación de pequeña escala (Promis, 2009).	6
Figura 3. Ubicación del área de estudio a nivel nacional (a) y a nivel local (b). La sección sombreada en (a) corresponde a la Región de Aysén y la marca roja al área donde se realizó el estudio. El recuadro amarillo en (b) corresponde a la sección del bosque de <i>N. pumilio</i> estudiado.	9
Figura 4. Distribución de las parcelas de muestreo en el área de estudio, península La Carmela. Parcelas ubicadas a sotavento (ladera sureste) se indican con letra S y aquellas ubicadas a barlovento (ladera noroeste) con letra B. Perfil topográfico dibujado a partir de una imagen Google Earth.....	12
Figura 5. Cambios de estructura en el bosque de <i>N. pumilio</i> de la ladera sureste, a través de perfiles verticales y horizontales. Península La Carmela, Región de Aysén.	17
Figura 6. Cambios de estructura en el bosque de <i>N. pumilio</i> de la ladera noroeste, a través de perfiles verticales y horizontales. Península La Carmela, Región de Aysén.	18
Figura 7. Distribuciones diamétricas de las parcelas de muestreo por estado de desarrollo de árboles para el bosque de <i>N. pumilio</i> establecido en la ladera sureste de la península La Carmela, Región de Aysén.....	19
Figura 8. Distribuciones diamétricas de las parcelas de muestreo por estado de desarrollo de árboles para el bosque de <i>N. pumilio</i> establecido en la ladera noroeste de la península La Carmela, Región de Aysén.....	20
Figura 9. Estimación de la edad de los árboles del bosque de <i>N. pumilio</i> a partir del DAP y el estado de desarrollo arbóreo, utilizando un modelo de regresión de tipo exponencial que varía en intercepto y pendiente (R^2 ajustado: 0,77; p-valor < 0,001; error estándar del modelo: 0,2).	22
Figura 10. Distribuciones etarias de los árboles del bosque de <i>N. pumilio</i> ubicado en la ladera sureste de la península La Carmela, Región de Aysén, por generaciones de edades de árboles.	25
Figura 11. Distribuciones etarias de los árboles del bosque de <i>N. pumilio</i> ubicado en la ladera noroeste de la península La Carmela, Región de Aysén, por generaciones de edades de árboles.	26

Figura 12. Alineación de las parcelas a lo largo de la cronosecuencia. Las curvas representan el ajuste de la función de Weibull para las distribuciones diamétricas y de edades de las parcelas. α = parámetro de forma, β = parámetro de escala y Sk = coeficiente de asimetría. Todos los ajustes fueron altamente significativos ($P < 0,05$).	28
Figura 13. Evolución de los parámetros de densidad, área basal y cobertura de copas en el bosque de <i>N. pumilio</i> de la península La Carmela, Región de Aysén.	36
Figura 14. Ciclo de desarrollo natural del bosque de <i>N. pumilio</i> formulado a partir de las distribuciones diamétricas de las fases de desarrollo de rodal encontradas, por generaciones de árboles.	37

RESUMEN

El estudio de las cronosecuencias permite interpretar los procesos de sucesión de la vegetación, especialmente aquellos que suceden luego de la ocurrencia de disturbios de gran escala, como el retroceso de los glaciares. Estos disturbios generan un mosaico de rodales con diferentes patrones estructurales, que pueden proporcionar ideas de como ocurren los procesos de sucesión postglacial. El objetivo de este estudio es analizar la estructura de rodal y de edades de un bosque de *Nothofagus pumilio* establecido posterior al retroceso de los glaciares Chico y O'Higgins en los Campos de Hielo Sur, Chile. A lo largo de un transecto, que recorre parte de las cuencas de ambos glaciares, se establecieron diez parcelas de 600 m² (20 x 30 m) con parcelas de 200 m² (20 x 10 m) y 4 m² (2 x 2 m) en su interior, desde las que se obtuvo información referida a la estructura de rodal, estructura vertical y horizontal, y presencia de regeneración inicial y avanzada. Las edades de los árboles fueron estimadas a partir de un modelo de regresión que usó como variables independientes el diámetro a la altura del pecho y el estado de desarrollo de los árboles. Las distintas situaciones estructurales se ordenaron a lo largo de la cronosecuencia a través de una reparametrización de la función de densidad de probabilidad de Weibull.

Los resultados muestran que el bosque de *N. pumilio* corresponde a un bosque maduro que se desarrolla sobre dos condiciones ecológicas: una situación favorable a sotavento, que presenta estructuras heterogéneas con árboles que pueden alcanzar grandes dimensiones y edades; y otra menos favorable a barlovento, que presenta estructuras coetáneas. Además, la regeneración se desarrolla de manera abundante a sotavento, debido a la menor exposición a vientos desecantes y a la mayor presencia de árboles sobremaduros productores de semillas y en desmoronamiento, que permiten la llegada al piso del bosque de montos mayores de luz y precipitaciones.

El bosque sigue el mismo patrón de desarrollo natural de los bosques maduros dominados por *Nothofagus*, encontrándose en la fase de exclusión de fustes a barlovento, y regeneración, crecimiento óptimo y envejecimiento (todas con desmoronamiento) a sotavento. Estas diferencias estructurales se deben a distintos disturbios que han afectado el área, siendo el sector a barlovento afectado por eventos de perturbación de gran escala (retrocesos glaciales recientes y vientos masivos) y el sector a sotavento modificado por disturbios de pequeña y mediana escala, tales como caídas individuales, deslizamientos de tierra e incendios.

Palabras clave: Estructura de bosques, *Nothofagus pumilio*, cronosecuencia, fases de desarrollo de rodal, Campos de Hielo Sur-Chile.

ABSTRACT

The study of chronosequences allows to interpret the succession processes of vegetation, especially those that happen after the occurrence of large-scale disturbances, as the retreat of glaciers. These disturbances generate a mosaic of stands with different structural patterns, that can provide insights into how postglacial succession processes occur. The aim of this study is to analyze the stand and age structure of a *Nothofagus pumilio* forest established after the retreat of Chico and O'Higgins glaciers in the Southern Icefields, Chile. Along a transect, that crosses part of the basins of both glaciers, ten plots of 600 m² (20 x 30 m) were established with plots of 200 m² (20 x 10 m) and 4 m² (2 x 2 m) in their inside. Information related to stand structure, vertical and horizontal structure and presence of initial and advanced regeneration were collected from them. Tree ages were estimated from a regression model that used as independent variables the diameter at breast height and development state of trees. The different structural situations were ordered along the chronosequence through a re-parametrization of Weibull probability density function.

The results show that the *N. pumilio* forest is a mature forest that develops on two ecological conditions: a favorable situation to leeward, that presents heterogeneous structures with trees that can reach large dimensions and ages; and another less favorable to windward, that presents even-aged structures. Furthermore, regeneration develops abundantly to leeward, due to a less exposure to desiccant winds and to the greater presence of over-mature seed-producing and decaying trees, that allow larger amounts of light and rainfall can reach the forest floor.

The forest follows the same pattern of natural development of *Nothofagus*-dominated old-growth forests, being in stem exclusion stage to windward and regeneration, optimal growth and aging (all with break-down phase) to leeward. These structural differences are due to different disturbances that have affected the area, with the windward sector being affected by large-scale disturbance events (recent glacial retreats and massive winds) and the leeward sector modified by small- and medium-scale disturbances, as tree-falls, landslides and fires.

Key words: Forest structure, *Nothofagus pumilio*, chronosequence, stand development stages, Southern Icefields-Chile.

1 INTRODUCCIÓN

Los campos de hielo patagónicos, ubicados en el extremo suroeste de América del Sur, han sido reconocidos como una de las principales masas de hielo de las zonas templadas en el planeta (Warren y Sugden, 1993), principalmente por su gran extensión y por estar compuestos por una gran variedad de glaciares. Una gran parte de estos glaciares se encuentran en un franco proceso de desglaciación, como consecuencia del calentamiento global (Casassa *et al.*, 1997; Carrasco *et al.*, 1998; Rivera y Casassa, 2000; Iturraspe y Strelin, 2002; CEC, 2011). Este fenómeno ha generado cambios directos e indirectos sobre las características del suelo y del clima en diversas partes del mundo (Matthews, 1999), exponiendo amplias áreas de suelo desnudo al proceso de colonización biológica (Chapin *et al.*, 1994).

Los procesos de sucesión de una comunidad vegetal generalmente son prolongados, por tanto, necesitan ser estudiados a escalas temporales amplias. Una de las herramientas que permite interpretar los cambios de la vegetación en el largo plazo es el estudio de las cronosecuencias (Pickett, 1989), los cuales se han aplicado especialmente en fases de sucesión primarias (Walker *et al.*, 2010).

Bajo este contexto, numerosos estudios ofrecen amplia información sobre la dinámica de los bosques, siendo bien conocidos los procesos de colonización y de sustitución de las especies (Schmidt *et al.*, 2008). Sin embargo, en Chile los estudios sobre esta materia se encuentran enfocados principalmente en bosques dominados por especies del género *Nothofagus* ubicados en los valles glaciares de la Región de Magallanes (Dollenz, 1991; Armesto *et al.*, 1992; Moore y Pisano, 1997; Henríquez, 2002; Dollenz *et al.*, 2012), siendo extremadamente escasos los estudios de la vegetación en zonas de retroceso de glaciares en latitudes medias del país, principalmente en lo que respecta a la caracterización de estructuras de rodales y de edades de la especie *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (lenga) en diferentes estados de desarrollo.

Estos estados o fases de desarrollo se pueden analizar desde el punto de vista de la estructura de rodales y de edades, siendo los principales factores que determinan este tipo de estructuras las características del suelo y del clima, las características y estrategias de las especies y los efectos de los disturbios sobre la dinámica del bosque (Matthews, 1992; Veblen *et al.*, 1996; Veblen *et al.*, 2004; Pollmann y Veblen, 2004; Promis, 2013), así como factores intrínsecos a los procesos dinámicos del bosque (Matthews, 1992; Promis, 2013). Por tanto, las variaciones que producen los retrocesos de los glaciares sobre los factores ambientales y edáficos de un área podrían generar cambios en la estructura de la vegetación que se establece sobre ellas, formando un mosaico de rodales y bosquetes con diferentes patrones estructurales.

El conocimiento de la estructura y dinámica de la vegetación puede proporcionar ideas sobre cómo ocurren los procesos de sucesión postglacial, sobre todo en zonas donde los avances y retrocesos de glaciares son de gran importancia (Armesto *et al.*, 1992). Por tanto, en este estudio se analizará la estructura de los bosques de *N. pumilio* establecidos en áreas

recientemente desglaciadas del tercio norte de los Campos de Hielo Sur en la Región de Aysén, a través del enfoque de las cronosecuencias.

1.1 El estudio de las cronosecuencias

La dinámica de bosques puede ser definida como el cambio en la estructura y composición de la vegetación a través del tiempo (Oliver y Larson, 1996). Su comprensión permite predecir las características futuras que tendrán los rodales en una determinada área y se puede analizar a través de dos enfoques: el primero relacionado al concepto de *cronosecuencia*, referido al muestreo de rodales de estructuras diferentes que representan los distintos estados de desarrollo sucesional (Pickett, 1989); y el segundo, a la *reconstrucción histórica de rodales* que resulta de la combinación de técnicas dendroecológicas y la historia de un sitio en particular, ocupando datos espaciales y temporales precisos (Gutiérrez, 2002).

La mayoría de los estudios de cronosecuencias sobre dinámica de la vegetación se han aplicado principalmente en fases de sucesión primaria (Walker *et al.*, 2010), es decir, sobre aquellas comunidades vegetales que se desarrollan en sustratos recién expuestos que carecen de vegetación preexistente (Clements, 1928), tales como las áreas desglaciadas recientemente (Matthews, 1992; Garibotti *et al.*, 2011), a pesar de las limitaciones propias de este enfoque (Pickett, 1989; Kitzberger *et al.*, 2000). En este sentido, Walker *et al.* (2010) señalan que las cronosecuencias son la única herramienta para interpretar los cambios en el ecosistema a escalas temporales extensas, principalmente los referidos al desarrollo de suelos y a la disponibilidad de nutrientes a través del tiempo, ya que se relacionan directamente con los procesos sucesionales de las comunidades de plantas (Richardson *et al.*, 2004; Bautista *et al.*, 2005; Gallardo *et al.*, 2012). Sin embargo, los investigadores también afirman que las cronosecuencias no se deberían utilizar cuando los sitios no se encuentran relacionados temporalmente de manera lineal o cuando tienen historias vegetales distintas (Walker y Del Moral, 2003), ya que difieren en condiciones (clima, topografía, geomorfología) que debiesen ser similares (Brady y Weil, 1999).

Por otro lado, los estudios sobre reconstrucción histórica de rodales también poseen restricciones en su aplicación, ya que dependen de muestreos intensivos y prolongados (Gutiérrez, 2002). A pesar de ello, Kitzberger *et al.* (2000) indican que ambos enfoques debieran ser integrados en los estudios sobre la dinámica de bosques.

1.2 Retroceso de glaciares y sucesión

Actualmente, el calentamiento global es uno de los principales factores que influyen en la dinámica de la vegetación en los ecosistemas glaciares y de montaña (Prentice, 1992; Körner 2005), puesto que en el último tiempo, en gran medida, ha determinado el acelerado retroceso que han sufrido los glaciares de los Andes Patagónicos (Casassa *et al.*, 1997; Carrasco *et al.*, 1998; Rivera y Casassa, 2000; Luckman y Villalba, 2001; Carrasco *et al.*, 2002; Iturraspe y Strelin, 2002; Masiokas *et al.*, 2010; CEC, 2011), exponiendo amplias áreas de suelo desnudo al proceso de colonización biológica (Chapin *et al.*, 1994; Garibotti *et al.*, 2011).

El establecimiento de la vegetación en este tipo de zonas, conocida como sucesión primaria, es iniciada por la colonización temprana de una cubierta de líquenes y musgos, que junto a la intemperización del sustrato bajo ellas, permite el desarrollo del suelo a través de la acumulación de partículas de suelo y materia orgánica (Clements, 1949; Glenn-Lewin *et al.*, 1992). Esta profundización de la capa de suelo permite una mayor concentración de humedad y nutrientes, favoreciendo el establecimiento de plantas con mayores requerimientos hasta alcanzar el desarrollo de una comunidad boscosa (Burbanck y Phillips, 1983; Uno y Collins, 1987; Glenn-Lewin *et al.*, 1992; Asselin *et al.*, 2006; Garibotti *et al.*, 2011; Christensen, 2014). En general, el proceso de desarrollo de una comunidad vegetal es un proceso lento y cíclico (Watt, 1947), demorando de cientos a miles de años (Asselin *et al.*, 2006). En este sentido, se esperaría que los procesos de sucesión que implican interacciones entre las diferentes comunidades vegetales que se desarrollan en áreas recientemente desglaciadas se produzcan en escalas temporales de largo plazo, hasta alcanzar un estado climácico (Clements, 1916; 1928; 1936; Whittaker, 1953) o de un bosque maduro en equilibrio dinámico (Picket y White, 1985; Peet y Christensen, 1987; Oliver y Larsson, 1996; Christensen *et al.*, 2007; Christensen, 2014).

1.3 Estructura y dinámica de bosques de *Nothofagus*

La estructura de los bosques de *Nothofagus* es modificada por el efecto de eventos de perturbación de gran escala (retroceso de glaciares, erupciones volcánicas, inundaciones) que remueven la totalidad de la vegetación preexistente y exponen al desnudo el suelo mineral, y pequeña escala, tal como la caída de pequeños grupos de árboles por viento (Bava y Rechene, 2004; Frangi *et al.*, 2004; Veblen *et al.*, 2004; González *et al.*, 2006).

En general, en terrenos de baja elevación o en condiciones de clima templado, las especies de *Nothofagus* compiten con otras especies arbóreas tolerantes a la sombra, tales como, *Laurelia sempervirens* (laurel), *Laureliopsis philippiana* (tepa), *Persea lingue* (lingue), *Aextoxicon punctatum* (olivillo) y algunas Mirtáceas, por lo que, la ocurrencia de eventos de perturbación de gran escala es de suma importancia para el establecimiento de la regeneración de las especies de este género. Por otro lado, los bosques de *Nothofagus* establecidos en latitudes y altitudes altas, o en sitios secos, no presentan especies tolerantes a la sombra, por tanto, el reemplazo sucesional de especies intolerantes a tolerantes es nulo, siendo capaces de regenerar luego de la ocurrencia de perturbaciones, siempre y cuando los claros de dosel sean lo suficientemente grandes como para permitir su desarrollo (Pollmann y Veblen, 2004; Veblen *et al.*, 2004).

En los ambientes dominados por una alta frecuencia de disturbios de gran escala, los patrones de desarrollo de rodal han sido bien caracterizados por el modelo general de reemplazo total descrito por Oliver (1981) y Oliver y Larson (1996) (Figura 1). Este modelo establece que luego de ocurrido un gran disturbio, estos bosques pasan típicamente a través de las etapas de:

- **Iniciación del rodal:** etapa donde nuevos individuos colonizan el espacio de crecimiento disponible hasta utilizarlo en su totalidad. Esta etapa posee una duración variable, desde menos de 5 años hasta sobre los 100 años, siendo la sucesión de la vegetación

luego del retroceso de un glaciar bastante lenta, debido a que a las plantas les cuesta establecerse producto de la baja disponibilidad de semillas y la escasa fertilidad del suelo.

- **Exclusión de fustes:** etapa donde los árboles compiten (inter o intraespecífica) por los recursos disponibles y no existe reclutamiento de nuevos individuos, debido a la expansión lateral de las copas de los árboles. Esta gran cobertura de árboles en el dosel superior además genera una reducción gradual de la cantidad de luz que llega al piso del bosque, aumentando los niveles de humedad del aire y disminuyendo los efectos erosivos y descascantes del viento. Es en esta etapa donde se produce la diferenciación de las copas en árboles dominantes y suprimidos, debido a las diferentes tasas de crecimiento que se relacionan directamente con las condiciones de micrositio, las edades de los árboles y la composición genética.
- **Reiniciación del sotobosque:** etapa donde ocurre el establecimiento de nuevas especies de herbáceas, arbustos y plántulas de árboles producto de la liberación del espacio de crecimiento generado a partir de la caída de ramas y árboles de grandes dimensiones, los que al desmoronarse arrastran a otros árboles agrandando los claros. Este proceso se acentúa gracias a la imposibilidad de las copas de los árboles remanentes por ocupar estos espacios, generando que las plantas del sotobosque se desarrollen a medida que hay más recursos disponibles; sin embargo, su crecimiento en altura no es acelerado, permitiendo que los árboles de las generaciones anteriores sigan dominando el dosel superior.
- **Madurez del bosque:** etapa alcanzada gracias a la ausencia de disturbios de gran escala y que se caracteriza por la caída frecuente de árboles del dosel superior e inferior, es decir, donde a partir de eventos de perturbación de pequeña escala, la dinámica está determinada por una dinámica de claros. En estos bosques, además existe una gran cantidad de troncos y madera sobre el suelo en distintos grados de descomposición, que promueven el desarrollo de densas áreas de hierbas, arbustos y regeneración avanzada.

