

UCH-FC
DOC-B
C965

**DINÁMICA POBLACIONAL EN EL LÍMITE ARBÓREO SUPERIOR DE
NOTHOFAGUS PUMILIO (POEPP. ET ENDL.) KRASSER EN TIERRA DEL
FUEGO**

Tesis

entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Doctor en Ciencias con mención en Biología



Facultad de Ciencias

por

JAIME GONZALO CUEVAS HENRÍQUEZ

Mayo de 1999

Directora de Tesis: Dra. Mary Kalin Arroyo

UCH-FC
Doc-B
C 965
C.1

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

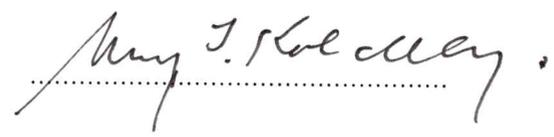
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

JAIME GONZALO CUEVAS HENRÍQUEZ

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 29 de Diciembre de 1998.

Director de Tesis:
Dra. Mary Kalin Arroyo

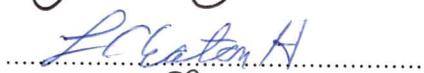


Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Juan J. Armesto



Dr. Lafayette Eaton H.



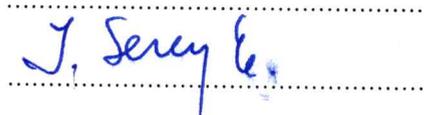
Dra. Alicia Hoffmann



Dr. Antonio Lara



Dr. Ítalo Serey



ii

A mis padres, a mis hermanos
y a mi abuelita, que desde el
Cielo sigue los pasos de los
nietos que ayudó a criar

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas a las que debo agradecer por contribuir al desarrollo de esta tesis. Comenzando por la Dra. Mary Kalin Arroyo, por darme la oportunidad de incorporarme a su laboratorio y por hacer las gestiones necesarias para que pudiera llevar a cabo esta investigación en la propiedad de la Forestal Trillium Ltda. Al personal de esta empresa por haber prestado apoyo logístico en la movilización hacia el campamento Vicuña y por haberme permitido la estadía en ese lugar. Gracias, especialmente, al encargado de campamento, Sr. Gastón Pérez y su señora Bernarda, por todo el tiempo que me soportaron. A Paz Ovalle y Sheila Helgath por haber aportado información de interés para esta investigación.

También agradezco a los hermanos Ros (Francisco, Fanny y Mónica) por los favores dispensados en mi paso por Punta Arenas. Al Ejército de Chile, a través del Cuerpo Militar del Trabajo, por permitirme alojar en su campamento durante tres meses.

A Carlos Agurto, a Tim Lane, a los baqueanos Núñez, Paredes y Chihuay y, por supuesto, al Beto Oyarzo. Especial reconocimiento merecen mis asistentes de terreno: Salvador Gezan (hoy Ingeniero Forestal), Lautaro Espinosa, Paulo Melivilu, Rodrigo Aguilar, Juan Gatica, Juan Pablo Gatica y Patricia Müller, con quienes en incontables jornadas compartí la lluvia, la nieve, el viento, el frío, el granizo, las plagas de ratones, el

cruce de ríos crecidos o congelados, el barro y también unos pocos días soleados y cálidos.

A la Srta. Madelaine Quiroz por su diligente asistencia en el trabajo de laboratorio. A los miembros de la comisión de evaluación de la tesis, por los comentarios constructivos. A mis profesores de asignatura por las facilidades brindadas durante esos 295 días de ausencia, transcurridos en Tierra del Fuego, la isla del fin del mundo (a 3.534 km de casa).

A mis compañeros de laboratorio, especialmente a Lohengrin Cavieres por las interesantes conversaciones que hemos sostenido acerca de los límites arbóreos. A Carmencita Castor por la ayuda en la traducción del resumen y por diversos favores.

Al Dr. Peter Wardle, experto mundial en el tema, por haber hecho una pausa en sus actividades en Chile, para discutir mis resultados.

A Juan Carlos Aravena por el préstamo de materiales necesarios para el trabajo dendroecológico. Al amigo Juan Valencia, por ayudar a hacer más llevadera la vida en el laboratorio.

Especialmente a mis padres, Juan y Ondina, por toda la labor de apoyo que he recibido de ellos, lo que me ha permitido dedicarme a tiempo completo a mis estudios.

Por último, agradezco el apoyo financiero de CONICYT a través de una beca para estudiantes de Doctorado entre 1994 y 1997. También a los proyectos Fondecyt 1950461 (de Mary Kalin Arroyo), 2970043 (del autor) y Beca PG-006-96 (del autor) del Departamento de Postgrado y Postítulo de la Universidad de Chile, que financiaron el trabajo de terreno y de laboratorio.

ÍNDICE DE MATERIAS

Lista de Tablas.....	ix
Lista de Figuras.....	x
Lista de Abreviaturas.....	xiii
RESUMEN.....	xv
ABSTRACT.....	xix
I. INTRODUCCIÓN.....	1
I.1. Antecedentes generales.....	1
I.2. Factores demográficos implicados en la constitución del límite arbóreo superior.....	11
I.2.1. Reproducción sexual.....	11
I.2.2. Dispersión de semillas hacia la zona alpina.....	15
I.2.3. Banco de semillas.....	16
I.2.4. Germinación de las semillas.....	18
I.2.5. Supervivencia de las plántulas.....	20
I.3. Origen y carácter de los límites arbóreos abruptos.....	22
I.4. Objetivo general.....	25

I.5. Hipótesis de trabajo.....	26
I.6. Objetivos específicos.....	27
II. MATERIALES Y MÉTODOS.....	28
II.1. Especie de estudio.....	28
II.2. Antecedentes sobre la dinámica de <i>Nothofagus pumilio</i>	31
II.3. Sitio de estudio.....	33
II.4. Métodos.....	40
II.4.1. Producción de frutos y semillas.....	43
II.4.2. Dispersión hacia la zona alpina y calidad de los frutos y semillas.....	46
II.4.3. Banco de semillas.....	47
II.4.4. Germinación de las semillas.....	51
II.4.5. Densidad de las plántulas.....	53
II.4.6. Supervivencia de las plántulas.....	54
II.4.7. Estructuras de edades de las plántulas.....	56
II.4.8. Estructuras de edades de los adultos.....	58
II.4.9. Dinámica de la población.....	59
II.5. Análisis estadístico de los resultados.....	60
III. RESULTADOS.....	61
III.1. Producción de frutos y semillas.....	61
III.2. Dispersión hacia la zona alpina y calidad de los frutos y semillas.....	69
III.3. Banco de semillas.....	75

III.4.	Emergencia de las plántulas.....	79
III.5.	Densidad de las plántulas.....	81
III.6.	Sobrevivencia de las plántulas.....	87
III.7.	Estructuras de edades de las plántulas.....	92
III.8.	Estructuras de edades de los adultos.....	94
III.9.	Dinámica de la población.....	97
III.10.	Resumen de los resultados.....	104
IV.	DISCUSIÓN.....	107
IV.1.	Producción de frutos y semillas.....	107
IV.2.	Dispersión hacia la zona alpina y calidad de los frutos y semillas.....	112
IV.3.	Banco de semillas.....	115
IV.4.	Emergencia de las plántulas.....	117
IV.5.	Densidad de las plántulas.....	119
IV.6.	Sobrevivencia de las plántulas.....	120
IV.7.	Estructuras de edades de las plántulas.....	124
IV.8.	Estructuras de edades de los adultos.....	127
	IV.8.1. Período de establecimiento.....	127
	IV.8.2. Establecimiento episódico.....	131
	IV.8.3. Estabilidad del LAS.....	135
IV.9.	Krummholz y reproducción vegetativa.....	137
IV.10.	Protección del dosel sobre la regeneración.....	140
IV.11.	Reanálisis del modelo demográfico.....	142