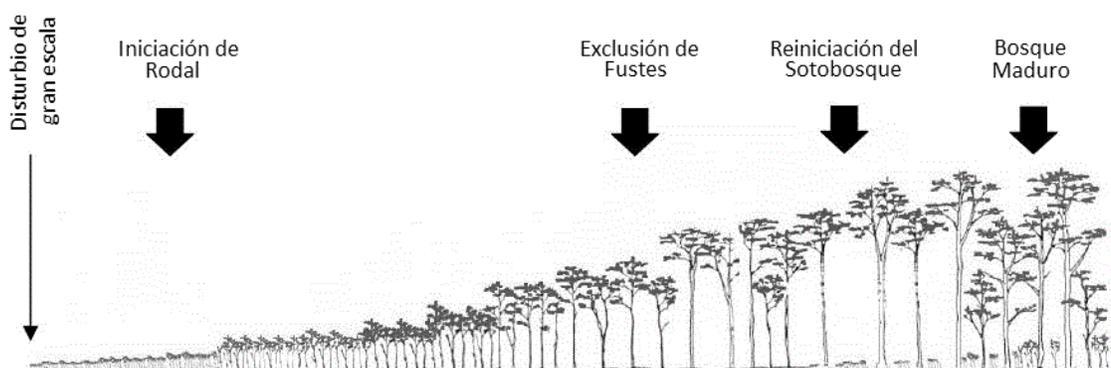


Figura 1. Esquema de las cuatro fases de desarrollo de rodal a partir del impacto de un disturbio de gran escala (Fuente: Promis, 2009)

Los bosques dominados por la especie *N. pumilio*, que se encuentran en estados avanzados de desarrollo, presentan un dosel cerrado que permite un reducido ingreso de radiación a los estratos inferiores (Pisano, 1977). En general, estos bosques corresponden a formaciones de

composición pura en el estrato arbóreo, con un estrato arbustivo y herbáceo escaso en abundancia y riqueza, y que de acuerdo con Schmidt y Urzúa (1982) se pueden encontrar como bosques multietáneos multiestratificados y como bosques de estructuras coetáneas que pasan por distintas fases de desarrollo de duración variable (Figura 2). Este ciclo natural de desarrollo de los bosques maduros de *N. pumilio* dura entre 200 a 250 años, en el cual las fases se repiten de manera similar a través del tiempo y se pueden diferenciar por la estructura y edad de los árboles que las componen, encontrándose las siguientes:

- **Fase de Regeneración:** fase que comprende desde el brote de las plántulas hasta los 60 años de los individuos, pasando por los estados de regeneración inicial (2 m de altura) a regeneración avanzada (alrededor de 6 m de altura). Se caracteriza estructuralmente por poseer un estrato inferior dominado por plantas de regeneración, que pueden establecerse y desarrollarse gracias a la disminución de la cobertura del dosel superior por efectos de un disturbio. Además, se produce una alta competencia por luz, lo que estimula el crecimiento en altura de las plantas. Al finalizar esta fase el sitio se encuentra totalmente cubierto por la regeneración, lo que se traduce en un máximo número de árboles por hectárea.

- **Fase de Crecimiento Óptimo:** comprende desde los 60 a 140 años. Se caracteriza por poseer árboles que se distribuyen en los estratos superior y medio, siendo el estrato inferior bastante escaso, producto de la cobertura máxima que impide el surgimiento de la regeneración. Debido a lo anterior la distribución diamétrica de los árboles en esta etapa se asemeja a la de un bosque coetáneo. Además, en esta etapa existe una fuerte competencia entre los árboles por alcanzar el estrato superior, lo que genera un crecimiento máximo.

- **Fase de Envejecimiento:** corresponde al periodo entre los 140 a 220 años. Se caracteriza estructuralmente por constituirse por un dosel único formado por árboles del dosel superior, cuya vitalidad y crecimiento se pierden progresivamente. La superficie foliar también disminuye producto del envejecimiento de las copas, lo que posibilita el ingreso de la luz solar a estratos inferiores del bosque y el surgimiento de algunos individuos de regeneración, que terminarán muriendo producto de los montos insuficientes de luz que llegan al piso del bosque. A pesar de la pérdida de vitalidad y crecimiento, en esta fase se alcanzan los valores máximos de volumen y área basal por hectárea.

- **Fase de Desmoronamiento:** período posterior al envejecimiento y hasta la muerte natural de los individuos (350 años o más) producto de un estado sobremaduro, el cual conlleva una pudrición generalizada, pérdida de biomasa y caída total o parcial de los individuos. Este proceso de destrucción del estrato superior y la consecuente disminución progresiva de la cobertura arbórea mejora las posibilidades de surgimiento y crecimiento de la regeneración natural, ya que ésta depende en gran medida de la cantidad de luz que llega al piso debido a su intolerancia a la sombra. En este sentido, esta fase se caracteriza estructuralmente por constituirse por un dosel superior en desmoronamiento y un estrato medio e inferior dominado por plantas de regeneración.

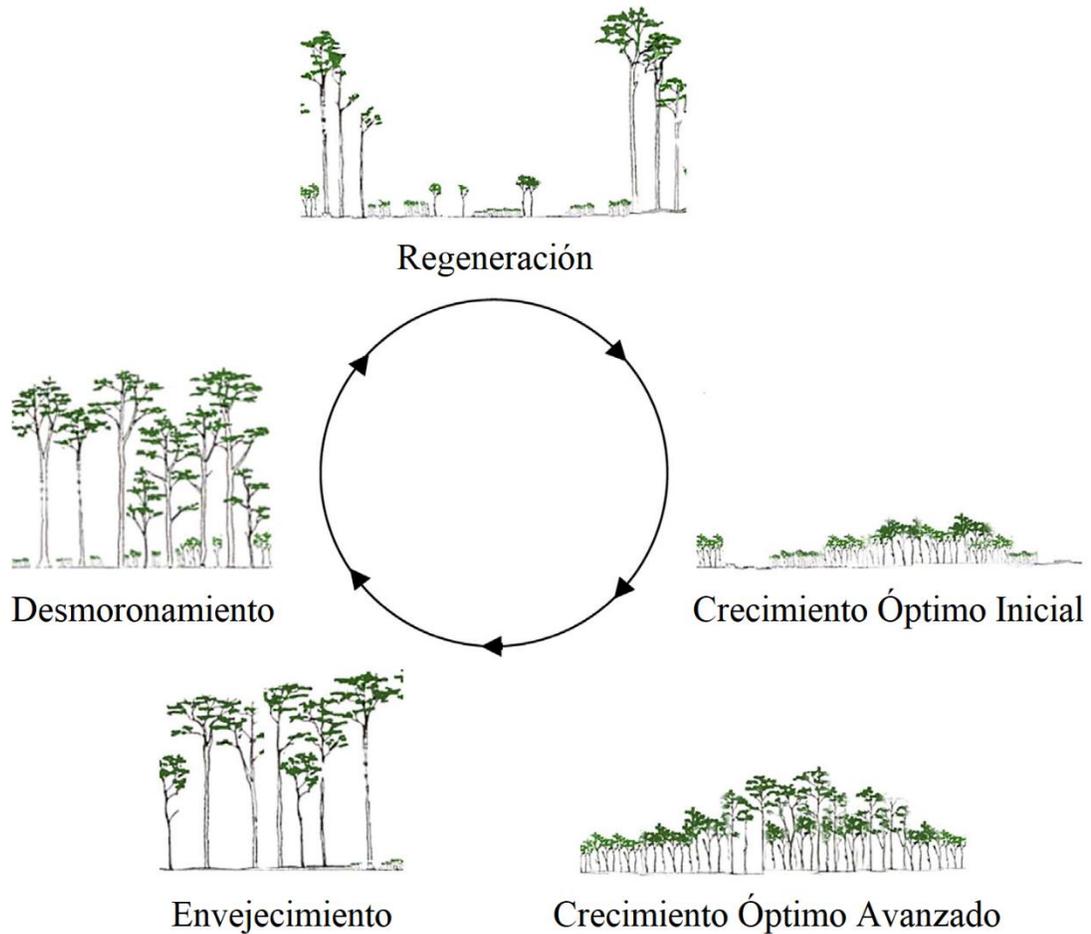


Figura 2. Esquema de las fases de desarrollo de rodal determinada por la dinámica de claros formados a partir de eventos de perturbación de pequeña escala (Fuente: Promis, 2009).

1.4 Regeneración en bosques de *N. pumilio*

En bosques vírgenes de *N. pumilio* la presencia y el establecimiento de plantas de regeneración son normalmente buenos y aumentan en rodales con senescencia y muerte de árboles sobremaduros, o donde ocurren disturbios exógenos, siendo menor el establecimiento en rodales con coberturas mayores (Schmidt y Urzúa, 1982). A pesar de esta tendencia, también existen menores establecimientos de plantas de regeneración en rodales con grandes aberturas, debido a la desecación provocada por la exposición continua a los vientos (Roig *et al.*, 1985).

La estrategia reproductiva de *N. pumilio* corresponde a un banco de plantas de regeneración, la cual se renueva periódicamente en función de los periodos de producción de semillas (Torres *et al.*, 2015) y que se adecúa bastante bien a las condiciones ambientales locales, considerando que la especie carece de propagación vegetativa (González *et al.*, 2006). Este banco de plantas de regeneración, que no supera los 20 cm de altura, puede vivir bajo bosques maduros por largos periodos de tiempo hasta que alguno de los árboles del dosel superior se

desmorone (Schmidt y Urzúa, 1982; Armesto *et al.*, 1992; Rebertus y Veblen, 1993; Veblen *et al.*, 1996; Martínez-Pastur *et al.* 2017a), permitiendo el ingreso de montos mayores de luz y de las precipitaciones (Martínez-Pastur *et al.*, 2011a).

El crecimiento y desarrollo de la regeneración natural durante los primeros años luego de su establecimiento en los claros, depende de la disponibilidad de luz en sitios méxicos y de la disponibilidad de agua en sitios xéricos (Coomes y Grubb, 2000; Heinemann *et al.*, 2000; Heinemann y Kitzberger, 2006; Martínez-Pastur *et al.*, 2007; Martínez-Pastur *et al.*, 2011b; López *et al.*, 2012; Martínez-Pastur *et al.*, 2017a). Sin embargo, luego de ocurridos 20 a 35 años de la apertura de los claros, en ambos tipos de sitio el factor limitante es la luz, debido a que *N. pumilio* requiere altos niveles de ella para su desarrollo (Mutarelli y Orfila, 1971; Donoso, 1983). En este sentido, la evolución de los renuevos está muy asociada al tamaño del claro que la originó y a las condiciones de cobertura del dosel adulto (Bava y Rechene, 2004), debido a que la cobertura controla la cantidad, calidad, y la distribución espacial y temporal de la luz en el bosque, e influye en la intercepción de la lluvia y en los movimientos del aire al interior del bosque, condicionando la disponibilidad de agua, la humedad del aire y del suelo, la temperatura, el viento y la evapotranspiración en el bosque (Novoa, 1998; Promis, 1999; Martínez-Pastur *et al.*, 2011b).

Por otro lado, la capacidad de las plantas de regeneración para sobrevivir y crecer en diferentes ambientes también depende de las interacciones que se producen entre sus órganos aéreos y subterráneos con respecto a la disponibilidad de los recursos (Paz, 2003). Por lo tanto, si las plantas se adaptan a estas limitantes, ajustando el posicionamiento y alocaación de sus órganos absorbentes (Grime, 1979; Chan *et al.*, 2003), éstas se desarrollan con normalidad, de otra manera, su crecimiento no es óptimo y terminan muriendo (Gleeson y Good, 2003).

1.5 Objetivos

1.5.1 Objetivo General

Analizar la estructura de rodal y de edades en bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser establecidos en la Península La Carmela luego del retroceso de los glaciares Chico y O'Higgins, en la Región de Aysén.

1.5.2 Objetivos Específicos

- Describir y cuantificar atributos de estructura de rodales y edades de árboles a partir del análisis de parcelas establecidas a lo largo de posibles cronosecuencias.
- Caracterizar las plantas de regeneración en parcelas establecidas a lo largo de posibles cronosecuencias.
- Analizar tendencias en cambios de atributos estructurales y de regeneración a lo largo de las cronosecuencias.

2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El área de estudio se localiza en la península La Carmela ubicada en el tercio norte de los Campos de Hielo Sur, comuna de O'Higgins, Provincia del Capitán Prat, Región de Aysén. La península se ubica geográficamente entre los 48° 54' y 48° 55' S y 72° 58' y 73° 02' O y limita con el Lago O'Higgins hacia el norte y oeste, con el Lago Chico hacia el este y con el Parque Nacional Bernardo O'Higgins hacia el sur. El área estudiada comprende fundamentalmente los bosques de *N. pumilio* establecidos a lo largo del portezuelo que cruza las cumbres de la península, entre los 200 y 1.000 m.s.n.m. (Figura 3).

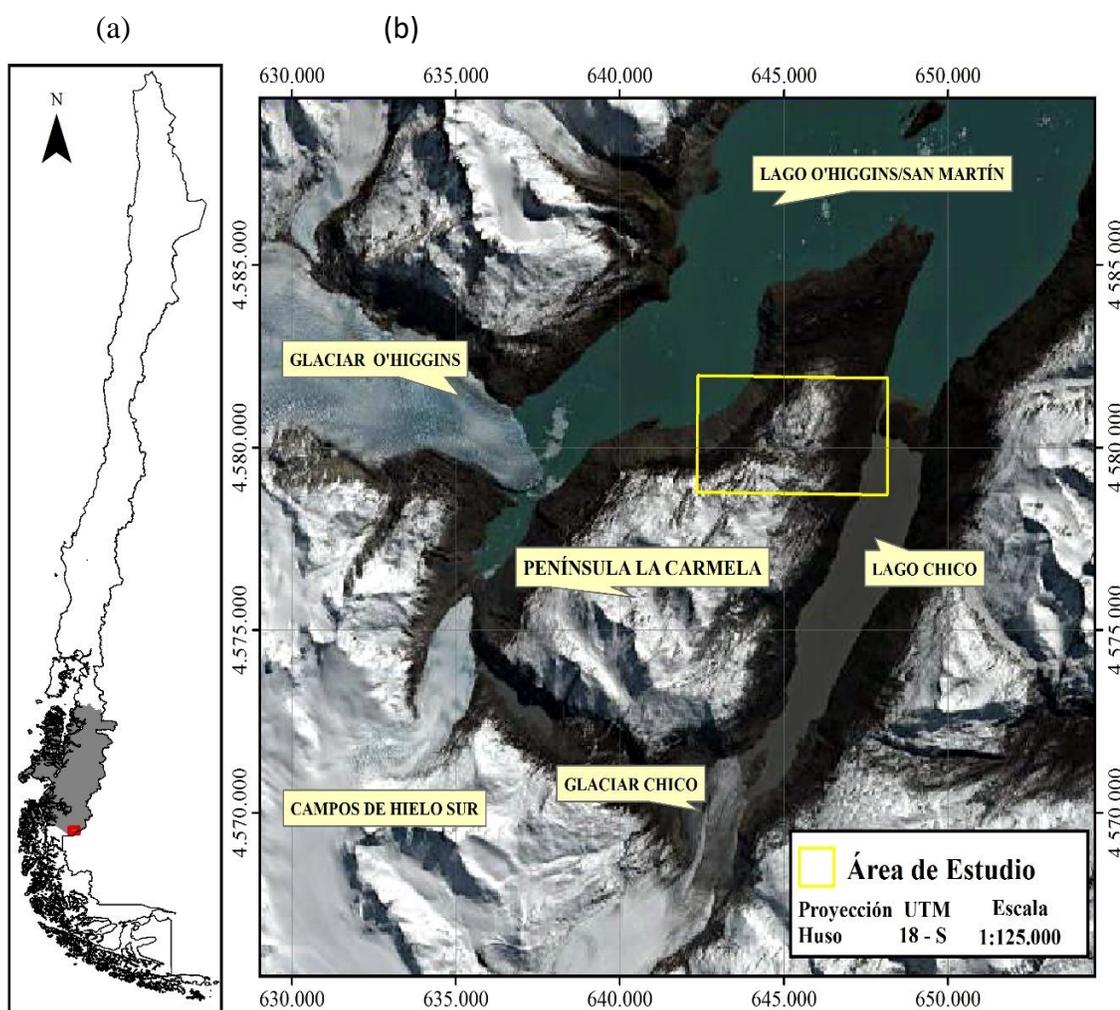


Figura 3. Ubicación del área de estudio a nivel nacional (a) y a nivel local (b). La sección sombreada en (a) corresponde a la Región de Aysén y la marca roja al área donde se realizó el estudio. El recuadro amarillo en (b) corresponde a la sección del bosque de *N. pumilio* estudiado.

El sector se encuentra inmerso dentro de la Ecorregión Boreal Húmeda Fría de Aysén (Dfk'c) (SAG, 2001). El clima local se encuentra muy influenciado por la proximidad a los campos de hielo y por la orografía, la cual determina un fuerte gradiente regional en las precipitaciones de oeste (más de 1.000 mm/año) a este (de 500 a 700 mm/año). Las precipitaciones se distribuyen de manera homogénea durante todas las estaciones, nevando durante el invierno. La nieve se acumula por encima del sistema morrénico que flanquea los niveles superiores de la península, debido a las pendientes suaves y las mejores condiciones morfológicas y térmicas allí presentes (Iturraspe y Strelin, 2002). Las temperaturas medias del aire se encuentran entre los 5 a 8 °C, con máximas que pueden superar los 10 °C en el mes más cálido y mínimas que pueden alcanzar hasta los -2,5 °C en el mes más frío (Uribe *et al.*, 2012).

El relieve actual de la península ha sido modelado por una serie de procesos geomorfológicos desencadenados por factores geográficos erosivos tales como la acción glacial, fluvial y eólica. Estos factores erosivos han actuado en diferentes intensidades alrededor de la península (Enrique Zamora¹, comunicación personal), por lo que es posible dividir el origen geomorfológico de la península en dos sectores de interés: ladera noroeste (cuenca del Lago O'Higgins) y ladera sureste (cuenca del Lago Chico).

En la ladera noroeste de la península los terrenos han sido afectados por una intensa actividad morfogénica, debido a un mayor rigor de los factores climáticos (principalmente por la exposición al viento), a una mayor actividad fluvial y a un desglaciamiento más reciente. Esto ha ocasionado el desarrollo de extensas cárcavas y la generación de dunas supramorrénicas. Además, cabe destacar la presencia de depósitos morrenicos en el sector, ubicados alrededor de los 720 y 780 m.s.n.m. (Iturraspe y Strelin, 2002).

Por otro lado, en la ladera sureste de la península las condiciones climáticas son menos rigurosas, por lo que existe una mayor estabilidad de las pendientes y del desarrollo de suelos, en comparación con la ladera noroeste (Iturraspe y Strelin, 2002). Según Herrera (2005) en este sector los procesos periglaciares son los principales modeladores en las zonas altas y distales de la cuenca. La misma autora identificó la presencia de tres arcos morrénicos laterales, encontrándose uno de ellos sumergido en el Lago Chico.

La topografía del área de estudio es montañosa, con pendientes que varían entre 5 a 120% y altitudes que alcanzan cotas máximas del orden de los 1.700 m.s.n.m. Sobre algunos faldeos altos se conservan algunos glaciares pequeños y nichos de nivación que alimentan pequeñas cuencas hídricas (Iturraspe y Strelin, 2002).

La vegetación boscosa crece de manera favorable a sotavento de los cordones montañosos, principalmente en las laderas de exposición este, las cuales se encuentran influenciadas únicamente por el glaciar Chico. En estos sectores el límite de la vegetación arbórea se sitúa a los 1.100 m.s.n.m. Por otro lado, sobre sectores occidentales de la península, es decir, en laderas influenciadas por el glaciar O'Higgins y los fuertes vientos que proceden desde el oeste, la vegetación arbórea se sitúa hasta los 950 msnm (Iturraspe y Strelin, 2002).

¹Enrique Zamora, Geógrafo, Director Ejecutivo del Instituto Chileno de Campos de Hielo (ICCH).

2.2 Métodos

La información base utilizada para el desarrollo de esta investigación fue colectada durante el mes de febrero, en el marco de la versión 2016 de las expediciones a áreas glaciares y periglaciares del país realizadas por el Subprograma Ciencia Joven del Instituto Chileno de Campos de Hielo Sur.

2.2.1 Muestreo

Luego de realizar un recorrido exhaustivo por el área de estudio, se estableció la presencia de una posible cronosecuencia localizada a partir de un gradiente de retroceso de los glaciares Chico (ladera sureste de la península) y O'Higgins (ladera noroeste de la península). Sobre ella se realizó una caracterización de los individuos arbóreos encontrados para facilitar su posterior registro. Los árboles fueron clasificados en las siguientes categorías de tamaño

Regeneración inicial	individuos menores a 1,3 m de altura.
Regeneración avanzada	individuos mayores a 1,3 m de altura y con diámetros a la altura del pecho (DAP) menores a 5 cm.
Adultos	individuos mayores a 1,3 m de altura y con DAP mayores o iguales a 5 cm.

Los individuos pertenecientes a esta última categoría de tamaño, además se diferenciaron considerando la rugosidad de sus cortezas, la que se relacionó a la etapa de desarrollo en la que se encontraban, de esta manera se sub-clasificaron en: (1) adultos juveniles si poseían una corteza lisa, (2) adultos maduros si su corteza estaba arrugada y (3) adultos sobremaduros si su corteza se encontraba desgarrada.

La información requerida para analizar la estructura de rodal de los bosques de *N. pumilio* de ambos sectores se obtuvo del levantamiento de parcelas de 600 m² (20 x 30 m). Estas parcelas se dispusieron cada 500 m a lo largo de la cronosecuencia, desarrollándose en total 10 parcelas de muestreo, las cuales se diferenciaron en parcelas de sotavento (S1 a S5) si se encontraban en la ladera sureste y parcelas de barlovento (B1 a B5) si estaban en la ladera noroeste (Figura 4). En ellas se registraron tanto los individuos adultos presentes, el DAP, la altura y la etapa de desarrollo, como las variables geomorfológicas y topográficas de los sitios (pendiente, forma de la pendiente, exposición y altitud, Apéndice I).