IV.12. Revisión de las Hipótesis.....	143
IV.13. Contribución al campo de los límites arbóreos.....	147
V. CONCLUSIONES.....	149
VI. BIBLIOGRAFÍA.....	151

LISTA DE TABLAS

Tabla 1	: Porcentaje de frutos de lenga con semilla dispersados en el bosque.....	64
Tabla 2	: Porcentaje de viabilidad de las semillas de lenga dispersadas en el bosque....	66
Tabla 3	: Masa seca de las semillas de lenga de 1996.....	68
Tabla 4	: Porcentaje de frutos de lenga con semilla dispersados hacia la zona alpina...72	
Tabla 5	: Porcentaje de viabilidad de las semillas de lenga dispersadas hacia la zona alpina.....	74
Tabla 6	: Semillas de lenga recuperadas del entierro en el suelo del bosque.....	76
Tabla 7	: Semillas de lenga recuperadas del entierro en la zona alpina.....	78
Tabla 8	: Emergencia de las plántulas de lenga en función de la altitud en el bosque....	80
Tabla 9	: Representación porcentual de plántulas de lenga de la temporada con respecto al tamaño total del banco de plántulas, antes y después de la temporada de dispersión natural de semillas de 1996.....	85
Tabla 10	: Supervivencia de plántulas de lenga a distintas altitudes dentro del bosque...88	
Tabla 11	: Mortalidad específica de las plántulas de lenga trasplantadas.....	91

LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1 : Tipos de límite arbóreo superior.....2
- Fig. 2 : Esquema de las interrelaciones entre las condiciones ambientales y factores fisiológicos y no fisiológicos que determinan la ocurrencia de los límites arbóreos superiores.....4
- Fig. 3 : Factores directos que ocasionan una mortalidad parcial o total de los individuos en o sobre el límite arbóreo superior5
- Fig. 4 : Cuellos de botella en el ciclo de vida de una planta determinados por restricciones ambientales dentro de los estadios y entre ellos.....8
- Fig. 5 : Modelo de los factores que pueden ocasionar un menor rendimiento reproductivo (reproductive output) a nivel del individuo en el límite arbóreo superior.....13
- Fig. 6 : Modelo cualitativo de los factores demográficos implicados en la constitución del límite superior abrupto de una especie arbórea.....23
- Fig. 7 : *Nothofagus pumilio* (lenga), una de las principales especies formadoras de límites arbóreos superiores en los bosques templados de Sudamérica.....29
- Fig. 8 : Dinámica del banco de plántulas de una especie arbórea con estrategia de claros y formadora de banco de semillas.....32

Fig. 9	: Ubicación del sitio de estudio.....	34
Fig. 10	: Cerro Balseiro, Tierra del Fuego (850 m s.n.m.).....	35
Fig. 11	: Límite arbóreo superior de <i>Nothofagus pumilio</i> a comienzos del otoño.....	36
Fig. 12	: Zona alpina del cerro Balseiro, 50 m por sobre el límite arbóreo superior.....	38
Fig. 13	: Estructura del bosque de lenga en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego.....	42
Fig. 14	: Trampas (palanganas) utilizadas para la cuantificación de la lluvia de frutos de lenga.....	44
Fig. 15	: Jaula de acero inoxidable envolviendo la malla plástica que contiene las nueces del experimento de entierro de frutos.....	49
Fig. 16	: Plántulas de <i>Nothofagus pumilio</i>	57
Fig. 17	: Lluvia de frutos de lenga en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego.....	62
Fig. 18	: Dispersión de frutos de lenga más allá del límite arbóreo superior	70
Fig. 19	: Emergencia de plántulas de lenga originadas a partir de semillas de distinta procedencia altitudinal sembradas en cerro Balseiro, Tierra del Fuego.....	82
Fig. 20	: Densidad de plántulas de lenga en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego.....	83
Fig. 21	: Densidad de plántulas de lenga sobre el límite arbóreo superior.....	86
Fig. 22	: Supervivencia de plántulas trasplantadas desde el nivel 630 m a las cercanías del límite arbóreo superior.....	90
Fig. 23	: Estructuras de edades de las plántulas de lenga en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego.....	93
Fig. 24	: Estructuras de edades de los individuos adultos de <i>Nothofagus pumilio</i>	

	en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego.....	95
Fig. 25	: Dinámica de cinco estadios del ciclo de vida de <i>Nothofagus pumilio</i> dentro del bosque en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego, 1996-1997.....	98
Fig. 26	: Dinámica de cuatro estadios del ciclo de vida de <i>Nothofagus pumilio</i> dentro del bosque en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego, 1997.....	99
Fig. 27	: Dinámica de tres estadios del ciclo de vida de <i>Nothofagus pumilio</i> sobre el límite arbóreo superior en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego, 1997.....	100
Fig. 28	: Dinámica de cuatro estadios del ciclo de vida de <i>Nothofagus pumilio</i> dentro del bosque en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego, 1998-1999.....	101
Fig. 29	: Dinámica de tres estadios del ciclo de vida de <i>Nothofagus pumilio</i> sobre el límite arbóreo superior en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego, 1998.....	102
Fig. 30	: Modelo revisado acerca de los factores demográficos implicados en la constitución del límite superior abrupto de una especie arbórea.....	144

LISTA DE ABREVIATURAS

ANDEVA	: Análisis de Varianza
AT	: alpine timberline
ca.	: aproximadamente
cm	: centímetro (s)
CV	: coeficiente de variación
DAP	: diámetro a la altura del pecho
DE	: desviación estándar para la muestra
EE	: error estándar de la media aritmética
Fig.	: figura
g.l.	: grado(s) de libertad
h	: altura
H	: estadígrafo de Kruskal-Wallis
ha	: hectárea (s)
km	: kilómetro (s)
LAS	: límite arbóreo superior
LSD	: Diferencia Significativa Mínima de Fisher
m	: metro (s)

mg	: milígramo (s)
No.	: número
P	: probabilidad
p/v	: peso/volumen
r^2	: coeficiente de determinación
s.n.m.	: sobre el nivel del mar
\bar{X}	: media aritmética
y col.	: y colaboradores
%	: porcentaje