La información requerida para realizar los perfiles horizontales y verticales del bosque estudiado se obtuvo a partir de sub-parcelas de 200 m² (20 x 10 m), ubicadas al interior de las parcelas de muestreo. En cada sub-parcela se midió la ubicación en el plano de cada árbol adulto encontrado, anotando las coordenadas (x, y) del fuste y de la copa, y registrando su altura total, altura de copa y diámetro de copa (en las cuatro direcciones cardinales).

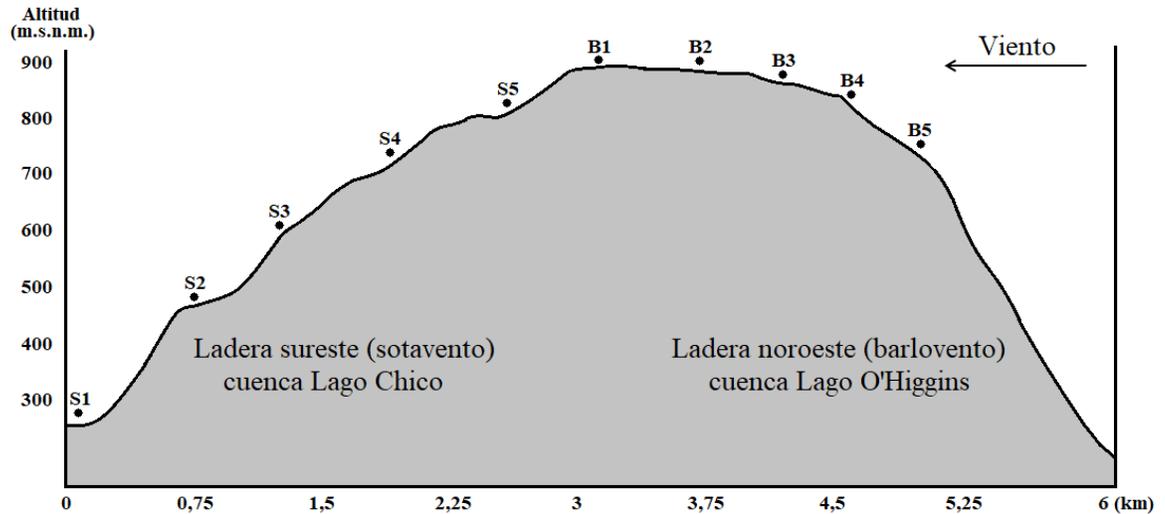


Figura 4. Distribución de las parcelas de muestreo en el área de estudio, península La Carmela. Parcelas ubicadas a sotavento (ladera sureste) se indican con letra S y aquellas ubicadas a barlovento (ladera noroeste) con letra B. Perfil topográfico dibujado a partir de una imagen Google Earth.

Para analizar la estructura de edades de árboles se realizó una colecta de tarugos. Los tarugos se extrajeron de árboles representantes de las clases diamétricas superiores a 5 cm de DAP (individuos adultos), que poseyeran un fuste recto y un buen estado sanitario. Para cada parcela se seleccionaron 10 árboles con estas características y se taladraron a una altura lo más cercana a la base, en la medida que las condiciones del terreno lo permitieran. Se obtuvo una muestra total de 100 tarugos y para cada uno se registró el DAP del individuo taladrado.

Para estimar la densidad de las plantas de regeneración inicial se levantaron seis sub-parcelas de 4 m² (2 x 2 m) que fueron distribuidas de forma sistemática al interior de las parcelas de muestreo. La densidad de la regeneración avanzada, en cambio, se registró contabilizando directamente los individuos con estas características presentes en las parcelas de muestreo.

Además, se colectaron rodela de individuos de regeneración avanzada para estimar sus edades. Para la obtención de estas muestras se requirió el volteo de 10 árboles con estas características (número considerado representativo de las condiciones de la vegetación del lugar). Las rodela se obtuvieron de la base del ejemplar cortado y se registró el diámetro a la altura del cuello (DAC) y la altura del individuo.

2.2.2 Caracterización de la estructura

La estructura actual de cada una de las parcelas de muestreo se determinó, para la descripción de las distintas fases, en términos de diámetros promedios a la altura del pecho (cm), diámetros medios cuadráticos (cm), altura máxima (m), número de árboles por hectárea, área basal por hectárea (m²/ha), cobertura de copas por hectárea (m²/ha) y edad de los árboles (años). Para ello, se confeccionaron tablas de rodal e histogramas de distribución diamétrica y de edades con clases cada 5 cm y 10 años, respectivamente. Además, se realizaron perfiles

verticales y horizontales a escala para visualizar las diferencias en altura de los árboles y las coberturas de copas presentes en cada una de las parcelas.

A partir de los resultados estructurales encontrados en cada uno de los rodales caracterizados por las parcelas de muestreo se determinaron las fases de desarrollo según los conceptos de Schmidt y Urzúa (1982) y Oliver y Larson (1996) descritos con anterioridad.

2.2.3 Determinación y estimación de la edad de los árboles

La edad de los individuos arbóreos muestreados se determinó a partir del conteo de los anillos de crecimiento de cada muestra obtenida (tarugos o rodelas) con una lupa estereoscópica. Los tarugos se montaron en pilastras de madera dejando expuesta su cara transversal, la cual fue pulida hasta obtener una visión adecuada de los anillos de crecimiento. Los tarugos que presentaron pudrición central (en total, siete tarugos) no les fue determinada su edad. Por otra parte, las rodelas fueron pulidas en su cara inferior hasta obtener una visión adecuada de los anillos de crecimiento.

Para estimar las edades de todos los árboles adultos de cada una de las parcelas, se probaron diversos modelos de regresión que relacionaran de manera significativa, con un nivel de confianza del 95%, la edad de los árboles adultos muestreados con una o dos variables dasométricas independientes. En total, se probaron 25 modelos de regresión ajustados, entre simples, polinómicos y no lineales que modificaban el intercepto y las pendientes de las curvas (Cuadro 1, Apéndice II).

Producto de ello, se escogieron como variables independientes al DAP (variable continua), debido a la alta correlación r de Pearson que comparte con las edades observadas ($r = 0,78$; P -valor $< 0,05$), y el estado de desarrollo de los árboles (variable cualitativa), debido a la diferenciación que otorga a la estimación entre aquellos individuos que teniendo el mismo DAP discrepaban en la edad.

Cuadro 1. Modelos de regresión probados en el estudio para la estimación de la edad de los árboles del bosque de *N. pumilio*.

Lineal simple	X Cúbica	Exponencial	Otros ajustes no lineales que modifican interceptos y pendientes (16)
Lineal múltiple	X Logarítmica	Y Logarítmica X inversa	
X Cuadrática	X Inversa	Y Logarítmica X Logarítmica	

La selección de los modelos de regresión comprendió comparaciones en términos de ajuste, error y rangos de edades límites. Entre ellos, un P -valor en la tabla ANOVA menor que 0,05; un estadístico R -Cuadrado ajustado superior a 75%, el cual indica el porcentaje de la variabilidad que es explicada por el modelo; un error residual estándar lo más cercano a 0, el cual indica el valor de la desviación estándar de los residuos; un rango de edades mínimas y máximas que fueran cercanas a las encontradas y un comportamiento acorde a la distribución de los datos (Apéndice III).

Los mejores modelos de regresión que cumplieran estos requisitos se sometieron a las pruebas de Kolmogórov-Smirnov y Breusch-Pagan, para verificar si cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, respectivamente (Apéndice IV) y, por último, se compararon a través de la Prueba U de Mann Whitney, para verificar si existían diferencias significativas entre ellos a un nivel de confianza del 95% (Apéndice V). En este sentido, si no existían diferencias entre las medianas de los modelos se elegía por el modelo más simple. Se utilizó esta prueba debido a que los datos presentaban un comportamiento no paramétrico por falta de normalidad.

2.2.4 Caracterización de la regeneración

La caracterización de las plantas de regeneración inicial y avanzada en cada una de las parcelas de muestreo se determinó a través de su densidad (número de individuos por hectárea), alturas dominantes (cm) y edades promedio (años).

2.2.5 Análisis de cambios estructurales

Para definir el orden de las parcelas a lo largo de la cronosecuencia a partir de la fase de desarrollo en la que se encontraban, se analizaron cuantitativamente las distribuciones diamétricas y de edades de cada una de ellas. Esto se realizó a partir de una reparametrización de la función de densidad de probabilidad (fdp) de Weibull propuesta por Soto *et al.* (2010) (Ec. 1):

$$F(x) = \frac{\alpha}{\beta} \left(\frac{x}{\beta}\right)^{(\alpha-1)} \exp \left[-\left(\frac{x}{\beta}\right)^\alpha \right] \quad (\text{Ec. 1})$$

En la ecuación, x corresponde a la variable aleatoria (DAP o edades de los individuos arbóreos), α al parámetro de forma y β al parámetro de escala. Las ventajas de este modelo son la interpretación de sus parámetros y su versatilidad para adquirir diferentes formas de distribución dependiendo del valor que obtenga el parámetro α . En consecuencia, se puede obtener una distribución de tipo exponencial negativa (J-inversa) si $\alpha < 1$, una distribución normal con asimetría positiva si α obtiene valores mayores a 1 y menores a 3,5, y una distribución normal con asimetría negativa si $\alpha > 3,5$ (Bailey y Dell, 1973; Lorimer y Krug, 1983; Soto *et al.*, 2010). Por otro lado, el parámetro β delimita el percentil-63 de la distribución, por ejemplo, indica que el 63% de los árboles poseen un diámetro menor al valor de este parámetro (Bailey y Dell, 1973). El ajuste del modelo se realizó mediante el método de máxima verosimilitud en el programa estadístico R (R Development Core Team, 2017) y la asimetría de las distribuciones fue caracterizada mediante el índice de simetría (S_k).

3 RESULTADOS

3.1 Estructura del bosque de *N. pumilio*

El bosque de *N. pumilio* estudiado se presenta en distintas situaciones estructurales o fases de desarrollo. Estas situaciones, representadas por cada parcela de muestreo, poseen distribuciones diamétricas relativamente homogéneas y cada una se encuentra constituida por árboles pertenecientes a una, dos o hasta tres generaciones de edades distintas.

3.1.1 Estructura de rodales

Las diferentes situaciones estructurales encontradas en el bosque de *N. pumilio* ubicado en ambas laderas de la península y representadas por cada parcela de muestreo, exhiben densidades de árboles que van desde 616 hasta 2.900 árb/ha, en condiciones donde las áreas basales oscilan entre 20 y 93 m²/ha y las coberturas de copas varían entre 43 y 97%. A nivel de densidad de árboles por estado de desarrollo, el 32% de los árboles correspondieron a individuos juveniles, 58% a individuos maduros y sólo el 9% a individuos sobremaduros. Las parcelas con mayor densidad de árboles juveniles fueron las parcelas S1 y S5, concentrando el 27 y 29% de los árboles juveniles registrados, respectivamente. La parcela S4 fue la que presentó la mayor densidad de árboles sobremaduros, con el 37%. Los árboles maduros, en cambio, se presentaron de manera equitativa en todo el bosque (Cuadro 2).

Cuadro 2. DAP promedio (cm), diámetro medio cuadrático (cm), altura máxima (m), densidad de árboles (árb/ha), área basal (m²/ha) y cobertura de copas (%) de las parcelas de muestreo ubicadas en el bosque de *N. pumilio*.

Parcela	DAP medio (cm)	DMC (cm)	Altura máxima (m)	Densidad (árb/ha)				Área basal (m ² /ha)	Cobertura de copas
				Juveniles	Maduros	Sobremaduros	Total		
S1	9	12	14	1.533	83	50	1.667	20	43 %
S2	32	37	14	100	266	250	616	64	82 %
S3	18	22	17	716	1.350	100	2.166	85	93 %
S4	32	32	24	16	216	566	800	63	97 %
S5	13	18	15	1.633	1.066	200	2.900	70	86 %
B1	19	27	16	50	1.566	16	1.633	93	88 %
B2	20	24	11	300	1.416	100	1.816	83	77 %
B3	19	26	12	183	1.433	116	1.733	90	90 %
B4	18	22	11	350	1.600	66	2.016	75	74 %
B5	18	21	14	750	1.066	66	2.050	70	82 %

Las diferentes situaciones estructurales encontradas en el bosque de *N. pumilio* ubicado en ambas laderas de la península y representadas por cada parcela de muestreo, se visualizan en

las Figuras 5 y 6, a través de perfiles verticales y horizontales. En ellas se puede observar una variación de las alturas de los árboles que conforman el dosel superior de cada parcela que va desde los 10 hasta los 25 m, siendo la parcela S4 la situación que presentó los árboles con mayores alturas. Además, se puede advertir que la distribución horizontal de los árboles varía en cada parcela, encontrándose por lo general, árboles creciendo muy juntos entre sí y también situaciones en donde se pueden distinguir aberturas de dosel de gran tamaño (parcela S1).

A partir de las distribuciones por clases diamétricas de los árboles de *N. pumilio* (Figura 7) y los valores observados del diámetro medio cuadrático en las parcelas establecidas en la ladera sureste (sotavento) de la península (Cuadro 2), se pueden distinguir varias situaciones estructurales. En este aspecto, la parcela S1 que posee el valor de DMC más pequeño (12 cm) representa una situación estructural compuesta por una gran cantidad de árboles juveniles (93%) y muy pocos árboles sobremaduros o en estado de destrucción (3%). La parcela S5, en cambio, posee un valor de DMC de 18 cm, por lo que representa una situación un poco más avanzada debido a la mayor presencia de árboles maduros de las clases de diámetros intermedias (29%). Por otro lado, la parcela S3 representa una situación posterior, ya que se encuentran conformada en más del 50% por árboles de las clases diamétricas intermedias (DMC de 22 cm), que confieren a la distribución una forma de tipo normal. Por último, las parcelas S2 y S4 cuyos valores de DMC superan los 30 cm, representan situaciones estructurales más cercanas a un bosque maduro o en estado climácico, por encontrarse dominadas por árboles sobremaduros en etapas de desmoronamiento (39 y 65%, respectivamente).

A partir de las distribuciones por clases diamétricas de los árboles de *N. pumilio* (Figura 8) y los valores observados del diámetro medio cuadrático en las parcelas establecidas en la ladera noroeste (barlovento) de la península (Cuadro 2), se pueden distinguir dos situaciones estructurales. La primera representada por las parcelas B2, B4 y B5, las cuales poseen distribuciones diamétricas homogéneas al encontrarse conformadas en más de un 80% por árboles juveniles y maduros de las clases diamétricas intermedias (DMC entre 21 y 24 cm), y la segunda constituida por las parcelas B1 y B3, las cuales representan una condición un poco más avanzada que la anterior, al encontrarse compuestas por una mayor proporción de árboles superiores a 25 cm de DAP (DMC de 26 y 27 cm, respetivamente) que les confieren grandes valores en área basal.

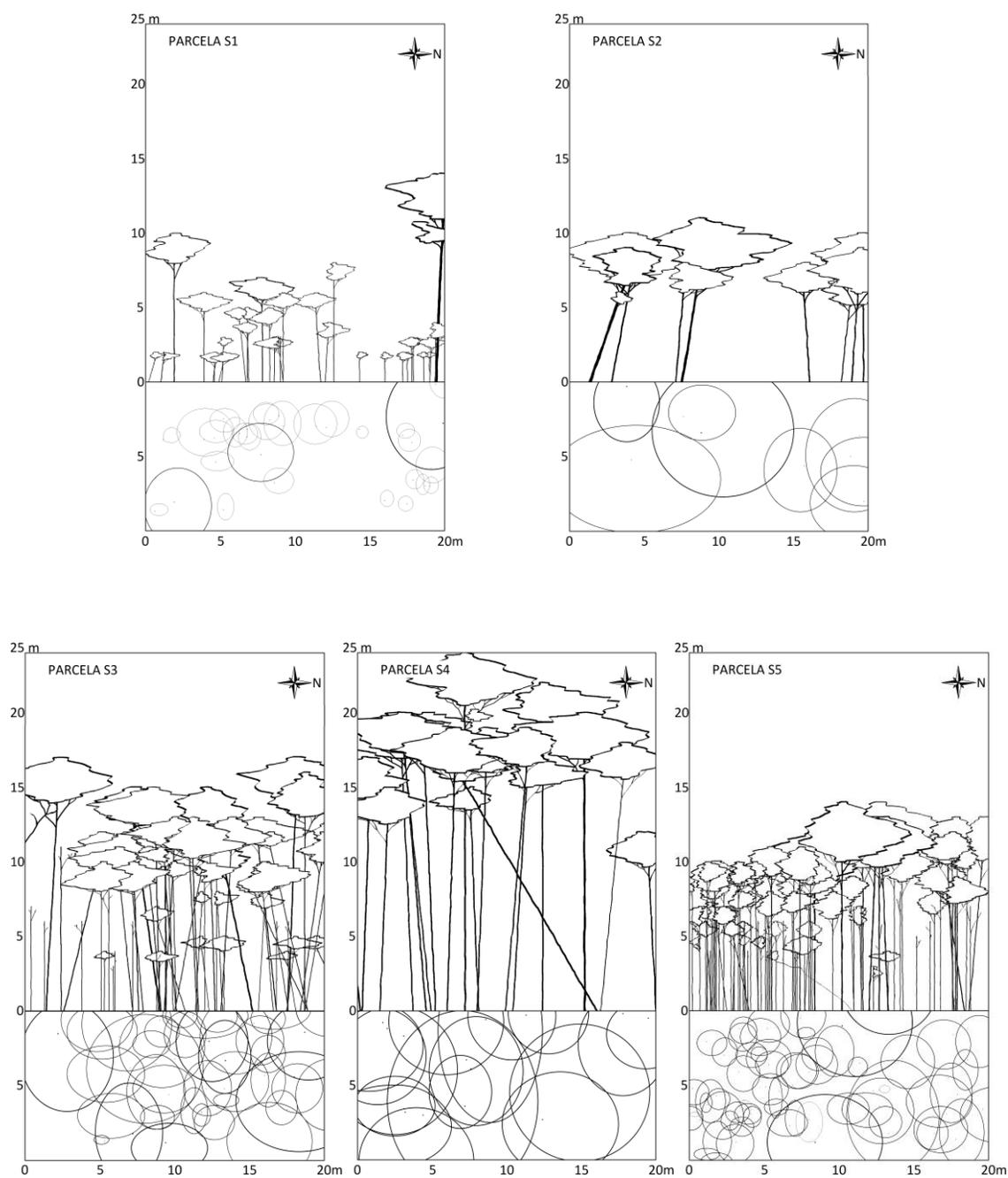


Figura 5. Cambios de estructura en el bosque de *N. pumilio* de la ladera sureste, a través de perfiles verticales y horizontales. Península La Carmela, Región de Aysén.

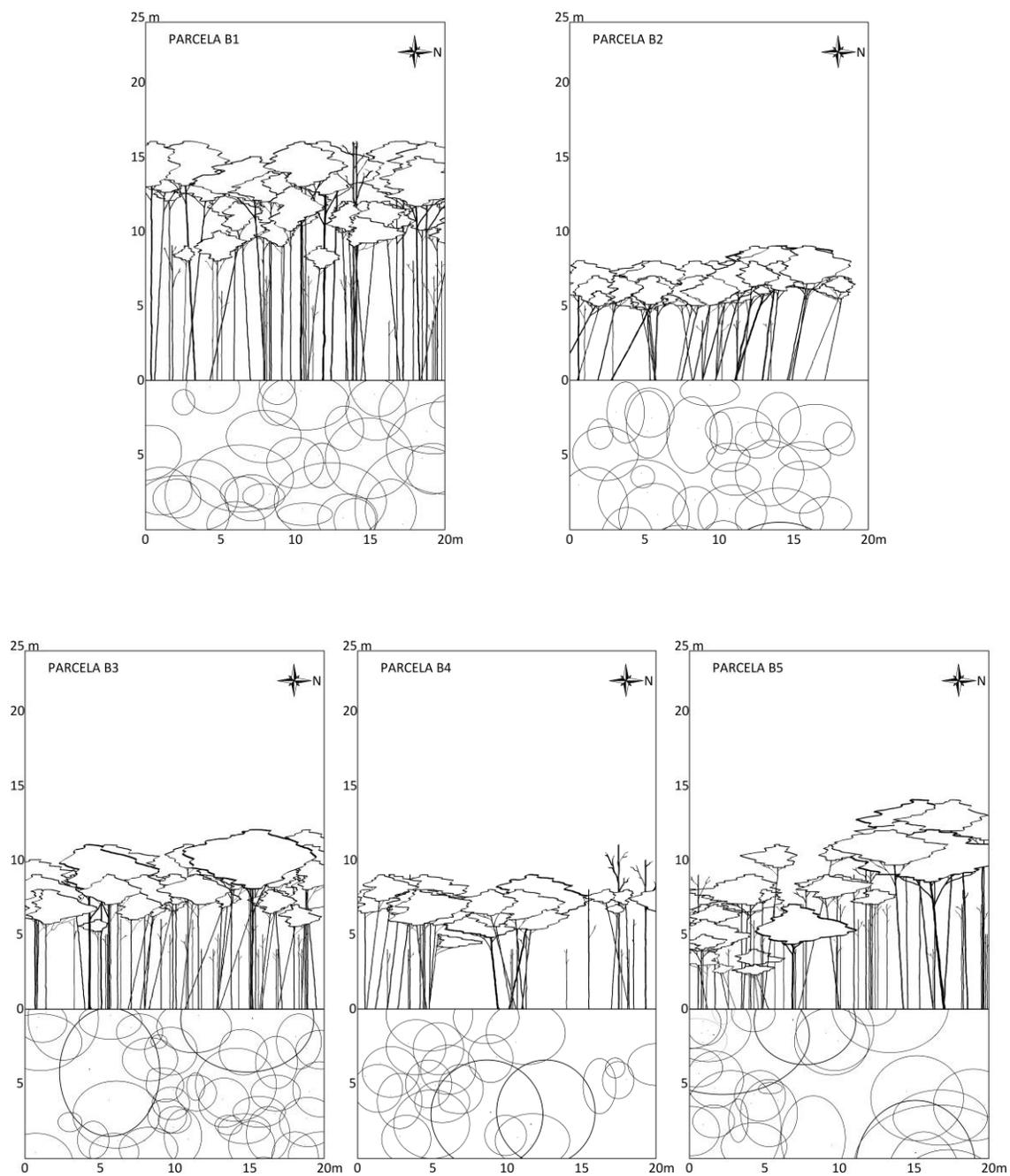


Figura 6. Cambios de estructura en el bosque de *N. pumilio* de la ladera noroeste, a través de perfiles verticales y horizontales. Península La Carmela, Región de Aysén.

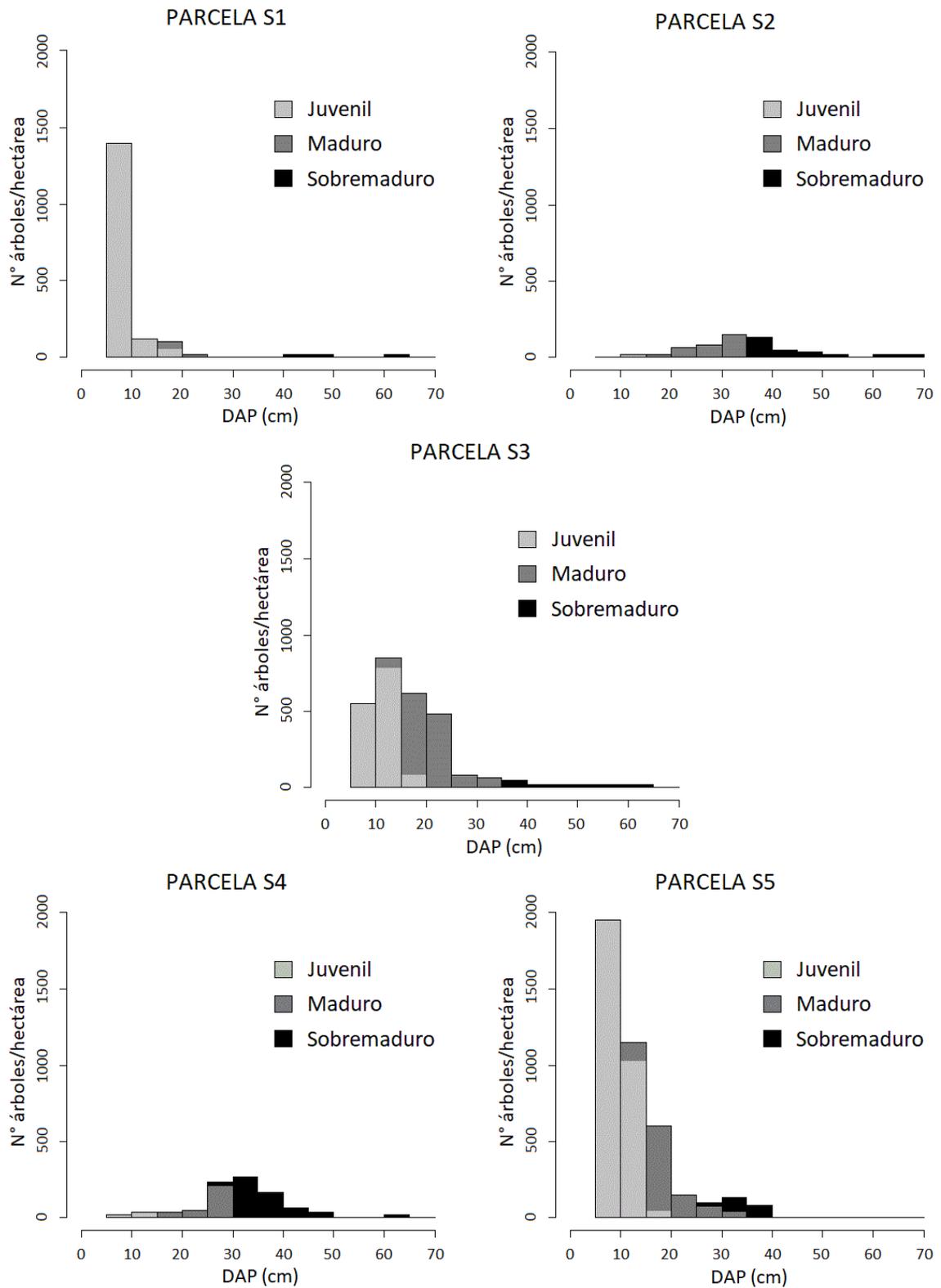


Figura 7. Distribuciones diamétricas de las parcelas de muestreo por estado de desarrollo de árboles para el bosque de *N. pumilio* establecido en la ladera sureste de la península La Carmela, Región de Aysén.

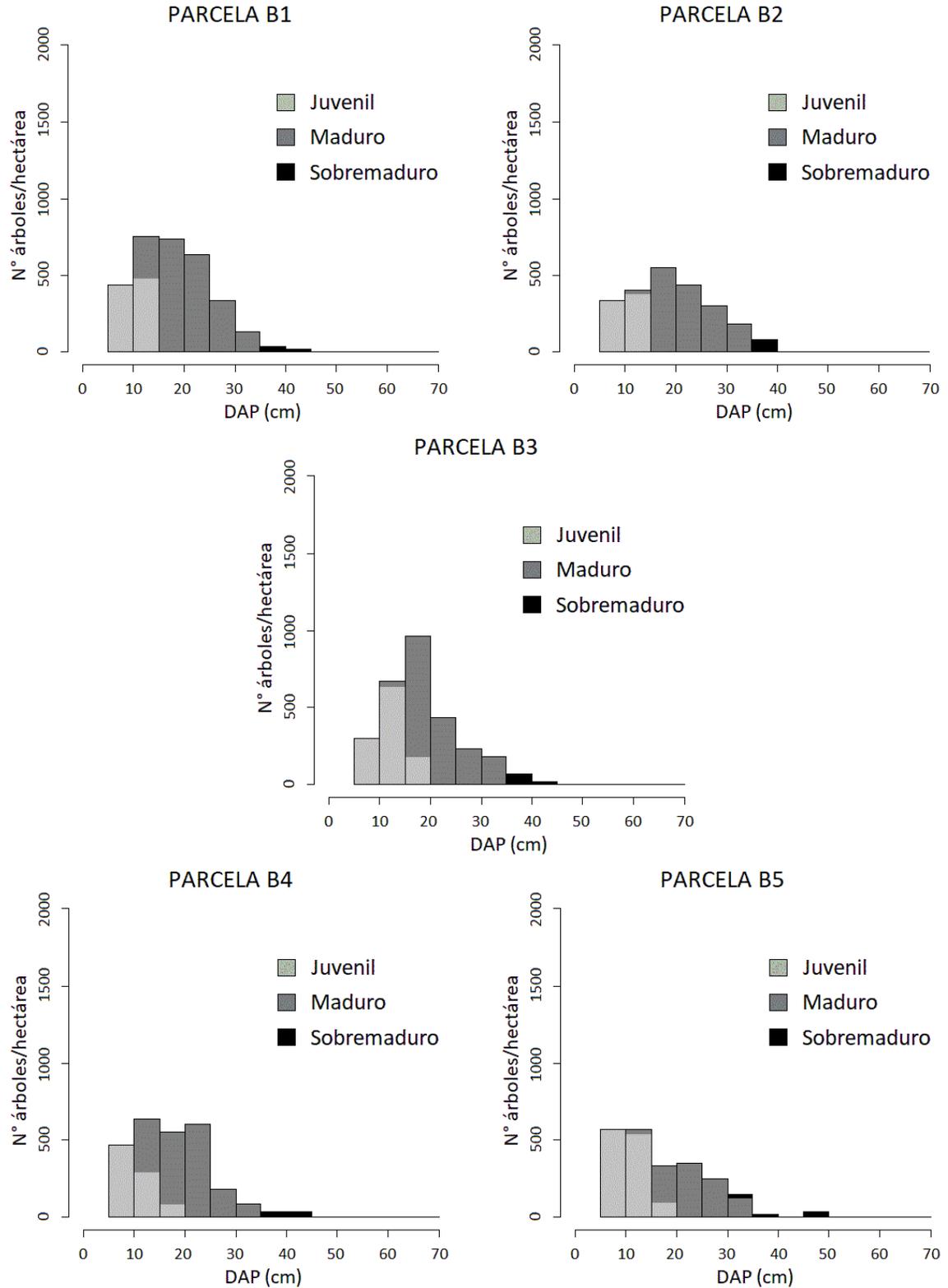


Figura 8. Distribuciones diamétricas de las parcelas de muestreo por estado de desarrollo de árboles para el bosque de *N. pumilio* establecido en la ladera noroeste de la península La Carmela, Región de Aysén.

3.1.2 Estimación de edades de árboles

Los modelos de regresión con parámetros estadísticos y rangos de edades críticas (mínimas y máximas) óptimos son los de tipo exponencial, tanto aquel en que solo varía en intercepto como aquel en que varía en intercepto y pendiente (Apéndice III). En general, el modelo más complejo entregó la mejor estimación de la edad de los árboles del bosque de *N. pumilio* estudiado (Prueba U de Mann Whitney, $\alpha < 0,05$, Apéndice V). Este modelo utiliza para la estimación de las edades de los árboles, como variable independiente el DAP (cm) y el estado de desarrollo de los árboles (juveniles, maduros y sobremaduros) (Figura 9).

Las ecuaciones de las curvas de regresión para cada estado de desarrollo arbóreo se presentan a continuación:

$$Y (\text{juveniles}) = \exp (1,380299 + 0,181564 * X) \quad (\text{Ec. 2})$$

$$Y (\text{maduros}) = \exp (4,325416 + 0,021216 * X) \quad (\text{Ec. 3})$$

$$Y (\text{sobremaduros}) = \exp (3,98252 + 0,032655 * X) \quad (\text{Ec. 4})$$

Donde, X corresponde a la variable independiente DAP (cm) e Y a la edad estimada de los árboles (años). Es importante señalar que la bondad del ajuste se limita al rango de datos medidos experimentalmente, en otras palabras, las curvas se acotan a rangos de DAP en donde se obtiene una estimación correcta de la edad. En este sentido, las curvas de estimación de la edad se restringen para la Ecuación 2 a individuos con DAP entre 5 a 15 cm, para la Ecuación 3 a individuos con DAP entre 10 a 35 cm y para la Ecuación 4 a individuos con DAP entre 34 a 47 cm (Figura 9).

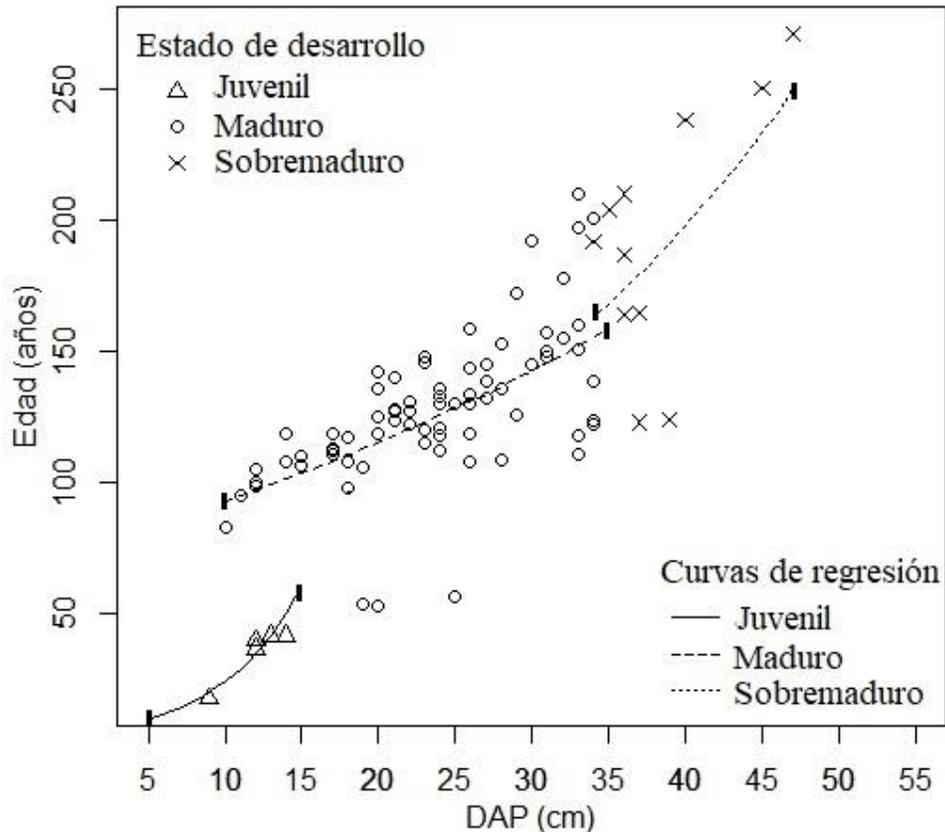


Figura 9. Estimación de la edad de los árboles del bosque de *N. pumilio* a partir del DAP y el estado de desarrollo arbóreo, utilizando un modelo de regresión de tipo exponencial que varía en intercepto y pendiente (R^2 ajustado: 0,77; p-valor < 0,001; error estándar del modelo: 0,2).

3.1.3 Estructura de edades de árboles

Las diferentes situaciones estructurales encontradas en el bosque de *N. pumilio* ubicado en ambas laderas de la península y representadas por cada parcela de muestreo, presentan árboles con edades desde los 8-10 años hasta árboles con edades que superan los 250 años, con edades promedio de las parcelas que fluctúan entre 30 y 173 años (Cuadro 3).

A nivel de densidad de árboles por generaciones de edades, el 57% de los árboles correspondieron a individuos de primera generación, 31% a individuos de segunda y sólo el 12% a individuos de tercera. Las parcelas con mayor densidad de árboles de la tercera generación fueron las parcelas S1 y S3, concentrando el 54 y 42% de los árboles registrados para esta generación, respectivamente. Estas parcelas junto con las parcelas S2 y S4 fueron las únicas que registraron árboles en pie con edades mayores a 250 años (aprox. 1% del bosque) (Cuadro 3). En cambio, las parcelas restantes presentaron solamente una o dos generaciones de edades de árboles, estando la parcela S5 conformada solamente por árboles de la primera generación (Figuras 10 y 11).

Cuadro 3. Edades (años) de los árboles del bosque de *N. pumilio* por parcela y generación de edades de árboles.

PARCELA	Edad primera generación (años)		Edad segunda generación (años)		Edad tercera generación (años)		Edad promedio (años)
	Mínima	Máxima	Mínima	Máxima	Mínima	Máxima	
S1	218	+250	108	128	10	73	30
S2	211	+250	116	198	10	24	173
S3	218	+250	98	198	12	61	87
S4	211	+250	95	198	12	12	162
S5	10	192	–	–	–	–	55
B1	100	218	14	76	–	–	96
B2	102	198	12	73	–	–	100
B3	102	218	12	73	–	–	94
B4	95	233	12	73	–	–	93
B5	93	249	10	73	–	–	83

– Parcelas sin datos de árboles pertenecientes a la generación.

Las distribuciones de edades de las parcelas de la ladera sureste (sotavento) indican la presencia de hasta tres generaciones de edades distintas en el bosque de *N. pumilio* (Figura 10). En general, la primera generación corresponde a árboles sobremaduros con edades superiores a 200 años, la segunda a árboles maduros cuyas edades oscilan entre 95 y 200 años, y la tercera a árboles juveniles que no superan los 75 años (Cuadro 3).

A partir de las distribuciones por clases de edades de los árboles de *N. pumilio* establecidos en esta ladera, diferenciadas por generaciones de edades, se pueden distinguir varias situaciones estructurales. En este aspecto, la distribución de la parcela S1 representa una condición donde la regeneración se ha establecido recientemente al estar compuesta por una gran cantidad de individuos de la tercera generación (92%), que han proliferado producto del envejecimiento y desmoronamiento de los árboles de la primera (3%) y segunda generación (5%). En cambio, la parcela S3 representa una situación un poco más antigua, ya que todavía presenta una gran cantidad de árboles de la segunda generación (53%) que no permiten el establecimiento en grandes densidades de árboles de la tercera generación. Por último, una situación más inalterada del bosque se presenta en las parcelas S2 y S4, donde aún persiste una gran densidad de árboles de la primera (20 y 13%, respectivamente) y segunda generación (66 y 85%, respectivamente) (Figura 10).

Por otro lado, la parcela S5 representa una situación estructural distinta a las anteriores cuatro parcelas, ya que no presenta árboles sobremaduros mayores a 200 años ni indicios de troncos caídos de grandes dimensiones en estado de descomposición, por lo que no se encuentra en una condición de bosque maduro como el resto de parcelas, sino más bien en una condición anterior, donde los árboles juveniles y maduros que la componen son los primeros que han logrado establecerse sobre el área, posiblemente colonizando el espacio disponible de manera paulatina.

Las distribuciones de edades de las parcelas de la ladera noroeste (barlovento) indican la presencia de dos generaciones de edades distintas en el bosque de *N. pumilio* (Figura 11). La primera generación corresponde a árboles con edades entre 93 y 250 años, y la segunda a árboles con edades entre 8 y 75 años (Cuadro 3).

En general, la situación estructural del bosque en este lado de la península es homogénea, existiendo tan solo pequeñas diferencias entre cada parcela en cuanto a densidad de árboles de la primera y segunda generación. Por ejemplo, las parcelas B2, B4 y B5 presentan una densidad de árboles de la primera generación de alrededor del 18%, siendo ésta un poco menor que las densidades encontradas en las parcelas B1 y B3 (25 y 22%, respectivamente) para árboles de la misma generación. En este sentido, las dos últimas parcelas representan una situación un poco más desarrollada del bosque (Figura 11).