RESUMEN

El límite arbóreo superior (LAS) se presenta como una zona transicional o un borde abrupto entre las comunidades de bosque continuo y las comunidades de hierbas, arbustos y cojines de alta montaña. Los factores primarios en la determinación del LAS son las condiciones ambientales bióticas y abióticas. Éstas actúan indirectamente sobre la fisiología de los individuos, reduciendo su balance de carbono, o directamente, provocándoles daño y/o mortalidad. Cualesquiera que sean los factores causales del LAS, todos operan sobre la base demográfica de abundancia/ sobrevivencia/ mortalidad. Esto se debe a que las restricciones ambientales afectan el desempeño de las especies en diferentes estadios de su ciclo de vida, donde el número de individuos que logra completar el ciclo depende del número e intensidad de los "cuellos de botella" interpuestos entre los distintos estadios, así como del esfuerzo reproductivo de la especie. En esta tesis se postula que las condiciones ambientales en el LAS determinan: i) una menor producción de semillas en los individuos adultos respecto de altitudes inferiores y ii) cuellos de botella de intensidad creciente con la altitud en los procesos de germinación, emergencia y sobrevivencia de las plántulas. Ambos fenómenos actuando en combinación harían que el establecimiento de los árboles sea crecientemente improbable en dirección al LAS. Más allá de él, la probabilidad de establecimiento sería aun menor, ya que las plántulas no cuentan

con la protección del dosel, estando plenamente expuestas a las condiciones microclimáticas rigurosas de la alta montaña. Para poner a prueba estas hipótesis, entre 1996 y 1999 se estudió la producción y dispersión de semillas y la emergencia y sobrevivencia de las plántulas de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (lenga) (Fagaceae) en un gradiente altitudinal (450-740 m) en el cerro Balseiro (54°13'S, 68°41'O), Tierra del Fuego, Chile. Se investigó además la dinámica del banco de plántulas y la de los individuos adultos así como la contribución demográfica del banco de semillas.

En general, hubo una disminución altitudinal en la lluvia de frutos, alcanzando un mínimo a 630 m para luego volver a aumentar hacia el abrupto LAS (690 m) y de nuevo declinar en la zona alpina (> 690 m). El porcentaje de frutos con semilla, la viabilidad de las semillas y su masa también declinaron con la altitud, alcanzando valores mínimos en las cercanías del LAS, aunque no en todos los años del estudio la tendencia resultó significativa. La dispersión efectiva de frutos sobre el LAS alcanzó solamente a 20 m del borde; excepcionalmente un fruto llegó a 80 m. En general, la calidad de estos propágulos fue inferior a la de aquellos que cayeron dentro del bosque. *Nothofagus pumilio* no formó banco de semillas persistente en el suelo del bosque, aunque sí un banco transitorio. La emergencia de las plántulas dentro del bosque declinó con la altitud creciente. Lo mismo ocurrió al comparar experimentalmente el nivel 690 m (dentro del bosque) con la zona alpina (740 m). La densidad de plántulas declinó hacia el LAS, alcanzando una distancia máxima sobre él de 10-20 m. En 1996, que fue un año de producción de frutos y semillas excepcional, el reclutamiento de plántulas sólo fue exitoso en los niveles altitudinales inferiores. No existió ninguna correlación clara entre la sobrevivencia de las plántulas den-

tro del bosque y la altitud. En un experimento de trasplante de plántulas hacia las cercanías del LAS, su sobrevivencia fue máxima en el borde, seguida por el interior del bosque y, en último lugar, la zona alpina. El herbívoro *Lama guanicoe* (guanaco) puede ser otra restricción en el ciclo de vida de la lenga, debido a que en la mayor parte del bosque se observó ramoneo en las plántulas, incluyendo a las que crecen en la zona alpina. Dentro de los cuellos de botella evaluados, los más intensos ocurrieron en la emergencia de las plántulas y en la transición entre los frutos totales y los frutos con semilla. Aunque no todas las variables demográficas disminuyeron como estaba previsto, en general la probabilidad de establecimiento de los individuos declinó al aumentar la altitud. Más allá del LAS, la intensidad de los cuellos de botella fue aun mayor, contribuyendo al origen de un límite de carácter abrupto.

Basado en el estudio de las edades de las plántulas, se concluyó que la lenga regenera episódicamente en ciclos de siete a ocho años, independiente de la altitud. A largo plazo, la lenga mostró un máximo establecimiento aproximadamente simultáneo a todas las altitudes, abarcando entre 1810 y 1860, según se dedujo de las estructuras de edades de los adultos. El hallazgo de individuos de 160 años en promedio en el LAS, así como la ausencia de restos de árboles muertos en la zona alpina, sugieren que el LAS del cerro Balseiro ha permanecido estático por un tiempo prolongado.

Se concluyó que los cuellos de botella intensificados con la altitud creciente generan una restricción espacial en la determinación del LAS. Sin embargo, el establecimiento episódico de la lenga aporta una restricción temporal. Por lo tanto, la primera restricción, aunque siempre presente, sólo tiene oportunidad de manifestarse cuando la restricción

temporal se libera, permitiendo que el LAS avance una corta distancia. En los períodos con escaso o nulo establecimiento, estas restricciones espacio-temporales son las responsables de la mantención del LAS en su lugar por un tiempo prolongado, a través de la longevidad de los individuos, hasta que un futuro máximo de establecimiento posibilita el origen de un nuevo LAS.

ABSTRACT

The alpine timberline (AT) is a transitional zone or an abrupt border between the continuous forest communities and the herb, shrub and high mountain cushion communities. The primary factors determining the AT are the biotic and abiotic environmental conditions. These operate indirectly on the individual's physiology, reducing the carbon balance, or directly provoking damage and/or mortality. Whatever the AT causal factors are, all operate on the demographical basis of abundance/ survival/ mortality. This is due to environmental restrictions affecting the species' performance at different life cycle stages, where the number of individuals completing the cycle depends on the number and intensity of the "bottle-necks" interposed between the different stages, as well as of reproductive effort. In this thesis it is postulated that the environmental conditions in the AT determine: i) a smaller seed production by adult individuals with respect to lower altitudes, and ii) bottle-necks of increasing intensity with altitude in the germination, emergence and seedling survival processes. Both phenomena acting in combination would make tree establishment increasingly improbable towards the AT. Above it, establishment probability would be even smaller since the seedlings don't have canopy protection and are fully exposed to the harsh microclimatic conditions of the high mountain. To test these hypotheses, between 1996 and 1999 seed production and dispersal, and seedling e-

mergence and survival of *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (lenga) (Fagaceae) along an altitudinal gradient (450-740 m) on Balseiro hill (54°13'S, 68°41'W), Tierra del Fuego, Chile, were studied. Furthermore seedling bank and adult individual dynamics were investigated as well as the demographic contribution of the seed bank.

Generally, there existed an altitudinal decrease in the fruit rain, reaching a minimum at 630 m and then increasing towards the abrupt AT (690 m) and again declining in the alpine zone (> 690 m). The percentage of fruit with seed, the viability and mass of seeds also declined with altitude, reaching minimum values close to the AT, though this trend was not significant in all study years. The effective fruit dispersal above the AT only reached 20 m from the border and exceptionally 80 m. Generally, the quality of these propagules was inferior with respect to those fallen inside the forest. *Nothofagus pumilio* did not form a persistent seed bank in the forest soil, but a transient bank was formed. The seedling emergence inside the forest declined with increasing altitude. The same occurred upon experimentally comparing the level 690 m (inside the forest) with the alpine zone (740 m). The seedling density declined towards the AT, reaching a maximum distance 10-20 m above the border. In 1996, an exceptional fruit and seed production year, seedling recruitment only was successful in the lower levels of the forest. No clear correlation existed between the seedling survival inside the forest and altitude. In a seedling transplant experiment in the neighborhood of the AT, survival was maximum at the border, followed by the inside of the forest and, lastly, the alpine zone. The herbivorous *La-*

ma guanicoe (guanaco) may be another restriction in the life cycle of lenga, since grazed seedlings were observed both in the forest and in the alpine zone. The most intense bottle-necks occurred in the seedling emergence process followed by the transition between total fruits and fruits with seed. Although not all demographic variables declined according to the hypotheses, generally the establishment probability declined with increasing altitude. Above the AT, the intensity of the bottle-necks was greater, contributing to the origin of an abrupt limit.

Based on the study of the seedling ages, it was concluded that lenga regenerates episodically in seven to eight year cycles, independent of the altitude. In the long term, lenga showed a maximum establishment nearly simultaneous at all altitudes, between the years 1810 and 1860, according to the adult age structures. The existence of individuals 160 years old (mean age) in the AT, as well as the absence of dead tree remains in the alpine zone, suggest the Balseiro hill AT has remained static for a prolonged time.

In conclusion, the intensified bottle-necks at increasing altitudes generate a spatial restriction in the determination of the AT. However, the episodic lenga establishment contributes a temporal restriction. Therefore, the first restriction, though always present, only has the opportunity to express itself when the temporal restriction vanishes, permitting AT advances for short distances. In the scarce or null establishment periods, these spatial-temporal restrictions are responsible for maintaining the AT in place for a prolonged time through individual longevity, until a future maximum establishment event originates a new AT.

I. INTRODUCCIÓN

I.1. Antecedentes generales

El límite arbóreo alpino o superior (LAS) es una de las fronteras biológicas naturales más notables en cuanto a su fisonomía (Wardle 1965). Se han descrito dos tipos principales de LAS (Tranquillini 1979), los cuales deben ser considerados como situaciones extremas de un fenómeno que presenta casos intermedios (Fig. 1). Por un lado se dan zonas de transición que comienzan en rodales cerrados que van perdiendo densidad hasta convertirse en individuos aislados de estatura cada vez más reducida, para finalizar en individuos postrados denominados *krummholz* (del alemán "madera retorcida") (Tranquillini 1979). En esta situación el LAS se divide en límite del bosque, línea de los árboles (2-4 m de altura como mínimo, Little 1979, Kullman 1990) y límite del *krummholz* (Arno 1984). En el otro caso, de naturaleza abrupta, una formación boscosa cerrada da paso a la zona alpina de cojines, hierbas y arbustos constituyendo una línea nítida (Wardle 1985 a), que puede o no estar constituida por *krummholz* (Norton y Schönenberger 1984) (Fig. 1). En esta situación en particular, si el límite está marcado por árboles erectos de más de 2 m de altura, el LAS corresponde exactamente a la línea de los árboles (timberline = treeline).

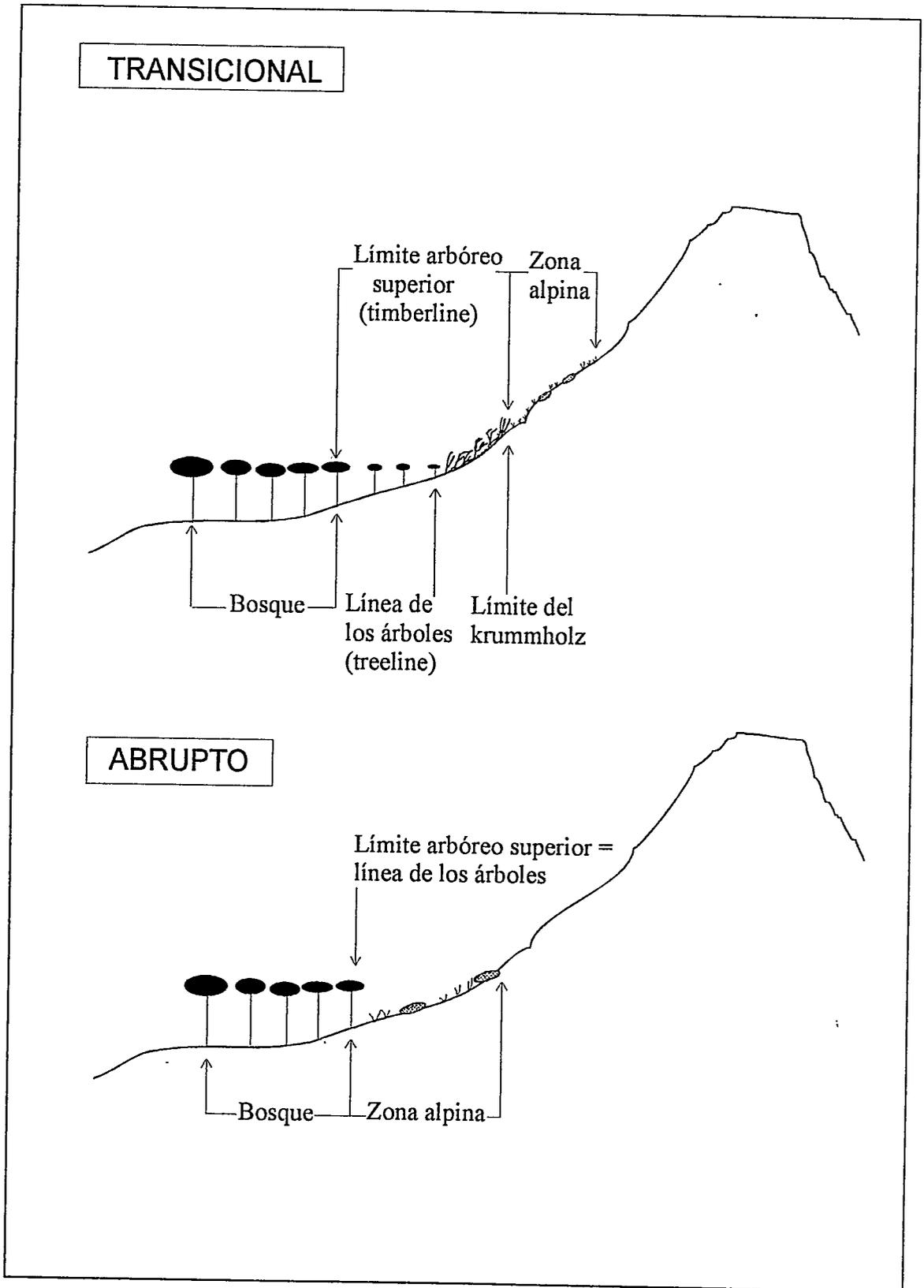


Fig. 1: Tipos de límite arbóreo superior.