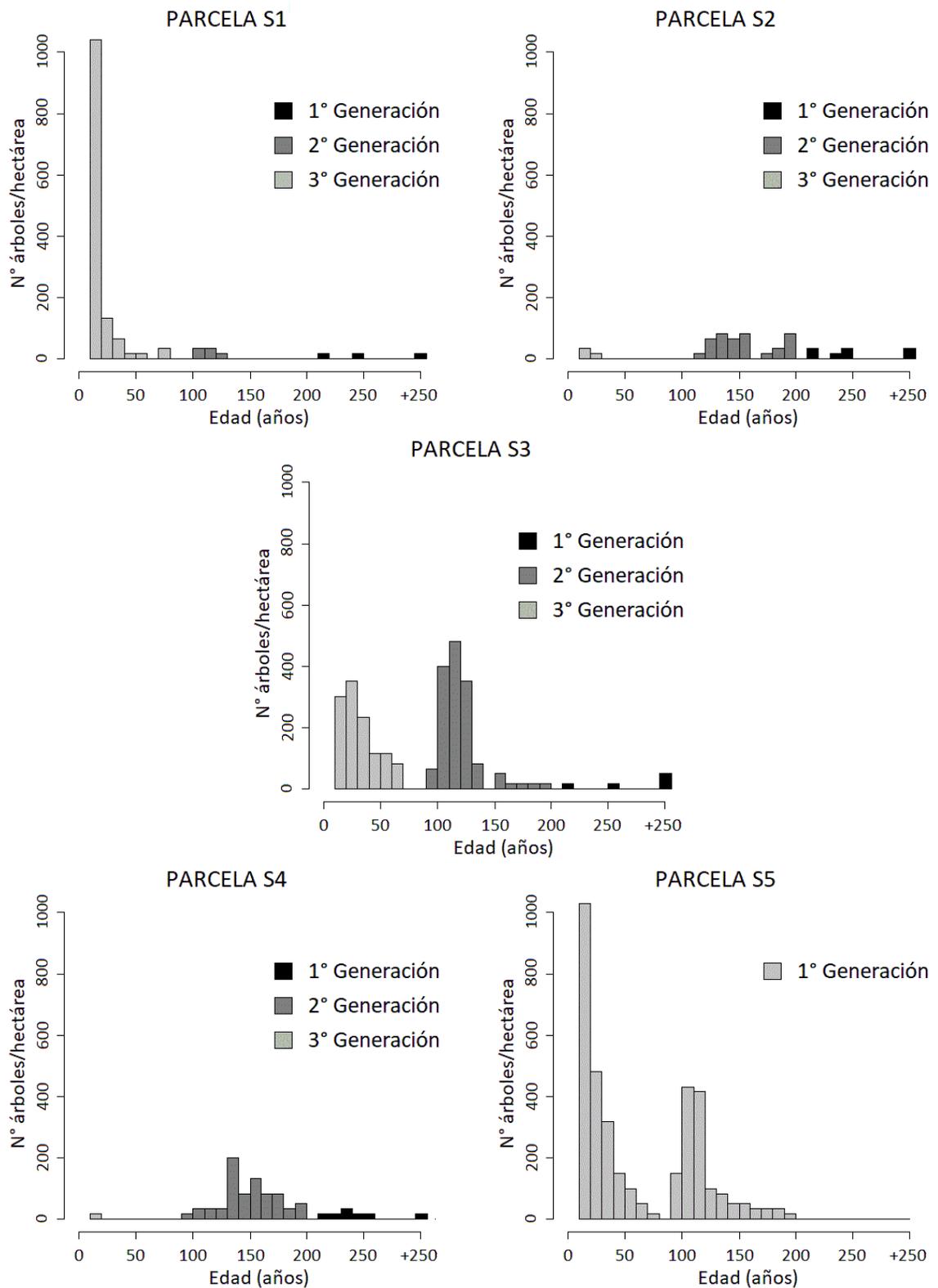


Figura 10. Distribuciones etarias de los árboles del bosque de *N. pumilio* ubicado en la ladera sureste de la península La Carmela, Región de Aysén, por generaciones de edades de árboles.

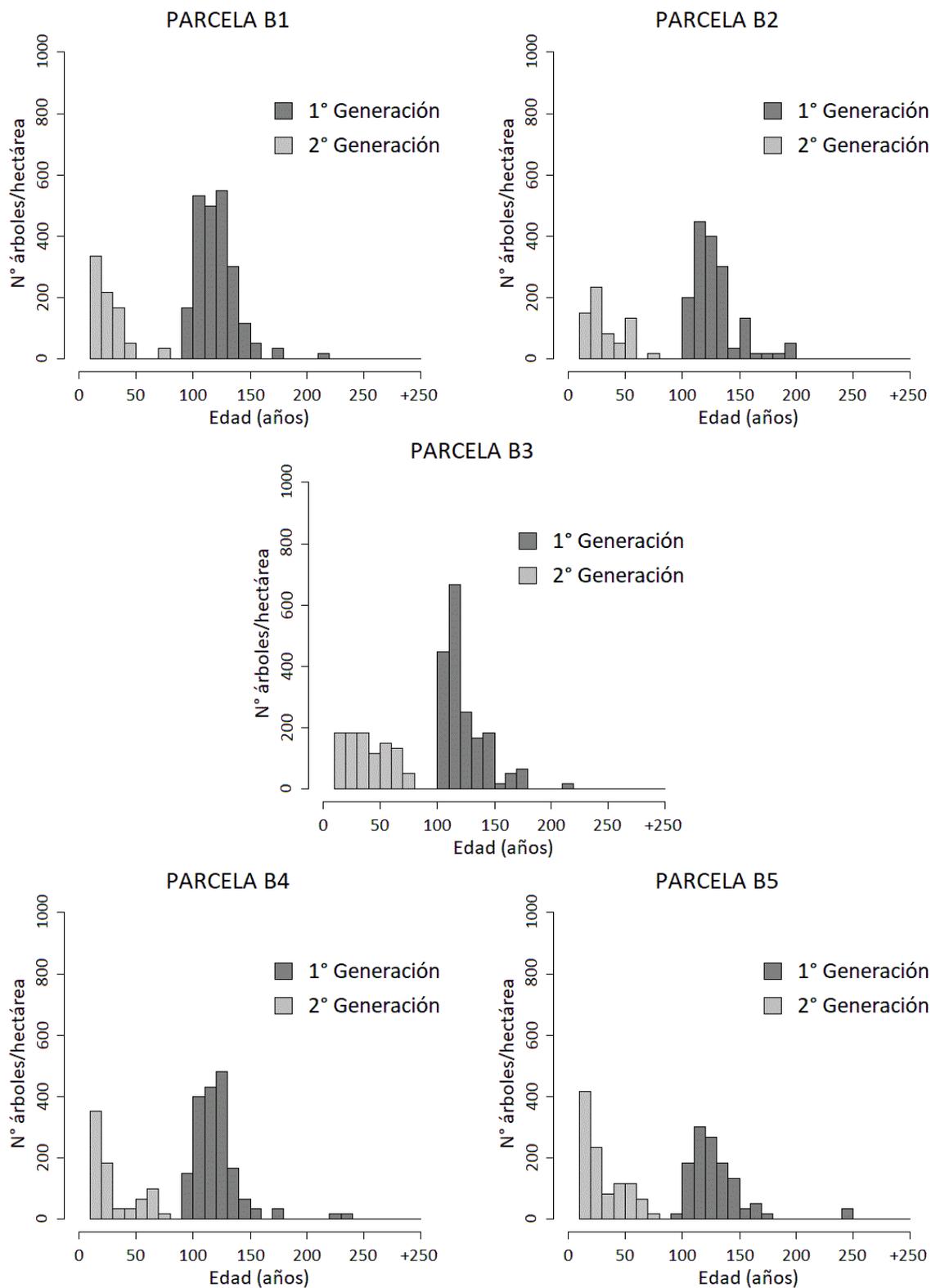


Figura 11. Distribuciones etarias de los árboles del bosque de *N. pumilio* ubicado en la ladera noroeste de la península La Carmela, Región de Aysén, por generaciones de edades de árboles.

3.2 Caracterización de la regeneración inicial y avanzada

En el bosque de *N. pumilio* estudiado existe abundante regeneración, la cual se presenta en mayores cantidades en la ladera sureste de la península (hacia la cuenca del Lago Chico), encontrándose densidades de plantas de regeneración inicial y avanzada mayores a 6.500 y 300 (plantas/ha), respectivamente, siendo las parcelas ubicadas en la ladera contigua (hacia la cuenca del Lago O Higgins) muy escasas en regeneración, tanto inicial como avanzada.

Las diferentes condiciones de regeneración encontradas en el bosque de *N. pumilio* ubicado en ambas laderas de la península y representadas por cada parcela de muestreo, exhiben densidades de plantas de regeneración inicial que van desde las 417 hasta las 18.750 (plantas/ha). En general, todas las parcelas salvo la parcela B2 presentaron plantas de regeneración inicial, siendo las parcelas S1 y S5 las que registraron las mayores densidades con más de 15.000 (plantas/ha) y las parcelas B3 y B4 las con menores densidades con 417 (plantas/ha) cada una. En cuanto a densidad de plantas regeneración avanzada, solamente el 50% de las parcelas presentaron plantas de este tipo, con densidades que oscilaron entre 300 y 450 (plantas/ha), en condiciones donde las alturas dominantes fluctuaron entre 1,2 y 4,8 m y las edades entre 20 y 54 años (Cuadro 4).

Cuadro 4. Densidades, alturas dominantes y edades promedio de la regeneración del bosque de *N. pumilio* por parcela y fase de desarrollo de rodal.

Parcela	Densidad Regeneración Inicial (plantas/ha)	Densidad Regeneración avanzada (plantas/ha)	Altura dominante (m)	Edad promedio (años)
S1*	15.417	450	1,6	23
S2*	6.667	333	1,2	20
S3*	11.667	0	–	–
S4*	7.917	350	2,9	31
S5	18.750	400	4,7	55
B1	833	0	–	–
B2	0	0	–	–
B3	417	0	–	–
B4	417	0	–	–
B5	1.667	300	4,8	54

* Parcelas con presencia de árboles sobremaduros en etapas de destrucción.

– Parcelas sin datos de altura y edad de plantas de regeneración avanzada.

3.3 Ordenación de las situaciones estructurales

La ordenación de las parcelas en la cronosecuencia se presenta en la Figura 12, donde se puede evidenciar que el análisis de ambas distribuciones genera el mismo patrón de ordenación, existiendo tan solo pequeñas diferencias en el valor del parámetro de forma y de simetría para cada distribución.

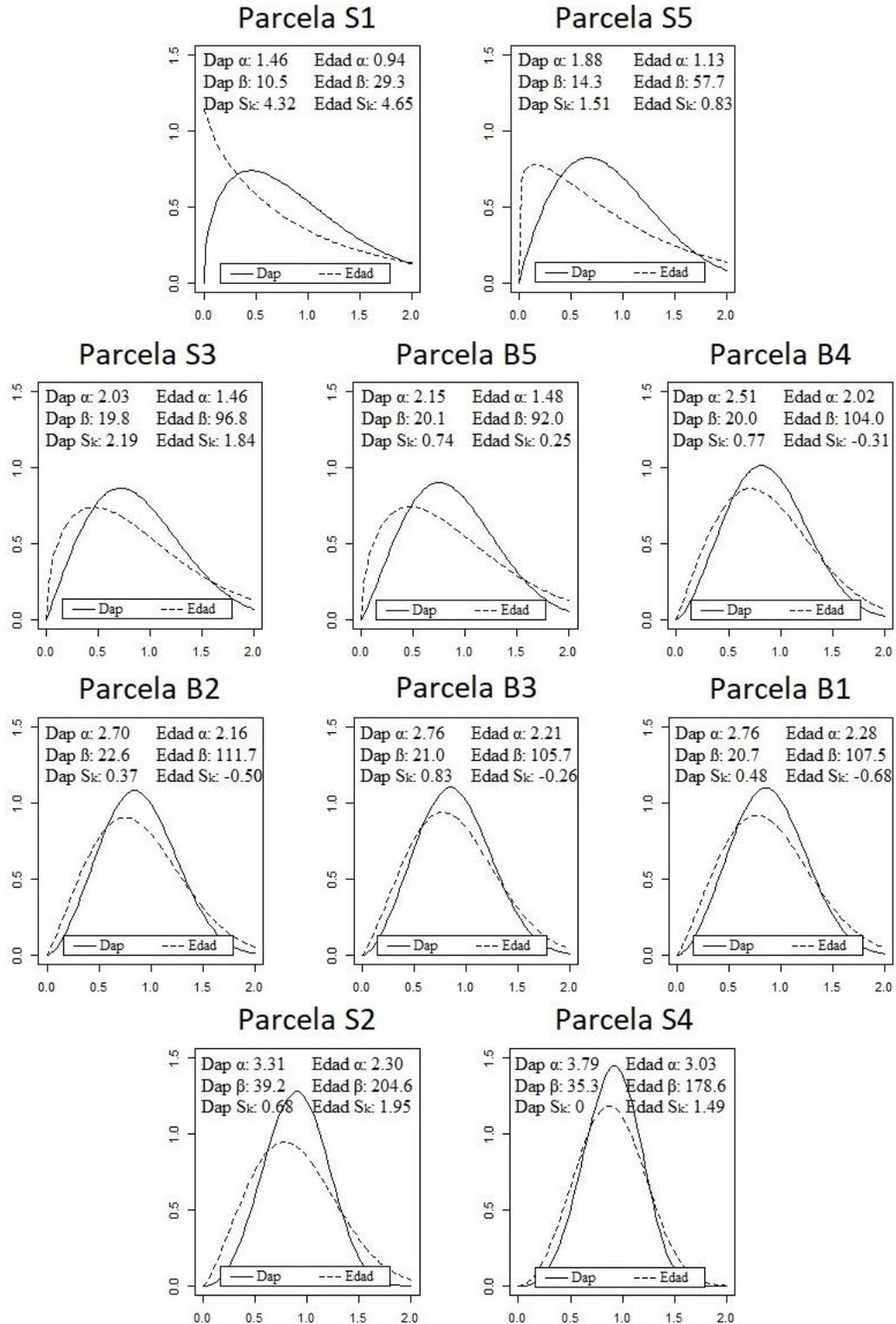


Figura 12. Alineación de las parcelas a lo largo de la cronosecuencia. Las curvas representan el ajuste de la función de Weibull para las distribuciones diamétricas y de edades de árboles para las parcelas. α = parámetro de forma, β = parámetro de escala y Sk = coeficiente de asimetría. Todos los ajustes fueron altamente significativos ($P < 0,05$).

En general, los valores estimados de α para las distribuciones diamétricas fueron altos ($> 1,5$), encontrándose los mayores valores en parcelas en condiciones estructurales avanzadas del bosque (parcelas S2 y S4). En cuanto a los valores estimados de α para las distribuciones de edades, se encontró solamente una parcela con un valor menor a 1 (parcela S1), representando ésta a una situación estructural reciente del bosque. Además, al igual que con los valores de α estimados para la distribución anterior, los mayores valores se concentraron en las parcelas S2 y S4 con índices de 2,3 y 3, respectivamente.

Los valores estimados de β para las distribuciones diamétricas fluctuaron entre 10,5 y 35,3. En general, el 60% de las parcelas presentaron valores de β cercanos a 20, indicando que el 63% de sus árboles poseían DAP menores a este número. En cambio, las parcelas S1 y S5 concentraron una mayor cantidad de árboles con DAP que no superaron los 10,5 y 14,3 cm, respectivamente, y las parcelas S2 y S4 una mayor cantidad de árboles que alcanzaron hasta 39,2 y 35,3 cm, respectivamente. En cuanto a los valores estimados de β para las distribuciones de edades, éstos variaron entre 29,3 y 204,6, presentando las parcelas S1 y S5 una mayor composición de árboles jóvenes menores a 29 y 58 años, respectivamente y las parcelas S2 y S4 los árboles más añosos con edades que llegaron hasta 205 y 179 años, respectivamente, el resto de las parcelas, en cambio, concentraron el 63% de árboles con edades inferiores a 112 años.

Por último, se encontraron índices de simetría S_k que indican que las distribuciones diamétricas de la mayoría de las parcelas poseen curvas de tipo normal levemente desplazadas hacia la izquierda, debido a que presentaron valores de asimetría positivos y cercanos a 0. Solamente las tres primeras parcelas dentro de la cronosecuencia presentaron curvas desplazadas hacia la izquierda de manera evidente, debido a que registraron altos valores de S_k ($> 1,5$). Los índices de simetría estimados desde las distribuciones de edades mostraron una tendencia similar salvo en las parcelas al inicio (parcelas S1 y S3) y al final de la cronosecuencia (parcelas S2 y S4), donde se encontraron asimetrías más fuertes ($> 1,5$).

4 DISCUSIÓN

4.1 Estructura y dinámica del bosque de *N. pumilio*

El bosque de *N. pumilio* establecido en la península La Carmela se encuentra compuesto por diferentes situaciones estructurales, que según los conceptos de Oliver (1981) y Oliver y Larson (1996) corresponden en su mayoría a la fase de exclusión de fustes. En general, el bosque se desarrolla en una situación más favorable en la ladera sureste de la península (hacia el glaciar Chico), donde los árboles alcanzan diámetros, edades y alturas mayores en comparación a los árboles desarrollados en la ladera noroeste (hacia el glaciar O Higgins).

4.1.1 Bosque de *N. pumilio* de la ladera sureste (sotavento)

El bosque de *N. pumilio* que se desarrolla en esta ladera presenta estructuras de carácter multietáneo y multiestratificado, encontrándose fases de desarrollo muy diferentes entre sí y con presencia permanente de árboles en el dosel superior de más de 250 años. Esta variedad en el desarrollo del bosque se debe a la baja ocurrencia de disturbios de gran escala, debido a que las condiciones climáticas no son tan drásticas (principalmente por encontrarse a sotavento), las pendientes son estables y los suelos son profundos (Iturraspe y Strelin, 2002). En general, en este sector de la península son más frecuentes disturbios de pequeña a mediana escala, tales como, caídas de pequeños grupos de árboles, deslizamientos de tierra e incendios (Veblen *et al.*, 1996; Bava y Rechene, 2004; Fajardo y de Graaf, 2004; Pollmann y Veblen, 2004; Veblen *et al.*, 2004; González *et al.*, 2006; 2014).

Las estructuras encontradas son características de bosques de *Nothofagus* en equilibrio dinámico, es decir, donde la evolución de los rodales se encuentra determinada por una dinámica de claros (Pollmann y Veblen, 2004). Según diversos autores (Veblen, 1985a; Veblen, 1985b; Veblen *et al.*, 1987; Veblen *et al.*, 1996; Bava y Rechene, 2004; Pollmann y Veblen, 2004; Donoso, 2006) esta dinámica de claros surge de la caída de pequeños grupos de árboles sobremaduros por acción del viento o de la edad avanzada, generando espacios en el dosel que se van cerrando a medida que las copas de los árboles vecinos se expanden y la regeneración establecida en el claro se desarrolla y alcanza el dosel superior, dando como resultado de dicho proceso rodales compuestos por individuos arbóreos de todas las clases de diámetros y edades.

El estrato superior del bosque está compuesto por árboles pertenecientes a tres estados de desarrollo: el 45% corresponden a árboles juveniles cuyos diámetros bordean los 5 a 16 cm, el 37% a árboles maduros con diámetros entre 10 y 35 cm, y el 18% restante a árboles sobremaduros con diámetros superiores a 30 cm. Las edades de estos árboles varían dependiendo de la generación a la cual pertenecen, de esta manera, los árboles juveniles de la tercera generación poseen edades que no superan los 75 años, los árboles maduros pertenecientes a la segunda generación oscilan entre 90 y 200 años y los escasos árboles sobremaduros de la primera generación superan los 200 años. Ningún árbol sobremaduro

alcanzó la edad máxima registrada para esta especie, es decir, 400 años (Rebertus y Veblen, 1993).

Los rodales en los bosques maduros de *N. pumilio*, según Schmidt y Urzúa (1982), pasan por distintas fases de desarrollo de duración variable que se repiten a través del tiempo, estas corresponden a las fases de regeneración, crecimiento óptimo, envejecimiento y desmoronamiento. El bosque de *N. pumilio* ubicado en este lado de la península, en general, se inserta en esta dinámica, con eventos de perturbación de pequeña a mediana escala que han permitido el establecimiento de nuevas generaciones de árboles. Este suceso ha provocado que actualmente se encuentren situaciones estructurales en las fases de regeneración, crecimiento óptimo y envejecimiento, siendo la fase de desmoronamiento común para las situaciones representadas por las primeras cuatro parcelas por encontrarse árboles de más de 200 años en el dosel superior en estado de destrucción y troncos caídos de grandes dimensiones en el piso del bosque en estado de descomposición (Anexo I).

La fase de regeneración con desmoronamiento representada por la parcela S1 se caracteriza por estar dominada por árboles juveniles de la tercera generación (92%) con muy pocos árboles maduros y sobremaduros (5 y 3%, respectivamente). Esta distribución de árboles surge como resultado de un evento de perturbación de mediana escala que ocurrió en este sector del bosque. El sitio sobre el cual se desarrolla esta parcela corresponde a un sector plano a orillas del Lago Chico, que en el pasado formaba parte de un arco morrénico que se derrumbó (Enrique Zamora², comunicación personal) provocando la muerte de gran parte de los árboles adultos. Este evento generó el establecimiento de una densa regeneración en el área, la cual se desarrolló rápidamente bajo la protección de algunos individuos aislados remanentes del rodal original, formando la estructura actual.