El fenómeno del LAS ha constituido un campo de investigación sobre el cual se ha trabajado activamente durante el siglo XX. Revisiones exhaustivas del tema pueden encontrarse en Tranquillini (1979) y Arno (1984). La información disponible se puede conceptualizar de acuerdo al esquema de la Fig. 2. Los factores primarios en la determinación del LAS son las condiciones ambientales tanto bióticas como abióticas (Fig. 3). Éstas pueden actuar de forma indirecta sobre los árboles, comprometiendo su balance de carbono, o directamente, ocasionando daño y/o mortalidad a los individuos (Fig. 2). La disminución en el balance de carbono ocurre por el acortamiento en la duración de la estación de crecimiento que experimentan los árboles a medida que se asciende en un gradiente altitudinal (Wardle 1971, Wardle 1977, Tranquillini 1979, Stevens y Fox 1991) y por las tasas fotosintéticas netas en declinación con la altitud creciente (Pisek y Winkler 1958, Benecke 1972, Benecke y Nordmeyer 1982). Éstas a su vez disminuyen como consecuencia de la declinación en las temperaturas (Pisek y col. 1969), del aumento de la respiración oscura (Maruyama y col. 1972), del descenso en el contenido de clorofila de las hojas (Benecke 1972), de la disminución de la presión parcial de dióxido de carbono (Mooney y col. 1964), de la disminución del aporte hídrico dado un suelo frío (Benecke 1972) y del efecto del viento fuerte que induce al cierre estomático (Tranquillini 1969). Según esta visión, el LAS es considerado como el punto donde las ganancias de materia orgánica durante la estación de crecimiento se igualan a las pérdidas durante el año, especialmente durante el invierno (Wardle 1981, Stevens y Fox 1991).

La disminución en el balance de carbono predispone al daño por los factores de acción directa (Fig. 3), debido a que se produce una maduración insuficiente de los teji-

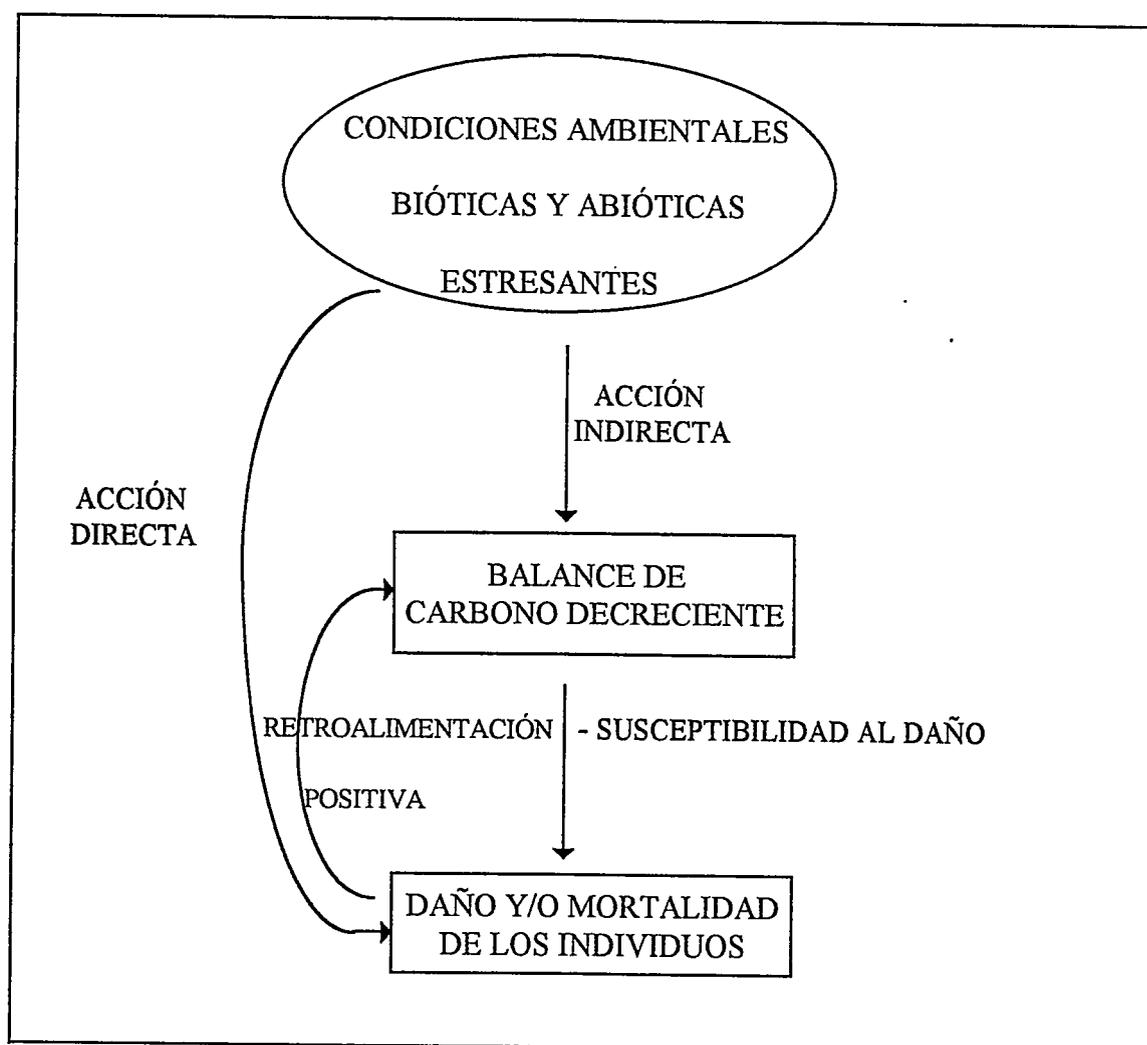


Fig. 2: Esquema de las interrelaciones entre las condiciones ambientales y factores fisiológicos y no fisiológicos que determinan la ocurrencia de los límites arbóreos superiores. Para la explicación referirse al texto.

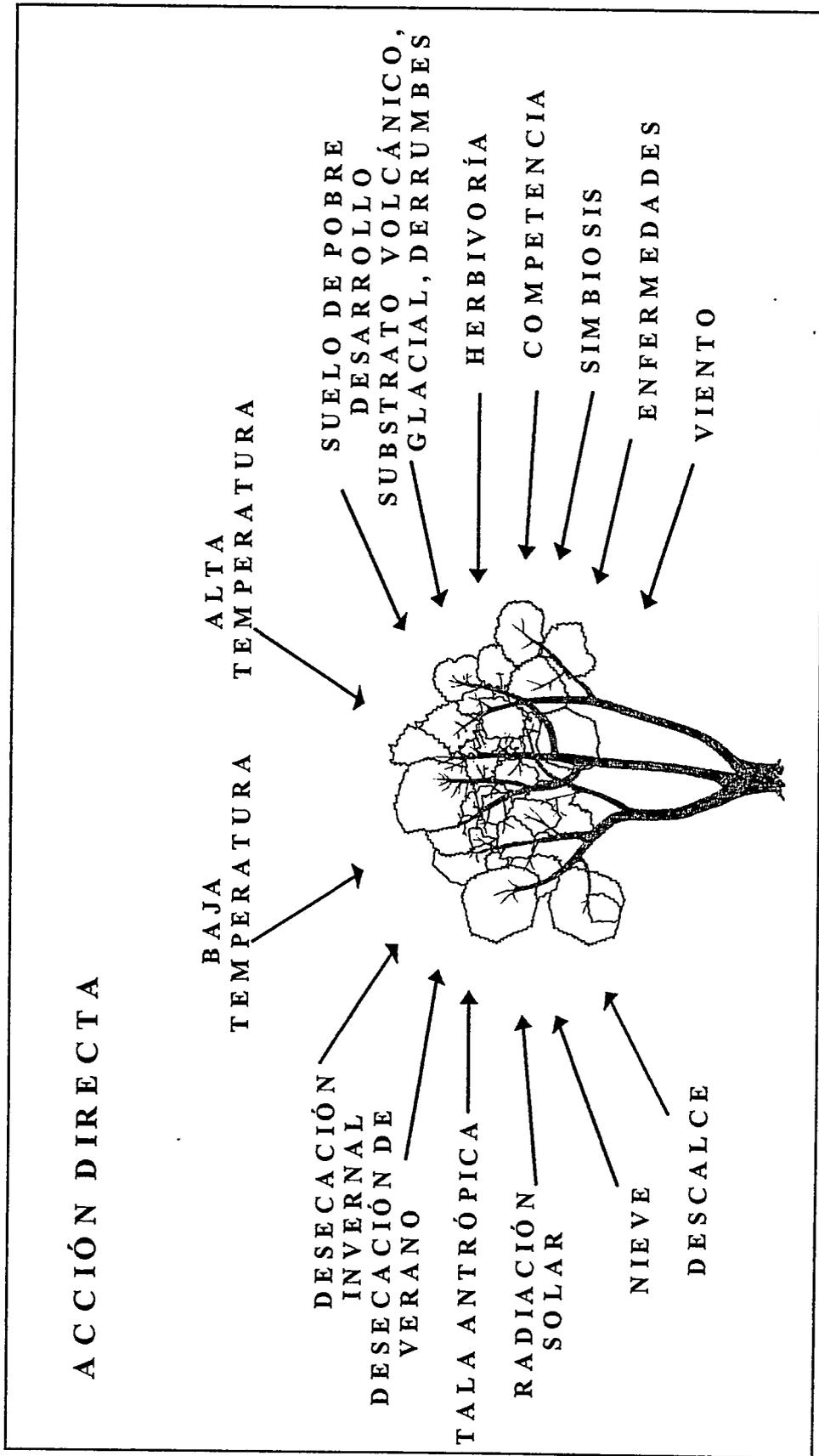


Fig. 3: Factores directos que ocasionan una mortalidad parcial o total de los individuos en o sobre el límite arbóreo superior. En algunos casos, la susceptibilidad al daño aumenta debido a la predisposición por parte de los factores de acción indirecta. Por similitud, se han omitido las numerosas y complejas interacciones entre los factores presentados.

dos ocasionando que sean vulnerables al daño por las bajas temperaturas o por la desecación invernal (Fig. 3) (Michaelis 1934 a, b; Wardle 1971, Tranquillini 1974, Baig y Tranquillini 1976, Platter 1976). Este daño reduce aún más el presupuesto energético de los individuos sobrevivientes y mediante una retroalimentación positiva ocasiona que se encuentren en peores condiciones que en un comienzo para enfrentar las presiones ambientales que surgirán más adelante en su ciclo de vida (Fig. 2).

El daño y/o mortalidad propiamente tales son provocados por los factores directos que se detallan en la Fig. 3. A diferencia de los factores indirectos, que parecen ser válidos para cualquier LAS no deprimido por perturbaciones, ninguno de los factores de acción directa opera a escala global. En cada situación en particular, están involucrados diversos factores, los cuales interactúan de manera compleja. Por lo tanto, no existe una causal directa única que dé cuenta del fenómeno del LAS independiente de la especie y de la región.

La mayor parte de los antecedentes presentados han sido obtenidos a partir del estudio de los individuos adultos en un gradiente altitudinal (ej. Slatyer 1976, Marchand y Chabot 1978, Tranquillini 1979, Benecke y Nordmeyer 1982), implicando que es en este estadio del ciclo de vida donde se determina el LAS. Este enfoque fisiológico ha llevado a la conclusión de que en la mayoría de los casos el nivel de daño por los factores directos aumenta con la altitud, provocando niveles de estrés apreciables sobre los individuos del LAS, pero no lo suficiente como para ocasionarles la muerte. De hecho, cualquier LAS está formado en su mayor parte por individuos vivos (Hadley y Smith 1983, Norton y Schönenberger 1984). Por otro lado, debe tomarse en cuenta que los individuos del LAS

ya han sido capaces de afrontar una serie de condiciones adversas para establecer el LAS y, por lo tanto, se ha pasado por alto el problema de fondo que es la ausencia de establecimiento de adultos *más allá* del LAS. Entonces la pregunta debiera ser formulada de la siguiente manera: ¿qué restricciones experimentan los individuos adultos del LAS para originar a otros individuos adultos que superen el LAS? Esto lleva de inmediato a considerar la demografía del ciclo de vida de los árboles.

En general, el número de individuos que logra completar el ciclo de vida (Fig. 4) depende del número e intensidad de los cuellos de botella¹ interpuestos entre los distintos estadios del ciclo. Un punto crítico es la magnitud de la reproducción de la especie, la que determina el número inicial de individuos que entran al ciclo de vida. En esta tesis se propone que cualesquiera que sean los factores causales del fenómeno del LAS, todos operan sobre la misma base demográfica, entendida como variaciones de abundancia (densidad), sobrevivencia y mortalidad de los individuos de la población en todos los estadios del ciclo de vida. Esto ocurre debido a que las condiciones adversas del ambiente en el LAS determinarían: i) una menor producción de semillas en los individuos adultos respecto de altitudes inferiores así como ii) cuellos de botella de intensidad creciente con la altitud en los procesos de germinación, emergencia y sobrevivencia de las plántulas.

¹ Definición de "cuello de botella" demográfico: Sea la transición $X \rightarrow Y$, donde X y Y son las fases inicial y final de la transición, respectivamente. Asociemos a la transición una probabilidad llamada "cuello de botella" definida por $P = \rho Y / \eta X$, donde ρY y ηX son medidas de abundancia de las respectivas fases. Ya que $\rho \leq \eta$, entonces P puede adoptar valores entre 0 y 1, ambos inclusive. Cuando $P = 0$ el cuello de botella es máximo; cuando $P = 1$, no existe cuello de botella. Cuellos de botella de intensidad intermedia se alcanzan cuando P fluctúa entre estos valores extremos. Por comodidad, el valor de P se expresa como porcentaje.