La sección del bosque que se encuentra en un estado de desarrollo de rodal más avanzado (parcela S3), esto es, en fase de crecimiento óptimo con desmoronamiento, está compuesta por una gran densidad de árboles que corresponden, en una proporción similar, a individuos maduros (51%) cuyas edades oscilan entre 100 y 160 años e individuos juveniles (43%) de edades entre 15 y 60 años. Esta distribución similar de árboles es resultado de caídas periódicas que suceden cada par de décadas y que ocurren debido a la mayor vulnerabilidad del terreno por presentar altas pendientes y suelos menos profundos (Veblen, 1979). De acuerdo con Rebertus *et al.* (1997), en general, árboles con edades entre 100 y 125 años son más susceptibles al volteo, debido a que terrenos con estas características no permiten un enraizamiento más profundo. Además, Peri *et al.* (2002) en un estudio realizado en Tierra del Fuego, indicaron que estos eventos ocurren en mayor medida en rodales jóvenes, muy densos y con árboles estructuralmente inestables.

La fase de envejecimiento con desmoronamiento, representada por las parcelas S2 y S4, se encuentra compuesta en su mayoría por árboles sobremaduros (54%) cuyas edades superan incluso los 250 años, el resto de los individuos que conforman el dosel superior corresponden a árboles maduros (39%) y juveniles (7%). La mayor presencia de árboles sobremaduros en esta situación se debe a que se desarrolla sobre dos arcos morrénicos ubicados alrededor de

² Enrique Zamora, Geógrafo, Director Ejecutivo del Instituto Chileno de Campos de Hielo (ICCH).

los 500 y 800 m.s.n.m. respectivamente (Herrera, 2005), en los cuales existen pendientes más estables y mejores condiciones de sitio (Iturraspe y Strelin, 2002).

Las condiciones de sitio en ambas morrenas no son semejantes, lo que puede observarse en las mayores alturas (Figura 5) y densidades (Cuadro 2) que presentan los árboles que crecen en el bosque de la morrena con mayor altitud. Esta diferencia en las condiciones de sitio se puede deber a un incendio que afectó a la sección del bosque ubicada sobre la morrena a media altitud (Anexo III) y que pudo alterar las propiedades químicas y biológicas del suelo, produciendo una disminución en el crecimiento de los árboles y mortandad de la regeneración preestablecida. A pesar de ello, en ambos sitios existe un buen desarrollo de los suelos que según Dollenz *et al.* (2012) genera árboles más longevos que se presentan de manera constante en el dosel superior, debido probablemente a la menor frecuencia de caídas individuales por enraizamientos más profundos.

Por último, el bosque ubicado en sectores altos de la ladera representado por la parcela S5, no presenta árboles en el dosel superior en estado de desmoronamiento ni vestigios de troncos caídos de gran tamaño en descomposición (Anexo I), en otras palabras, en el lugar no existen evidencias de que los árboles se hayan instalado sobre un bosque preexistente que fuese afectado por un disturbio de pequeña o mediana escala, por tanto, la generación de árboles que se desarrolla actualmente es la primera que se establece luego del retroceso del glaciar. En este sentido, según los conceptos de Oliver (1981) y Oliver y Larson (1996), esta situación se encuentra en una etapa de exclusión de fustes, la cual presenta altos valores en densidad de árboles (Cuadro 2), siendo la mayoría de ellos árboles juveniles (66%) menores a 75 años y árboles maduros (29%).

4.1.2 Bosque de *N. pumilio* de la ladera noroeste (barlovento)

El bosque de *N. pumilio* que se desarrolla en esta ladera presenta estructuras coetáneas (Anexo II), encontrándose únicamente conformado por situaciones estructurales en la fase de exclusión de fustes (Oliver, 1981; Oliver y Larson, 1996). Cabe destacar que, al igual que en la ladera sureste, se presentaron árboles sobremaduros en el dosel superior, sin embargo, estos no corresponden a individuos de una generación anterior sino a individuos que solamente se establecieron primero, debido a condiciones de micrositio favorables.

La homogeneidad en el desarrollo del bosque de esta parte de la península surge posiblemente como resultado de la dificultad que presentaron las primeras plantas colonizadoras para establecerse y desarrollarse en el sector, producto de los efectos erosivos (Contreras *et al.*, 1975) y de desecación (Roig *et al.*, 1985) provocados por la exposición continua a los vientos fuertes provenientes del oeste (Iturraspe y Strelin, 2002). En este sentido, las primeras plantas que lograron arraigarse, gracias a condiciones de micrositio favorables y presumiblemente bastante puntuales, tuvieron un efecto de plantas nodrizas, es decir, sirvieron como protección para el establecimiento de otras, generando un aumento en las tasas de supervivencia, establecimiento y desarrollo, las que siguieron colonizando el área disturbada hasta ocuparla por completo, formando la estructura actual de este sector del bosque (Veblen *et al.*, 1996; Rebertus *et al.*, 1997; Bava y Rechene, 2004). Según Bava y Rechene (2004) en este tipo de sitios, donde la exposición a vientos muy fuertes atenta contra la estabilidad del

bosque, es más probable que las caídas masivas de árboles reinicien el ciclo, originando nuevamente rodales coetáneos.

El estrato superior del bosque está compuesto por árboles pertenecientes a tres estados de desarrollo: el 33% corresponden a árboles juveniles cuyos diámetros bordean los 5 a 15 cm, el 64% a árboles maduros con diámetros entre 10 y 35 cm, y el 3% restante a árboles sobremaduros con diámetros superiores a 35 cm. Las edades de estos árboles varían dependiendo de la generación a la cual pertenecen, de esta manera, los individuos de la segunda generación poseen edades que no superan los 75 años y los árboles de la primera edades que oscilan entre 95 y 200 años, alcanzando en algunos casos los 250 años. Nuevamente, ningún árbol sobremaduro alcanzó la edad máxima registrada para esta especie, es decir, 400 años (Rebertus y Veblen, 1993).

En general, todos los sectores del bosque muestreados presentan distribuciones de diámetros y edades similares, sin embargo, existen dos que se diferencian de los anteriores en cuanto a alturas máximas y densidad de árboles, los cuales se ubican a los 930 (parcela B1) y 720 m.s.n.m. (parcela B5), respectivamente. El sector ubicado a mayor altitud presenta árboles muy altos en comparación con el resto de las parcelas de la misma ladera, esta diferencia puede relacionarse muy probablemente a una exposición menos directa al viento (noreste). Por otro lado, la parcela ubicada alrededor de los 720 m.s.n.m. se desarrolla sobre depósitos morrénicos, por lo que, la mayor densidad de árboles encontrada en este sector puede deberse a este factor.

4.2 Dinámica de la regeneración de *N. pumilio*

El bosque de *N. pumilio* de la península La Carmela presenta una gran densidad promedio de plantas de regeneración (6.375 plantas/ha), las cuales se establecen en mayor medida en la ladera sureste de la península (sotavento), siendo la ladera noroeste (barlovento) escasa en regeneración, tanto inicial como avanzada. Según Schmidt y Urzúa (1982) la mayor presencia y establecimiento de plantas de regeneración de *N. pumilio* encontradas en el sector a sotavento puede explicarse por la senescencia y muerte de árboles de grandes dimensiones en el dosel y a la ocurrencia de eventos de perturbación exógenos, usualmente vientos muy fuertes (Armesto *et al.*, 1992, Rebertus *et al.*, 1997), que ocasionan la caída de árboles individuales (Veblen *et al.*, 2004).

Los desmoronamientos de individuos provocan la entrada de luz al interior del bosque, generando que las plantas de regeneración se establezcan en altas densidades en los claros recién formados (Bava y Rechene, 2004; Pollmann y Veblen, 2004; Veblen *et al.*, 2004). Los mismos autores destacan que las plantas de regeneración se establecen con mayor dificultad y son menos abundantes en aquellos sectores del bosque con grandes coberturas, debido a la escasa luminosidad que llega al sotobosque. En este sentido, Cellini (2010) y Martínez-Pastur *et al.* (2017a) indican que el reclutamiento y crecimiento de las plántulas está muy ligado a la cobertura remanente del dosel superior, existiendo, por un lado, un reclutamiento máximo cuando el sitio posee coberturas muy altas, debido a la relación que existe con la producción de semillas; y por otro, altas tasas de mortalidad de las plántulas durante los primeros años de vida, debido al exceso de sombreado. En contraparte, Roig *et al.* (1985) señalan que

existen menores tasas de reclutamiento en rodales con grandes aberturas en el dosel, debido al efecto de desecación causado por la exposición continua a los vientos, situación observada en el sector a barlovento de la península.

La estrategia reproductiva de *N. pumilio* corresponde a un banco de plantas de regeneración, la cual se renueva periódicamente en función de los periodos de producción de semillas (Torres *et al.*, 2015) y que se adecúa bastante bien a las condiciones ambientales locales, considerando que la especie carece de propagación vegetativa (González *et al.*, 2006). Este banco de plantas de regeneración, que en el bosque no supera los 20 cm de altura, puede vivir bajo bosques maduros de densa cobertura por periodos de tiempo que rara vez superan los 15 años, hasta que los árboles del dosel superior se desmoronen (Veblen *et al.*, 1981; Schmidt y Urzúa, 1982; Armesto *et al.*, 1992; Martínez-Pastur *et al.* 2017a), permitiendo el ingreso de luz y de las precipitaciones (Martínez-Pastur *et al.*, 2011a; 2017b).

En general, no se observó una relación entre la cobertura de copas y el establecimiento de la regeneración, aunque el bosque establecido en el sector noroeste de la península (barlovento) presentó densidades mucho menores de plantas de regeneración inicial. Este aspecto, podría deberse a que la regeneración inicial depende en mayor medida de otros factores, como la presencia de árboles que produzcan semillas, la disponibilidad de agua y de otros recursos, más que de la disponibilidad de luz.

Según diversos autores el crecimiento y desarrollo de la regeneración natural en los primeros 20 años luego de su establecimiento, depende de la disponibilidad de luz en sitios méxicos y de la disponibilidad de agua en sitios xéricos (Coomes y Grubb, 2000; Heinemann *et al.*, 2000; Heinemann y Kitzberger, 2006; Martínez-Pastur *et al.*, 2007; Martínez-Pastur *et al.*, 2011b; López *et al.*, 2012; Martínez-Pastur *et al.*, 2017a). En cambio, otros autores (Cuevas, 2002; López *et al.*, 2003; Veblen *et al.*, 2004) indican que esta variación en las densidades de regeneración inicial encontradas en cada ladera podría deberse a condiciones de micrositio, tales como: zonas de anegamiento, zonas afectadas por la caída de un árbol, presencia de ectomicorrizas o variaciones microclimáticas ligadas a la altitud.

Por otro lado, se encontraron bajas densidades de regeneración avanzada en todo el bosque, siendo prácticamente nula en condiciones con coberturas arbóreas de gran densidad, las cuales no permiten la entrada de luz al interior del bosque. Según varios autores (Heinemann y Kitzberger, 2006; Lencinas *et al.*, 2007; López *et al.*, 2012; Torres *et al.*, 2015; Martínez-Pastur *et al.*, 2017a; 2017b) este factor se debe a que luego de ocurridos 20 a 35 años del establecimiento de la regeneración, en sitios méxicos y xéricos el factor limitante es la luz, debido a que *N. pumilio* es una especie heliófila (Mutarelli y Orfila, 1971; Donoso, 1993), es decir, que requiere altos niveles de luz para su desarrollo. Además, la tasa de cierre de los claros, debido al crecimiento lateral de las copas de los árboles vecinos también puede ser determinante en la baja densidad de regeneración avanzada encontrada en el bosque, ya que es lo suficientemente grande como para que pueda ocurrir el cierre antes de que los renuevos se desarrollen (López *et al.*, 2012).

4.3 Evolución de atributos estructurales y ciclo de desarrollo natural

Los resultados muestran que el bosque de *N. pumilio* analizado se encuentra en un estado de madurez, dado que presenta distribuciones de individuos con respecto al DAP y edad de tipo unimodal y algunas con asimetría hacia la izquierda (Soto *et al.*, 2010). En general, el bosque sigue el mismo patrón de desarrollo natural de los bosques de *Nothofagus*, donde han ocurrido eventos de perturbación de gran escala (Oliver, 1981; Oliver y Larson, 1996) y pequeña escala (Schmidt y Urzúa, 1982) que han modificado la estructura actual del bosque.

La evolución de los atributos estructurales también responde al planteamiento teórico del ciclo de desarrollo natural de los bosques de *N. pumilio*. Los parámetros evolucionan durante el ciclo desde un valor mínimo a uno máximo, para después caer nuevamente (Figura 13). Dependiendo de la tendencia que sigue cada parámetro y de las características del bosque, estos alcanzan un valor máximo en diferentes estados del ciclo. En el bosque ubicado en el sector noroeste de la península, el parámetro de densidad alcanza un máximo valor a inicios de la fase de exclusión de fustes (parcela S5), el área basal lo hace durante finales de la misma fase (parcela B1) y la cobertura de copas se mantiene constante durante todo el ciclo (Oliver, 1981; Oliver y Larsson, 1996). En cambio, en el bosque ubicado en el sector sureste de la península, la densidad y el área basal alcanzan su máximo a finales de la fase de crecimiento óptimo con desmoronamiento (parcela S3) y la cobertura de copas alcanza su máximo en la misma fase para mantenerse constante durante el resto del ciclo (Schmidt y Urzúa, 1982). Por otro lado, en una eventual ocurrencia de un disturbio de gran escala o de progresar la estructura del bosque hasta un estado de madurez en el bosque de la ladera noroeste o de desmoronamiento en el bosque de la ladera sureste, se proyecta que los valores de estos parámetros descendan a un valor cercano a cero, reiniciando el ciclo de desarrollo (Christensen *et al.*, 2007).

El ciclo de desarrollo del bosque de *N. pumilio* estudiado en términos de distribuciones diamétricas se presenta en la Figura 14. Este análisis se simplifica al diferenciar en cada parcela los árboles de acuerdo con la generación de edad a la que pertenecen. Al considerar los árboles de la primera generación en la fase de exclusión de fustes se puede observar que se encuentra conformado por algunos árboles de grandes dimensiones, los cuales corresponden a las primeras plantas que se establecieron sobre el área (fase de iniciación de rodal), permitiendo el desarrollo de más plantas de regeneración al servirles como cobertura contra el viento. Una vez el espacio disponible es cubierto por completo por las plantas colonizadoras, empieza a disminuir el número de árboles de esta generación producto de la fuerte competencia entre ellos por alcanzar el dosel superior. Esta competencia genera que el bosque adquiriera distribuciones de tipo coetáneas, donde árboles maduros dominan el dosel superior y no permiten el desarrollo de nuevas generaciones de árboles al obstruir el ingreso de la luz y las precipitaciones al interior del bosque.

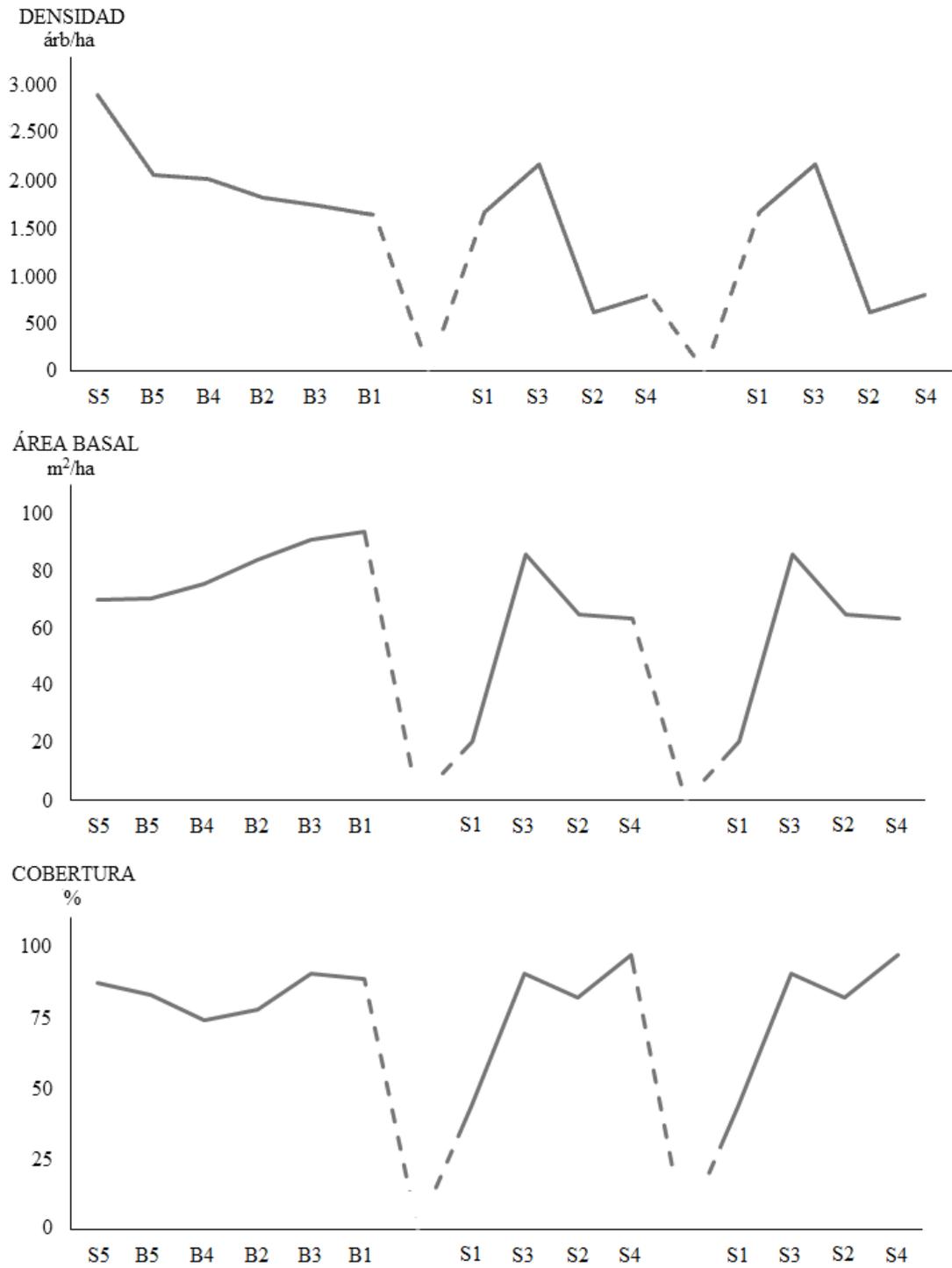


Figura 13. Evolución de los parámetros de densidad, área basal y cobertura de copas en el bosque de *N. pumilio* de la península La Carmela, Región de Aysén.

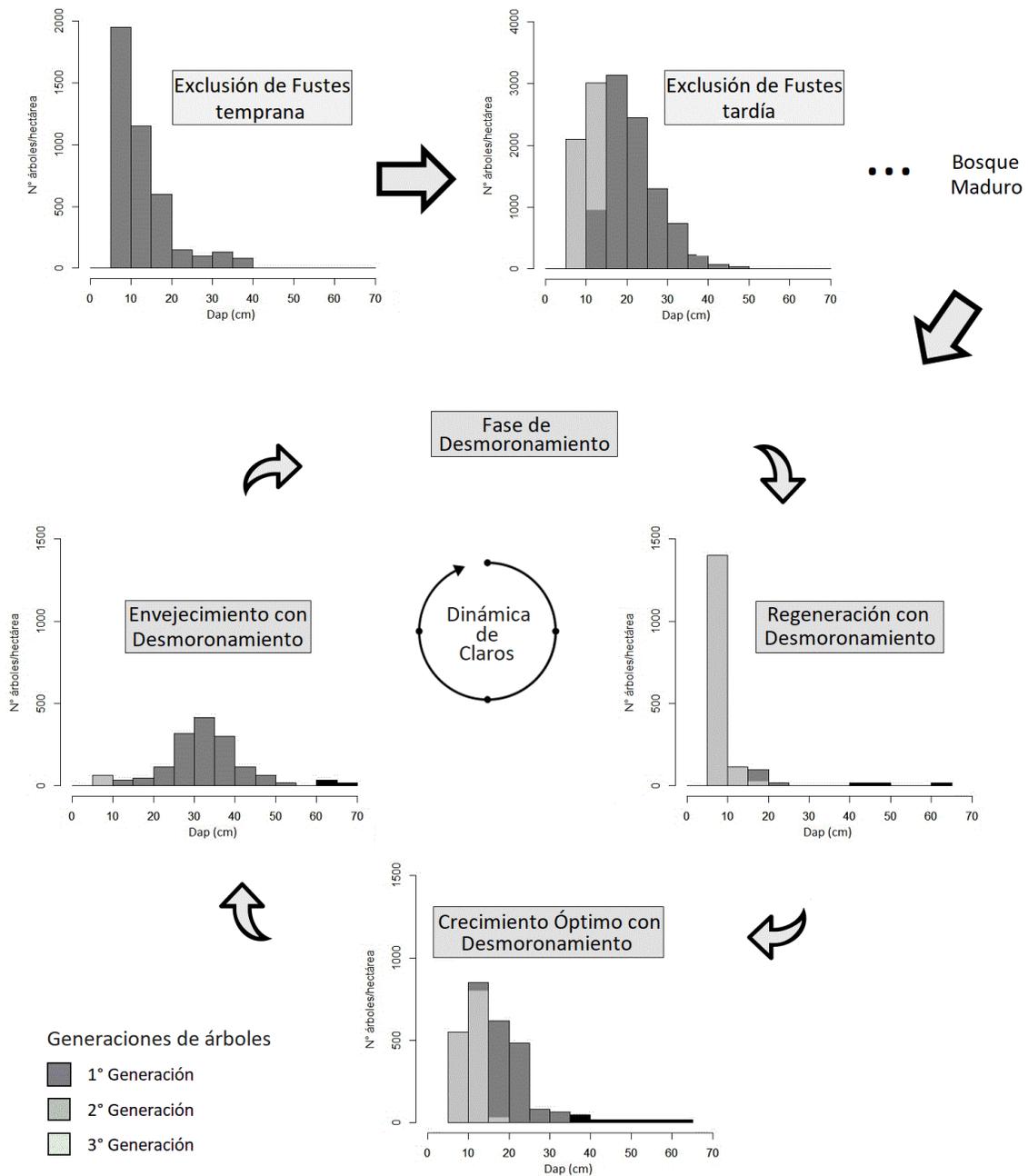


Figura 14. Ciclo de desarrollo natural del bosque de *N. pumilio* formulado a partir de las distribuciones diamétricas de las fases de desarrollo de rodal encontradas, por generaciones de árboles.

En etapas posteriores del ciclo de desarrollo (reiniciación del sotobosque) se prevé una disminución progresiva de la vitalidad de los árboles producto del envejecimiento de sus copas, lo que permitiría el ingreso de montos mayores de luz y de las precipitaciones y posibilitaría el surgimiento de nuevas generaciones de plantas. La regeneración de lenga que se estableciera en estas etapas del ciclo no prosperaría, debido al exceso de sombreado,

manteniéndose de esta manera hasta que el bosque alcanzara un estado de madurez y los árboles de gran tamaño se empezaran a desmoronar y la dinámica de claros comenzara a determinar la dinámica del bosque. En este punto, el bosque de *N. pumilio* emprendería un nuevo ciclo de desarrollo, que se diferenciaría del anterior por presentar en todas sus fases de desarrollo (regeneración, crecimiento óptimo y envejecimiento) árboles remanentes del bosque anterior en etapas de desmoronamiento, es decir, árboles de primera y segunda generación, que permitirían el desarrollo de nuevas generaciones al protegerlas de los efectos negativos del viento, tal y como sucede en el bosque ubicado en el sector sureste de la península.

5 CONCLUSIONES

El bosque de *N. pumilio* establecido luego del retroceso de los glaciares Chico y O'Higgins en la península La Carmela corresponde a un bosque maduro, en el cual se pueden encontrar la fase de desarrollo de exclusión de fustes en la ladera noroeste (barlovento) y de regeneración, crecimiento óptimo y envejecimiento (todas con desmoronamiento) en la ladera sureste (sotavento).

Las diferentes dinámicas de retroceso de los glaciares han generado que en la península existan dos condiciones ecológicas (favorable y menos favorable), que determinan las estructuras encontradas en el bosque. La condición favorable que se desarrolla sobre la ladera sureste de la península presenta una menor exposición al viento y factores derivados de un retroceso glaciar mucho más remoto, tales como suelos profundos y pendientes estables, los que permiten un mayor desarrollo de la vegetación, siendo posible encontrar un bosque maduro conformado por árboles de todos los tamaños y edades. En cambio, la condición menos favorable que se desarrolla sobre la ladera noroeste presenta una continua exposición al viento y factores derivados de un retroceso glaciar mucho más reciente, acelerado y drástico, tales como suelos erosionados y poco profundos, que restringen el desarrollo del bosque a una situación estructural con distribuciones diamétricas y de edades coetáneas.

En el bosque existe una abundante regeneración, la cual se presenta en mayores cantidades en la condición favorable (sotavento), debido a la mayor presencia de árboles sobremaduros cuyo objetivo principal sea probablemente la reproducción, la menor densidad de árboles y la abertura de copas (posibles claros de dosel), aspectos que favorecerían el inicio del proceso de regeneración en estos bosques (más luz en el piso del bosque y liberación de recursos en el suelo por disminución de competencia). La sección del bosque ubicada en la condición menos favorable (barlovento) presenta escasa regeneración, debido principalmente a factores ligados a la ausencia de árboles sobremaduros, a la baja disponibilidad de luz a nivel del piso del bosque, disponibilidad de nutrientes y quizás agua disponible por las altas densidades de árboles y coberturas de copas encontradas, a la presencia de zonas de anegamiento y a la exposición constante a los vientos desecantes provenientes del oeste.

No se aprecia un factor determinante en el desarrollo de la regeneración inicial, en cambio, se confirma que la disponibilidad de luz sí juega un rol importante en el desarrollo de la regeneración avanzada, debido a que esta se encontró en mayor medida en las parcelas descritas en fases de regeneración y envejecimiento (ambas con desmoronamiento), por las bajas coberturas de copas encontradas y la muerte progresiva de árboles del dosel superior.

En general, el bosque sigue el mismo patrón de desarrollo natural de los bosques maduros de *Nothofagus*, cuya dinámica es determinada por la ocurrencia de disturbios de pequeña, mediana y gran escala. El bosque de la ladera sureste (sotavento) sigue la dinámica de desarrollo de rodales a partir de eventos de perturbación de pequeña y mediana escala, tales como caídas individuales de árboles de gran tamaño, deslizamientos de tierra e incendios. En cambio, el bosque de la ladera noroeste (barlovento) sigue la dinámica de desarrollo de

rodales luego del impacto de disturbios de gran escala, específicamente los concernientes al retroceso de glaciares.

Los parámetros de rodal alcanzan su máximo en momentos diferentes del ciclo de desarrollo natural. En el bosque a barlovento, el parámetro de densidad (árboles/ha) alcanza su máximo en etapas iniciales de la fase de exclusión de fustes y el área basal (m^2/ha) a finales de la misma fase, siendo la cobertura de copas (%) constante. En el bosque a sotavento, el parámetro de densidad (árboles/ha) y área basal (m^2/ha) alcanzan su máximo a principios y finales de la fase de crecimiento óptimo con desmoronamiento, respectivamente.

Se desconoce si existe alguna relación entre el ciclo de producción de semillas y el ciclo de desarrollo natural del bosque, debido a que no se tienen registros de los periodos de producción de semillas en el área, por lo tanto, es conveniente realizar estudios posteriores que sean específicos en cuanto a este factor. Sin embargo, se prevé que debiese existir una mayor producción de semillas en aquellos sitios que concentren una mayor cantidad de individuos sobremaduros, esto es, en sectores del bosque cercanos a la madurez, como el ubicado en la condición de sitio favorable (sotavento), dado que fueron las zonas que presentaron las mayores densidades de plantas de regeneración inicial y avanzada.

Por último, si bien los resultados obtenidos representan a la mayoría de las condiciones sobre las cuales se desarrolla el bosque de *N. pumilio* en la península La Carmela, esta información podría complementarse con futuros trabajos de datación precisa y anual de eventos de perturbación mediante técnicas dendroecológicas intensivas, que permitan explicar de manera más precisa la historia de los rodales y que tipos de disturbios han ocurrido en el área.

6 BIBLIOGRAFÍA

- Armesto, J.; Casassa, I. y Dollenz, O. 1992. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile. *Vegetatio* 98(1): 13-22.
- Asselin, H.; Belleau, A. y Bergeron, Y. 2006. Factors responsible for the co-occurrence of forested and unforested rock outcrops in the boreal forest. *Landscape Ecology* 21(2): 271-280.
- Bailey, R. y Dell, T. 1973. Quantifying diameter distributions with the Weibull function. *Forest Science* 19(2): 97-104.
- Bautista, A.; Gutiérrez, M.; del Castillo, R. y Etchevers, J. 2005. Cronosecuencia de un suelo y su clasificación en un área originalmente ocupada por bosque mesófilo de montaña. *Terra Latinoamericana* 23(2): 147-157.
- Bava, J. y Rechene, D. 2004. Dinámica de la regeneración de lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl) Krasser) como base para la aplicación de sistemas silvícolas. En: Arturi, M., Frangi, J. y Goya, J. (Eds.). *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. Editorial Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina. pp. 1-24.
- Brady, C. y Weil, R. 1999. *The nature and properties of soils*. Prentice Hall. Upper Saddle River, Nueva Jersey, EE.UU. 361 p.
- Burbanck, M. y Phillips, D. 1983. Evidence of plant succession on granite outcrops of the Georgia Piedmont. *American Midland Naturalist* 109: 94-104.
- Carrasco, J.; Casassa, G. y Rivera, A. 1998. Climatología actual de Campo de Hielo Sur y posibles cambios por el incremento del efecto invernadero. *Anales Instituto de la Patagonia* 26: 119-128.
- Carrasco, J.; Casassa, G. y Rivera, A. 2002. Meteorological and climatological aspects of the Southern Patagonia Icefield. En: Casassa, G., Sepúlveda, F. y Sinclair, R. (Eds.). *The Patagonian icefields: A unique natural laboratory for environmental and climate change studies*. Springer. Nueva York, EE.UU. pp. 29-41.
- Casassa, G.; Brecher, H.; Rivera, A. y Aniya, M. 1997. A century-long recession record of Glaciar O'Higgins, Chilean Patagonia. *Annals of Glaciology* 24: 106-110.
- Cellini, J. 2010. Estructura y regeneración bajo distintas propuestas de manejo de bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et. Endl) Krasser en Tierra del Fuego, Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina. 157 p.
- Centro de Estudios Científicos (CEC). 2011. Variaciones recientes de glaciares en Chile, según principales zonas glaciológicas. Santiago, Chile. 33 p.

- Chan, S.; Radosevich, S. y Grotta, A. 2003. Effects of contrasting light and soil moisture availability on the growth and biomass allocation of Douglas-fir and red alder. *Canadian Journal of Forest Research* 33(1): 106-117.
- Chapin, F.; Walker, L.; Fastie, C. y Sharman, L. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* 64(2): 149-175.
- Christensen, N.; Emborg, J. y Nielsen, A. 2007. The forest cycle of Suserup Skov: revisited and revised. *Ecological bulletins* 52: 33-42.
- Christensen, N. 2014. An historical perspective on forest succession and its relevance to ecosystem restoration and conservation practice in North America. *Forest Ecology and Management* 330: 312-322.
- Clements, F. 1916. *Plant Succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute of Washington. Washington D.C., EE.UU. 512 p.
- Clements, F. 1928. *Plant succession and plant indicators*. Carnegie Institute of Washington. Washington D.C., EE.UU. 453 p.
- Clements, F. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of ecology* 24(1): 252-284.
- Clements, F. 1949. Dynamics of vegetation. *Soil Science* 68(3): 273.
- Coomes, D. y Grubb, P. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological monographs* 70(2): 171-207.
- Contreras, H.; Borgel, R.; Quezada, M.; Bitterlich, W.; Toro, J. y Giusti, O. 1975. Informe de la primera etapa del proyecto sobre reforestación de la Precordillera Patagónica (Cuadrángulos Skyring y Rubens). Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 76 p.
- Cuevas, J. 2002. Episodic regeneration at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. *Journal of Ecology* 90(1): 52-60.
- Dollenz, O. 1991. Sucesión vegetal en el sistema morrénico del Glaciar Dickson, Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia* 20(1): 49-60.
- Dollenz, O.; Henríquez, J. y Domínguez, E. 2012. La vegetación de las geoformas proglaciares en los glaciares Balmaceda, Tyndall, Taraba y Ema, Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia* 40(2): 7-17.
- Donoso, C. 1993. *Bosques Templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica*. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 484 p.

- Donoso, C. y Donoso, P. 2006. *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oerst. Coigüe de Magallanes, Ouchpaya (onas), Guindo (zona austral), Coigüe Colorado (Tierra del Fuego). En: Donoso, C. (Ed.). Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Valdivia, Chile. Marisa Cuneo Ediciones. pp. 411-422.
- Fajardo, A. y de Graaf, R. 2004. Tree dynamics in canopy gaps in old-growth forests of *Nothofagus pumilio* in Southern Chile. *Plant Ecology* 173(1): 95-105.
- Frangi, J.; Barrera, M.; Puigdefábregas, J.; Yapura, P.; Arambarri, A. y Richter, L. 2004. Ecología de los bosques de Tierra del Fuego. En: Arturi, M., Frangi, J. y Goya, J. (Eds.). Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina. Editorial Universidad Nacional de La Plata. Buenos Aires, Argentina. pp. 1-88.
- Gallardo, M.; Pérez, C.; Núñez, M. y Armesto, J. 2012. Desacoplamiento del desarrollo del suelo y la sucesión vegetal a lo largo de una cronosecuencia de 60 mil años en el volcán Llaima, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 85(3): 291-306.
- Garibotti, I.; Pissolito, C. y Villalba, R. 2011. Vegetation development on deglaciated rock outcrops from Glaciar Frias, Argentina. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 43(1): 35-45.
- Gleason, S. y Good, R. 2003. Root allocation and multiple nutrient limitation in the New Jersey Pinelands. *Ecology Letters* 6(3): 220-227.
- Glenn-Lewin, D.; Peet, R. y Veblen, T. 1992. Plant succession: theory and prediction. Chapman y Hall. Londres, Inglaterra. 352 p.
- González, M.; Ovalle, P.; Donoso, C. y Martínez-Pastur, G. 2006. *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser. Lengua, roble blanco, leñar, roble de Tierra del Fuego. En: Donoso, C. Las especies arbóreas de los Bosques Templados de Chile y Argentina. Autoecología. Marisa Cúneo Ediciones. Valdivia, Chile. pp. 486-500.
- González, M.; Amoroso, M.; Lara, A.; Veblen, T.; Donoso, C.; Kitzberger, T.; Mundo, I.; Holz, A.; Casteller, A.; Paritsis, J.; Muñoz, A.; Suarez, M. y Promis, A. 2014. Ecología de disturbios y su influencia en los bosques templados de Chile y Argentina. En: Donoso, C., González, M. y Lara, A. (Eds.). Ecología Forestal: Bases para el Manejo Sustentable y Conservación de los Bosques Nativos de Chile. Ediciones Universidad Austral de Chile (UACH). Valdivia, Chile. pp. 411-502.
- Grime, J. 2006. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. John Wiley & Sons. Nueva York, EE. UU. 417 p.
- Gutiérrez, A. 2002. Aplicación de una metodología dendroecológica en un rodal del Tipo Forestal Siempreverde de la Isla Grande de Chiloé (Comuna de Ancud, X Región de Los Lagos). Memoria para optar al Título Profesional de Ingeniero Forestal. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 63 p.

- Heinemann, K. y Kitzberger, T. 2006. Effects of position, understorey vegetation and coarse woody debris on tree regeneration in two environmentally contrasting forests of north-western Patagonia: a manipulative approach. *Journal of Biogeography* 33(8): 1357-1367.
- Heinemann, K.; Kitzberger, T. y Veblen, T. 2000. Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 30(1): 25-31.
- Henríquez, J. 2002. Análisis de la flora vascular de valles glaciares de la región de Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia* 30:25-40.
- Herrera, M. 2005. Geomorfología de la cuenca del Glaciar Chico, Campos de Hielo Sur, Chile Austral. Memoria para optar al Título de Geógrafo. Facultad de Arquitectura y Urbanismo, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 103 p.
- Iturraspe, R. y Strelin, J. 2002. Dinámica de procesos y geoformas vinculadas al retroceso del glaciar O'Higgins - Campo de Hielo Patagónico Sur, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia* 30: 13-24.
- Kitzberger, T.; Veblen, T. y Villalba, R. 2000. Métodos dendroecológicos y sus aplicaciones en estudios de dinámica de bosques templados de Sudamérica. En: Roig, F. (Ed.). *Dendrocronología en América latina*. EDIUNC. Mendoza, Argentina. pp. 17-78.
- Körner, C. 2005. The green cover of mountains in a changing environment. En: Huber, U., Bugmann, H. y Reasoner, M. (Eds.). *Global change and mountain regions, an overview of current knowledge*. Springer. Dordrecht, Países Bajos. pp. 367-375.
- Lencinas, M.; Martínez-Pastur, G.; Moretto, A.; Gallo, E. y Busso, C. 2007. Productividad diferencial de plántulas de *Nothofagus pumilio* bajo gradientes de luz y humedad del suelo. *Bosque* 28(3): 241-248.
- López, P.; Bava, J. y Antequera, S. 2003. Regeneración en un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp et Endl.) Krasser) sometido a un manejo de selección en grupos. *Bosque* 24(2): 13-21.
- López, P.; Defosse, G.; Quinteros, C. y Bava, J. 2012. Sapling growth and crown expansion in canopy gaps of *Nothofagus pumilio* (lenga) forests in Chubut, Patagonia, Argentina. *Forest Systems* 21(3): 489-497.
- Lorimer, C. y Krug, A. 1983. Diameter distributions in even-aged stands of shade-tolerant and midtolerant tree species. *American Midland Naturalist* 109: 331-345.
- Luckman, B. y Villalba, R. 2001. Assessing the synchronicity of glacier fluctuations in the western cordillera of the Americas during the last millennium. En: Makgraf, V. (Ed.). *Interhemispheric Climate Linkages*. Academic Press. San Diego, California, EE.UU. pp. 119-140.

- Martínez-Pastur, G.; Lencinas, M.; Peri, P. y Arena, M. 2007. Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture. *Forest Ecology and Management* 243(2-3): 274-282.
- Martínez-Pastur, G.; Peri, P.; Cellini, J.; Lencinas, M.; Barrera, M. y Ivancich, H. 2011a. Canopy structure analysis for estimating forest regeneration dynamics and growth in *Nothofagus pumilio* forests. *Annals of forest science* 68(3): 587.
- Martínez-Pastur, G.; Cellini, J.; Lencinas, M.; Barrera, M. y Peri, P. 2011b. Environmental variables influencing regeneration of *Nothofagus pumilio* in a system with combined aggregated and dispersed retention. *Forest Ecology and Management* 261(1): 178-186.
- Martínez-Pastur, G.; Cellini, J.; Barrera, M.; Lencinas, M.; Soler, R. y Peri, P. 2017a. Influencia de factores bióticos y abióticos en el crecimiento de la regeneración pre-y post-cosecha en un bosque de *Nothofagus pumilio*. *Bosque* 38(2): 247-257.
- Martínez-Pastur, G.; Peri, P.; Lencinas, M.; Cellini, J.; Barrera, M.; Soler, R.; Ivancich, H.; Maestre, L.; Moretto, A.; Anderson, C. y Pulido, F. 2017b. La producción forestal y la conservación de la biodiversidad en los bosques de *Nothofagus* en Tierra del Fuego y Patagonia Sur. En; Donoso, P. y Promis, A. (Eds.). *Silvicultura en bosques nativos: Avances en la investigación en Chile, Argentina y Nueva Zelanda*. Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile. pp. 171-197.
- Masiokas, M.; Luckman, B.; Villalba, R.; Ripalta, A. y Rabassa, J. 2010. Little ice age fluctuations of Glaciar Río Manso in the north Patagonian Andes of Argentina. *Quaternary Research* 73(1): 96-106.
- Matthews, J. 1992. *The ecology of recently deglaciated terrain. A geological approach to glacier forelands and primary succession*. Cambridge University Press. Londres, Inglaterra. 386 p.
- Matthews, J. 1999. Disturbance regimes and ecosystem response on recently-deglaciated substrates. En: Walker, L. (Ed.). *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier. Amsterdam, Países Bajos. pp. 17-37.
- Moore, D. y Pisano, E. 1997. Biotic Colonization of recently deglaciated areas in Fuego-Patagonia - phytogeographical considerations. *Anales del Instituto de la Patagonia* 25: 21-46.
- Mutarelli, E. y Orfila, E. 1971. Observaciones sobre la regeneración de lenga, *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Oerst., en parcelas experimentales del lago Mascardi, Argentina. *Revista Forestal Argentina* 15 (4): 109-115.
- Novoa, P. 1998. Estimación de la evapotranspiración actual en bosques: Teoría. *Bosque* 19(1): 111-121

- Oliver, C. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3: 153-168.
- Oliver, C. y Larson, B. 1996. *Forest stand dynamics*. John Wiley & Sons. Nueva York, EE.UU. 544 p.
- Paz, H. 2003. Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica* 35(3): 318-332.
- Peri, P.; Martínez-Pastur, G.; Vukasovic, R.; Díaz, B.; Lencinas, M. y Cellini, J. 2002. Thinning schedules to reduce risk of windthrow in *Nothofagus pumilio* forests of Patagonia, Argentina. *Bosque* 23(2): 19-28.
- Pickett, S. 1989. Space for time substitution as an alternative to long-term studies. En: Lickens, G. (Ed). *Long-term studies in ecology*. Springer. Nueva York, EE.UU. pp. 110-135.
- Pickett, S. y White, P. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. Orlando, EE.UU. 472 p.
- Pisano, E. 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia Chilena. *Anales del Instituto de la Patagonia* 8: 121-250.
- Pollmann, W. y Veblen, T. 2004. *Nothofagus* regeneration dynamics in South-Central Chile: a test of a general model. *Ecological Monographs* 74: 615-634.
- Prentice, I. 1992. Climate change and long-term vegetation dynamics. En: Glenn-Lewin, D., Peet, R. y Veblen, T. (Eds.). *Plant succession: theory and prediction*. Chapman y Hall. Londres, Inglaterra. pp. 293-339.
- Promis, A. 1999. Modificaciones microclimáticas causadas por la intervención silvícola en bosques naturales de lenga (*Nothofagus pumilio*). Memoria para optar al Título Profesional de Ingeniero Forestal. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile. Santiago, Chile. 108 p.
- Promis, A. 2009. Natural small-scale canopy gaps and below-canopy solar radiation effects on the regeneration patterns in a *Nothofagus betuloides* forest - A case study from Tierra del Fuego, Chile. Tesis Doctoral. Universidad de Freiburg, Alemania. 186 p.
- Promis, A. 2013. Aspectos de la ecología de la regeneración de *Nothofagus betuloides* para una propuesta de manejo forestal sustentable en bosques patagónicos. En: Donoso, P. y Promis, A. (Eds.). *Silvicultura en bosques nativos. Avances en la investigación en Chile, Argentina y Nueva Zelandia*. Primera Edición. Marisa Cuneo Ediciones. Valdivia, Chile. pp. 86-106.