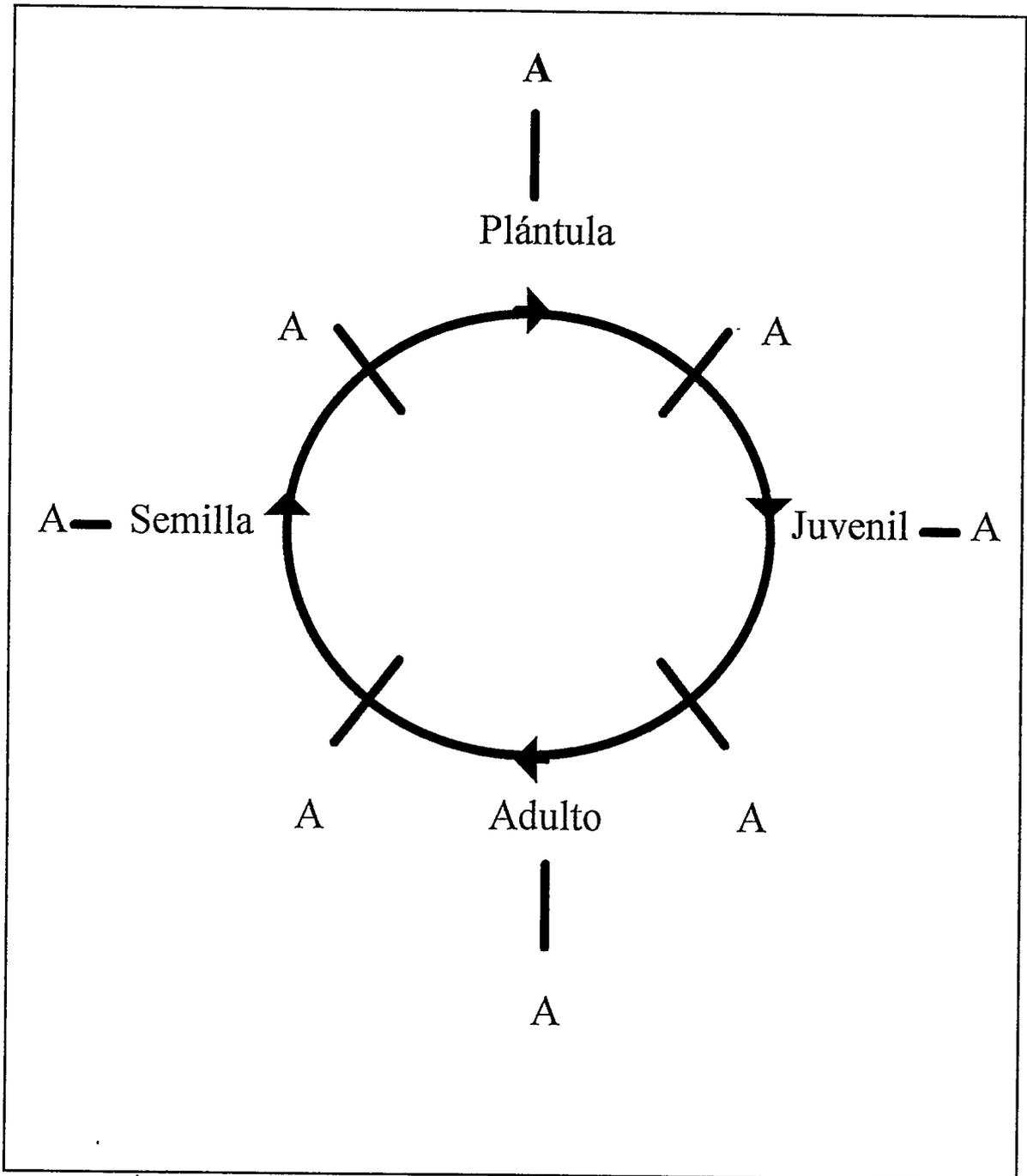


Fig. 4: Cuellos de botella en el ciclo de vida de una planta, determinados por restricciones ambientales (A), fisiológicas y no fisiológicas, dentro de los estadios y entre ellos.

Estos últimos cuellos de botella se expresarían como menor sobrevivencia (mayor mortalidad) en los estadios de semilla y plántula cuando la altitud va en aumento. Los fenómenos i) y ii) actuando en combinación harían que el establecimiento de los adultos sea cada vez menos probable en dirección al LAS; menos aún en la zona alpina.

El objetivo de esta tesis es: i) aportar evidencia de que el LAS está determinado por una serie de cuellos de botella actuando en todos y cada uno de los estadios del ciclo de vida de la especie arbórea que lo compone, operando desde antes del estadio de adulto, ii) demostrar que las restricciones ambientales, el factor primario en la determinación del LAS, también operan sobre una base demográfica de abundancia/ sobrevivencia/ mortalidad, que es la que en definitiva limita los procesos de establecimiento más allá del LAS; y iii) demostrar que los diversos factores que ocasionan mortalidad de los individuos están actuando sobre un tamaño poblacional de cada estadio que se reduce drásticamente mientras más se avanza en el ciclo de vida de los árboles del LAS, lo que hace cada vez más difícil que un individuo logre sortear todas estas restricciones para establecerse en la zona alpina como adulto.

Para tal efecto, se estudiaron los procesos de i) producción, dispersión, almacenamiento en un banco y germinación de semillas y ii) establecimiento, sobrevivencia y estructura etaria del banco de plántulas². Estos procesos aportaron información sobre la dinámica a corto plazo del LAS. Dado que los LAS que existen actualmente se han establecido en escalas de tiempo de décadas o siglos antes del presente, y ante la imposibili-

² Plántula pequeña: individuos de menos de 10 cm de altura. Plántula alta: individuos de menos de 5 cm de diámetro y entre 10 y 140 cm de altura (Rebertus y Veblen 1993).

dad de seguir la sobrevivencia de los juveniles³ y adultos durante varios años, se estudiaron también las estructuras de edades de estos individuos con el fin de realizar inferencias a mediano y largo plazo acerca de la dinámica del LAS. Un supuesto importante de esta tesis es que los patrones y procesos que hoy caracterizan al LAS siempre han ocurrido, y por lo tanto fueron importantes en el momento de su establecimiento hace décadas o siglos.

La presente tesis estudia el problema planteado en el límite arbóreo abrupto de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser, como ejemplo del tipo de LAS que predominan en ecosistemas templados de Nueva Zelanda y Sudamérica (Norton y Schönenberger 1984, Rebertus y col. 1997). Sin embargo, en el desarrollo teórico que viene a continuación se entregan antecedentes de diversas especies arbóreas, con diferentes sistemas de reproducción, modos de dispersión, etc., con el objeto de generalizar a otras regiones no ocupadas por especies del género *Nothofagus*. Del mismo modo, los resultados se comparan con los antecedentes disponibles para los límites transicionales, en un intento por elaborar un modelo demográfico general de límites arbóreos. Por otra parte, esta investigación no pretende aportar evidencia ni contraevidencia sobre las causales directas del LAS, las que, como ya se dijo, no poseen validez universal.

En seguida, se revisa en detalle el marco teórico de la proposición que sustenta el modelo demográfico base de esta tesis.

³ Juvenil o brinzal: individuos de menos de 5 cm de diámetro y de estatura superior a 140 cm (Rebertus y Veblen 1993).

I.2. Factores demográficos implicados en la constitución del límite arbóreo superior

I.2.1. Reproducción sexual

Uno de los conceptos claves en teoría de historia de vida es la proposición de que los recursos que poseen los organismos son limitados, por lo que la asignación a una actividad en particular compromete negativamente la asignación a otras actividades o estructuras del individuo (Harper 1977, Reekie y Bazzaz 1987 b). En el contexto del LAS, éste es un problema que cobra relevancia, debido a la reducción en el balance de carbono con la altitud creciente (sección I.1.). Los modelos teóricos proponen que en un ambiente estresante, como el que se presenta en los bordes de distribución de las especies (Hoffmann y Blows 1994), se produce una reasignación del presupuesto energético y de materiales desde crecimiento y reproducción a mantención (Parsons 1993). La mantención comprende a todas aquellas actividades que reparan el daño ocasionado por las presiones ambientales, favoreciendo mayoritariamente la actividad vegetativa del organismo y privilegiando su sobrevivencia sobre otros componentes de la adecuación biológica (Parsons 1993, Larcher 1995). Numerosos antecedentes confirman que efectivamente los árboles del LAS exhiben menores tasas de crecimiento que aquéllos ubicados a menor altitud, tanto en crecimiento diametral (Mork 1960, Ott 1978), como en altura (Holzer 1967, Oswald 1969). El esfuerzo reproductivo, por otra parte, incluye la inversión en estructuras reproductivas y de soporte, y la actividad metabólica asociada a su formación y funcionamiento, a la cual debe restársele, en algunos casos, la actividad fotosintética