- R Development Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. Version 3.3.1. URL <http://www.r-project.org>. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rebertus, A. y Veblen, T. 1993. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation science* 4(5): 641-654.
- Rebertus, A.; Kitzberger, T.; Veblen, T. y Roovers, L. 1997. Blowdown history and landscape patterns in the Andes of Tierra del Fuego, Argentina. *Ecology* 78(3): 678-692.
- Rechene, C. 1996. Caracterización de forma y estado sanitario de renovales de lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) como respuesta a diversos tratamientos silviculturales aplicados al bosque virgen y a procesos naturales. Informe Interno CIEFAP. Tierra del Fuego, Chile. 22 p.
- Richardson, S.; Peltzer, D.; Allen, R.; McGlone, M. y Parfitt, R. 2004. Rapid development of phosphorus limitation in temperate rainforest along the Franz Josef soil chronosequence. *Oecologia* 139(2): 267-276.
- Rivera, A. y Casassa, G. 2000. Variaciones recientes y características de los glaciares Chico y O'Higgins, Campo de Hielo Sur. *Actas del IX Congreso Geológico Chileno* 2: 244-248.
- Roig, F.; Anchorena, J.; Dollenz, O.; Faggi, A. y Méndez, E. 1985. Las comunidades vegetales de la transecta botánica de la Patagonia Austral. En: Boelcke, O., Moore, D. y Roig, F. (Eds.). *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Buenos Aires, Argentina. pp. 350-519.
- Schmidt, H. y Urzúa, A. 1982. Transformación y manejo de los bosques de lenga en Magallanes. Universidad de Chile, Departamento de Silvicultura y Manejo. Santiago, Chile. 62 p.
- Schmidt, S.; Reed, S.; Nemergut, D.; Grandy, A.; Cleveland, C.; Weintraub, M.; Hill, A.; Costello, E.; Meyer, A.; Neff, J. y Martin, A. 2008. The earliest stages of ecosystem succession in high-elevation (5000 meters above sea level), recently deglaciated soils. *Proceedings of the Royal Society of London B. Biological Sciences* 275(1,653): 2,793-2,802.
- Servicio Agrícola Ganadero (SAG). 2001. Levantamiento para el Ordenamiento de los Ecosistemas de Aysén. Santiago, Chile. 137 p.
- Soto, D.; Salas, C.; Donoso, P. y Uteau, D. 2010. Heterogeneidad estructural y espacial de un bosque mixto dominado por *Nothofagus dombeyi* después de un disturbio parcial. *Revista Chilena de Historia Natural* 83(3): 335-347.

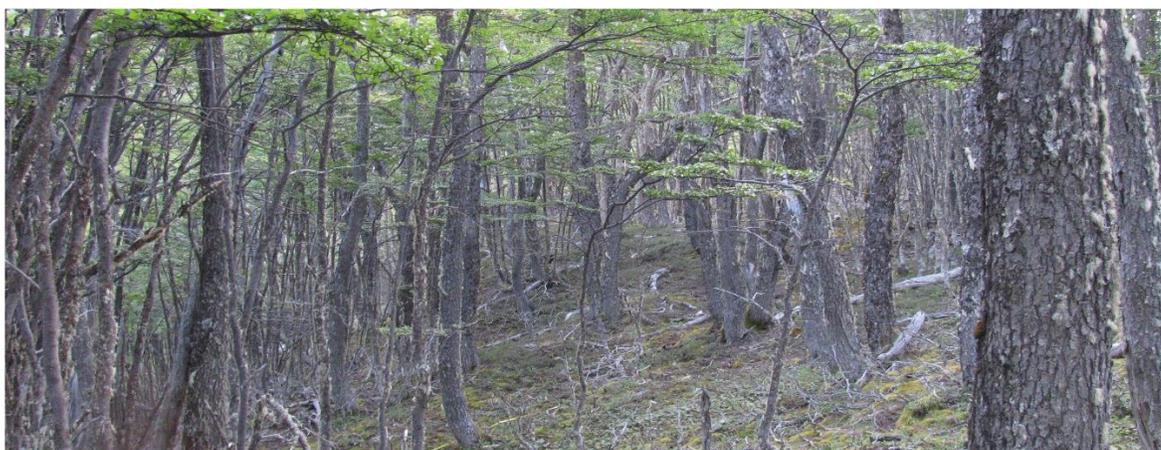
- Torres, A.; Cellini, J.; Lencinas, M.; Barrera, M.; Soler, R.; Diaz, R. y Martínez-Pastur, G. 2015. Seed production and recruitment in primary and harvested *Nothofagus pumilio* forests: influence of regional climate and years after cuttings. *Forest Systems* 24(1): 16.
- Uno, G. y Collins, S. 1987. Primary succession on granite outcrops in southwestern Oklahoma. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114: 387-392.
- Uriarte, A. y Grosse, H. 1991. Los bosques de lenga. Una orientación para su uso y manejo (Recopilación bibliográfica). Informe Técnico 126, Instituto Forestal. Concepción, Chile. 92 p.
- Veblen, T. 1979. Structure and dynamics of *Nothofagus* forests near timberline in south-central Chile. *Ecology* 60(5): 937-945.
- Veblen, T.; Donoso, C.; Schlegel, F. y Escobar, B. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *Journal of Biogeography* 8(3): 211-247.
- Veblen, T. 1985a. Forest development in tree-fall gaps in the temperate rain forests of Chile. *National Geographic Research* 1(2): 162-183.
- Veblen, T. 1985b. Stand dynamics in Chilean *Nothofagus* forest. In: Pickett, S. y White, P. (Eds.). *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. Academic Press. Nueva York, EE. UU. pp. 35- 52.
- Veblen, T.; Donoso, C.; Kitzberger, T. y Rebertus, A. 1996. Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. In: Veblen, T., Hill, R. y Read, J. (Eds.). *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press. Nueva York, EE. UU. pp. 293-353.
- Veblen, T.; Kitzberger, T. y Villalba, R. 2004. Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. En: Arturi, M., Frangi, J. y Goya, J. (Eds.). *Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina*. Editorial Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina. pp. 1-48.
- Walker, L. y Del Moral, R. 2003. *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra.
- Walker, L.; Wardle, D.; Bardgett, R. y Clarkson, B. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98(4): 725-736.
- Warren, C. y Sugden, D. 1993. The Patagonian Icefields: a glaciological review. *Arctic and Alpine Research* 25(4): 316-331.
- Watt, A. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of ecology* 35(1): 1-22.
- Whittaker, R. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological monographs* 23(1): 41-78.

ANEXOS

Anexo I. Fotografías del bosque de *N. pumilio* establecido en ladera sureste (sotavento) de la península La Carmela, cercano a los Campos de Hielo Sur.



a) Bosque de *N. pumilio* con presencia de árboles sobremaduros en proceso de desmoronamiento y troncos caídos de grandes dimensiones en el piso del bosque.



b) Bosque de *N. pumilio* sin árboles sobremaduros en desmoronamiento ni presencia de troncos caídos de grandes dimensiones en el piso del bosque (parcela S5).

Anexo II. Fotografías del bosque de *N. pumilio* establecido en ladera noroeste (barlovento) de la península La Carmela.



Anexo III. Fotografías de los vestigios (truncos quemados) del incendio superficial registrado en la ladera sureste de la península La Carmela, que afectó a la vegetación situada entre la orilla del Lago Chico y la morrena ubicada alrededor de los 500 m.s.n.m.



APÉNDICES

I. Aspectos Fisiográficos

Cuadro I. Características topográficas de las parcelas de muestreo referidas a exposición, pendiente y altitud. Se incluye además si las parcelas se encontraban o no sobre arcos morrénicos laterales.

PARCELA	Exposición	Pendiente (%)	Altitud (m.s.n.m)	Morrena
S1	Sureste	8	258	Si
S2	Sureste	20	497	Si
S3	Este	40	585	No
S4	Este	50	781	Si
S5	Sureste	30	824	No
B1	Noreste	15	924	No
B2	Norte	30	905	No
B3	Norte	20	898	No
B4	Noroeste	15	826	No
B5	Norte	35	718	Si

II. Modelos de Regresión

Cuadro II. Modelos de regresión probados en el estudio para la estimación de la edad de los árboles del bosque de *N. pumilio*. Y = edad estimada (años), X₁ = DAP (cm), X₂ = Estado de desarrollo arbóreo y X₃ = DAP/Estado de desarrollo.

N°	Modelo de regresión	Expresión
1	Lineal simple	$Y = b_0 + b_1 * X_1$
2	Lineal múltiple modificando intercepto	$Y = b_0 + b_1 * X_1 + b_{2,3} * X_2$
3	Lineal múltiple modificando pendiente	$Y = b_0 + b_{1,2,3} * X_3$
4	Lineal múltiple modificando intercepto y pendiente	$Y = b_0 + b_1 * X_1 + b_{2,3} * X_2 + b_{4,5} * X_3$
5	Cuadrática modificando intercepto	$Y = b_0 + b_1 * X_1 + b_2 * X_1^2 + b_{3,4} * X_2$
6	Cuadrática modificando pendiente	$Y = b_0 + b_{1,2,3} * X_3 + b_{4,5,6} * X_3^2$
7	Cuadrática modificando intercepto y pendiente	$Y = b_0 + b_1 * X_1 + b_2 * X_1^2 + b_{3,4} * X_2 + b_{5,6} * X_3 + b_{7,8} * X_3^2$
8	Cúbica modificando intercepto	$Y = b_0 + b_1 * X_1 + b_2 * X_1^2 + b_3 * X_1^3 + b_{4,5} * X_2$
9	Cúbica modificando pendiente	$Y = b_0 + b_{1,2,3} * X_3 + b_{4,5,6} * X_3^2 + b_{7,8,9} * X_3^3$
10	Cúbica modificando intercepto y pendiente	$Y = b_0 + b_1 * X_1 + b_2 * X_1^2 + b_3 * X_1^3 + b_{4,5} * X_2 + b_{6,7} * X_3 + b_{8,9} * X_3^2 + b_{10,11} * X_3^3$
11	Logarítmica modificando intercepto	$Y = b_0 + b_1 * \ln(X_1) + b_{2,3} * X_2$
12	Logarítmica modificando pendiente	$Y = b_0 + b_{1,2,3} * \ln(X_3)$
13	Logarítmica modificando intercepto y pendiente	$Y = b_0 + b_1 * \ln(X_1) + b_{2,3} * X_2 + b_{4,5} * \ln(X_3)$
14	Inversa modificando intercepto	$Y = b_0 + (b_1 / X_1) + b_{2,3} * X_2$
15	Inversa modificando pendiente	$Y = b_0 + (b_{1,2,3} / X_3)$
16	Inversa modificando intercepto y pendiente	$Y = b_0 + (b_1 / X_1) + b_{2,3} * X_2 + (b_{4,5} / X_3)$
17	Exponencial modificando intercepto	$Y = \exp(b_0 + b_1 * X_1 + b_{2,3} * X_2)$
18	Exponencial modificando pendiente	$Y = \exp(b_0 + b_{1,2,3} * X_3)$
19	Exponencial modificando intercepto y pendiente	$Y = \exp(b_0 + b_1 * X_1 + b_{2,3} * X_2 + b_{4,5} * X_3)$
20	Y Log X Inversa modificando intercepto	$\ln(Y) = b_0 + (b_1 / X_1) + b_{2,3} * X_2$
21	Y Log X Inversa modificando pendiente	$\ln(Y) = b_0 + (b_{1,2,3} / X_3)$
22	Y Log X Inversa modificando intercepto y pendiente	$\ln(Y) = b_0 + (b_1 / X_1) + b_{2,3} * X_2 + (b_{4,5} / X_3)$
23	Y Log X Log modificando intercepto	$\ln(Y) = \ln(b_0) + b_1 * \ln(X_1) + b_{2,3} * X_2$
24	Y Log X Log modificando pendiente	$\ln(Y) = \ln(b_0) + b_{1,2,3} * \ln(X_3)$
25	Y Log X Log modificando intercepto y pendiente	$\ln(Y) = \ln(b_0) + b_1 * \ln(X_1) + b_{2,3} * X_2 + b_{4,5} * \ln(X_3)$

Cuadro III. Coeficientes de b_i obtenidos de los modelos de regresión probados en el estudio para la estimación de la edad de los árboles del bosque de *N. pumilio*.

N° Modelo	b_0	b_1	b_2	b_3	b_4	b_5	b_6	b_7	b_8	b_9	b_{10}	b_{11}
1	27,2	4,2										
2	57,7	3,0	-57,0	21,3								
3	58,7	2,9	-1,7	3,6								
4	63,4	2,7	-88,6	-142,3	2,4	4,4						
5	105,3	-1,3	0,1	-66,6	5,9							
6	80,9	1,1	-13,3	-1,2	0,03	0,8	0,1					
7	79,3	1,3	0,03	-243,4	2.107,9	28,9	-107,2	-1,1	1,4			
8	30,2	8,4	-0,1	0,4e-2	-60,5	5,9						
9	94,4	-1,0	-38,5	49,5	0,1	4,9	-2,4	-0,2e-2	-0,2	0,03		
10	92,8	-0,7	0,1	-0,1e-2	-105,4	16.650,0	-9,3	-1.207,0	2,3	28,9	-0,1	-0,2
11	-62,0	60,9	-52,4	33,6								
12	-61,5	60,8	39,7	70,2								
13	-51,2	57,5	-57,9	-767,4	1,3	220,4						
14	177,1	-1.057,4	-50,8	44,2								
15	178,7	-1.087,2	-1.652,9	464,4								
16	176,4	-1.042,4	-84,3	299,7	388,2	-9.695,4						
17	4,3	0,02	-1,0	0,1								
18	4,3	0,02	-0,1	0,03								
19	4,3	0,02	-3,0	-0,3	0,2	0,01						
20	5,3	-9,1	-0,9	0,2								
21	5,2	-8,6	-19,7	-0,1								
22	5,2	-8,2	0,3	1,3	-15,1	-40,4						
23	3,3	0,5	-1,0	0,2								
24	3,3	0,5	0,1	0,5								
25	3,4	0,5	-5,0	-2,8	1,6	0,8						

III. Criterios para la selección de los modelos

Cuadro IV. Parámetros estadísticos (R^2 ajustado, error estándar residual y valor de P, con $\alpha=0,05$) y rango de edades (min-máx) obtenidos de los modelos de regresión probados en el estudio para la estimación de la edad de los árboles del bosque de *N. pumilio*. En negrita se indican los valores óptimos obtenidos para cada parámetro.

Modelo de regresión	R^2 ajustado	Error est. res.	Valor P	Edad min	Edad máx
Lineal simple	0,60	27,94	< 2,2e-16	48	236
Lineal múltiple modificando intercepto	0,68	25,01	< 2,2e-16	16	228
Lineal múltiple modificando pendiente	0,68	24,96	< 2,2e-16	59	236
Lineal múltiple modificando intercepto y pendiente	0,69	24,56	< 2,2e-16	0	276
Cuadrática modificando intercepto	0,69	24,52	< 2,2e-16	35	268
Cuadrática modificando pendiente	0,69	24,57	< 2,2e-16	34	287
Cuadrática modificando intercepto y pendiente	0,70	24,05	< 2,2e-16	-41	370
Cúbica modificando intercepto	0,70	24,30	< 2,2e-16	8	303
Cúbica modificando pendiente	0,70	24,27	< 2,2e-16	2	384
Cúbica modificando intercepto y pendiente	0,70	24,21	< 2,2e-16	-16	234
Logarítmica modificando intercepto	0,66	25,81	< 2,2e-16	-17	209
Logarítmica modificando pendiente	0,66	25,73	< 2,2e-16	2	212
Logarítmica modificando intercepto y pendiente	0,68	24,97	< 2,2e-16	-14	268
Inversa modificando intercepto	0,63	26,75	< 2,2e-16	-85	200
Inversa modificando pendiente	0,62	27,38	< 2,2e-16	-152	188
Inversa modificando intercepto y pendiente	0,66	25,67	< 2,2e-16	-39	261
Exponencial modificando intercepto	0,75	21,23	< 2,2e-16	30	244
Exponencial modificando pendiente	0,72	22,39	< 2,2e-16	54	253
Exponencial modificando intercepto y pendiente	0,77	20,44	< 2,2e-16	10	275
Y Log X Inversa modificando intercepto	0,75	21,49	< 2,2e-16	12	199
Y Log X Inversa modificando pendiente	0,75	21,14	< 2,2e-16	4	186
Y Log X Inversa modificando intercepto y pendiente	0,76	20,91	< 2,2e-16	2	255
Y Log X Log modificando intercepto	0,75	21,30	< 2,2e-16	23	214
Y Log X Log modificando pendiente	0,74	21,68	< 2,2e-16	32	218
Y Log X Log modificando intercepto y pendiente	0,77	20,56	< 2,2e-16	6	264

IV. Validación de supuestos

Cuadro V. Test de Kolmogórov-Smirnov y Test de Breusch-Pagan para los modelos de regresión preseleccionados para la estimación de la edad, con niveles de confianza del 95%. Se señalan los valores de normalidad (D) y Heterocedasticidad (BP) y los valores de P para cada prueba. Las hipótesis para el test de normalidad son: Hipótesis nula H_0 = existe normalidad e Hipótesis alternativa H_1 = no existe normalidad. Las hipótesis para el test de heterocedasticidad son: Hipótesis nula H_0 = existe homogeneidad de varianzas e Hipótesis alternativa H_1 = no existe homogeneidad de varianzas.

Modelos de regresión preseleccionados	Test de Kolmogórov-Smirnov		Test de Breusch-Pagan	
	D	Valor P	BP	Valor P
Exponencial con variación de intercepto	0,195	0,001	0,495	0,919
Exponencial con variación de intercepto y pendiente	0,180	0,004	0,446	0,994

V. Comparación de modelos

Cuadro VI. Test no paramétrico de U Mann Whitney para comparar los modelos de regresión preseleccionados. Se señala el valor de W, el valor de Z (distribución normal) y los valores de p, con $\alpha = 0,05$.

Test no paramétrico de U Mann Whitney			
W	Valor P	Z	Valor P
9.161	2,69e-08	-5,5611	1,763e-08