que son capaces de realizar los órganos reproductivos (Bazzaz y col. 1979, Reekie y Bazzaz 1987 a). Si bien no existen estudios detallados de la asignación proporcional de recursos a todos los aspectos de la actividad reproductiva de los árboles en el LAS, una estimación aproximada se puede obtener a partir del rendimiento reproductivo (reproductive output), que sólo incluye la producción de flores, frutos y semillas (Reekie y Bazzaz 1987 a). De acuerdo a esto, el resultado esperable de una menor asignación a reproducción sexual en el LAS es una menor producción en estos tres estadios del ciclo de vida de los árboles (Fischer y col. 1959, Kuoch 1965, Manson 1974) (Fig. 5). Se ha sugerido frecuentemente que los recursos limitantes son responsables de los abortos observados en los meristemas sexuales (Willson y Price 1980, Stephenson 1981, 1984; Harper y Wallace 1987). Por otro lado, la proporción de frutos con respecto a las flores producidas (fruit set), puede declinar hacia el LAS producto de factores ambientales que inducen a la pérdida de las flores, por ejemplo, las heladas (Manson 1974), el fuerte viento y las condiciones muy húmedas (Poole 1948, 1965) durante el estadio de floración, condiciones que tienden a presentarse con mayor frecuencia a medida que la altitud se incrementa.

Asimismo, se prevé que en el LAS ocurra: i) una limitación de la polinización, dada una menor cantidad del polen alcanzando los estigmas de las flores femeninas (Bierzychudek 1981, Campbell 1985, Diggle 1995), lo que incidiría negativamente en la iniciación de frutos y semillas, o ii) un mayor aborto de las semillas o frutos, como consecuencia de la baja calidad del material maternal (óvulos) o directamente de una limitación de recursos durante el desarrollo de la semilla (Chiariello y Gulmon 1991, Diggle 1995).

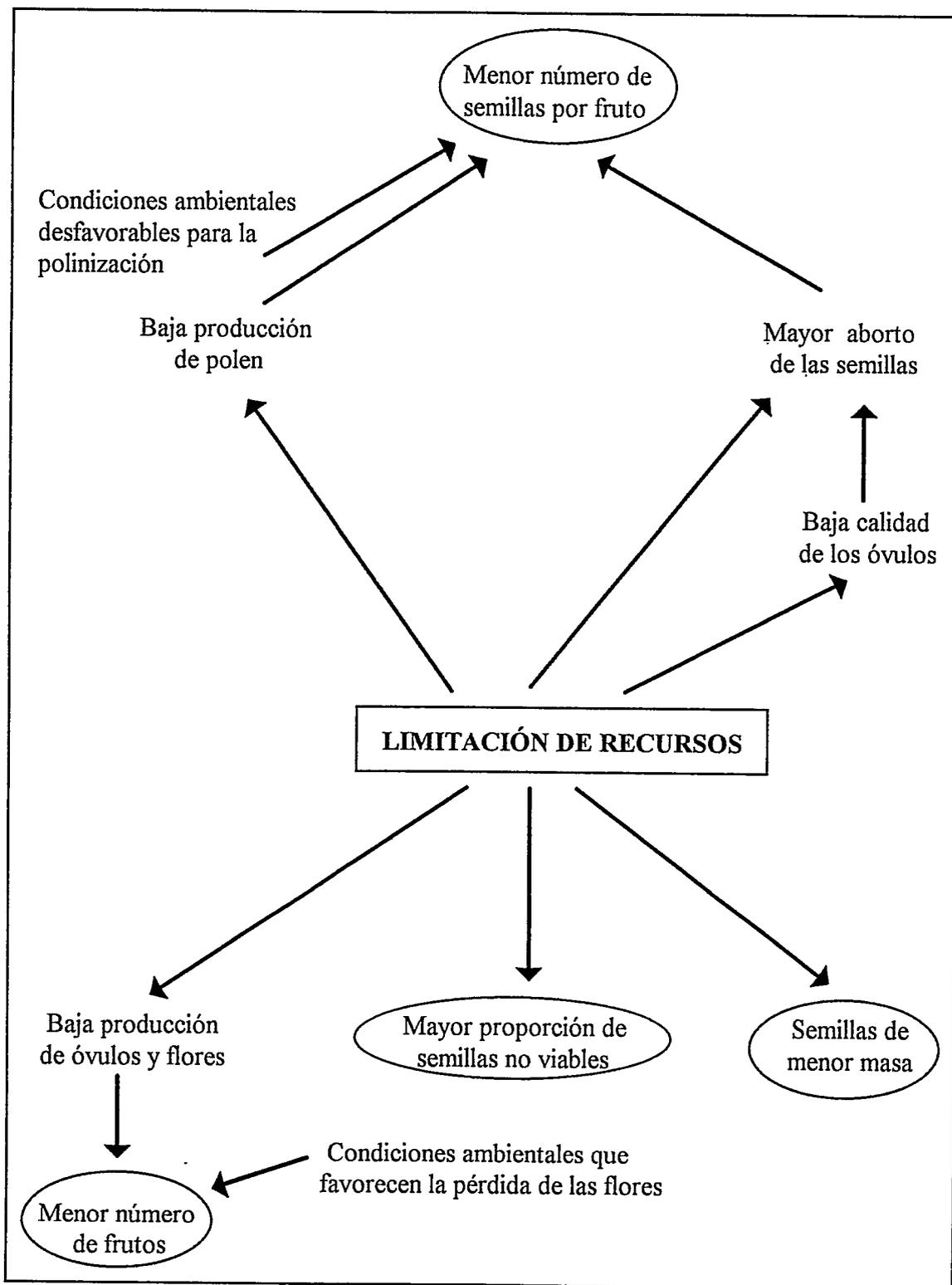


Fig. 5: Modelo de los factores que pueden ocasionar un menor rendimiento reproductivo (reproductive output) a nivel del individuo en el límite arbóreo superior en comparación con los niveles altitudinales inferiores.

Las alternativas i) y ii) no son mutuamente excluyentes (Haig y Westoby 1988), ya que ambas pueden ser consecuencia de la misma limitación de recursos (Fig. 5). Los factores ambientales también pueden restringir la polinización. En el caso de las especies con polinización biótica, los niveles de temperatura, de humedad del aire y de viento propios de la zona alpina, desfavorecen la actividad de los vectores de polen (Parrish y Bazzaz 1979, Arroyo y col. 1985). Una polinización restringida puede ocurrir también si la especie es anemófila, ya que se considera que éste es un método ineficiente (Faegri y Van der Pijl 1979, Meeuse y Morris 1984), especialmente en ambientes lluviosos (Rodríguez 1990). El resultado final de esta limitación en la polinización o de la incidencia creciente de abortos, es el número de semillas por fruto o por planta, el cual debiera declinar hacia el LAS. Otra forma de expresar lo mismo es decir que la proporción de frutos vanos debiera aumentar con la altitud creciente (Fig. 5).

Los parámetros de calidad de las semillas también pueden verse afectados negativamente en el LAS. Es el caso de la viabilidad (Barclay y Crawford 1984) y la masa de las semillas (Wardle 1970, Baker 1972, Stöcklin y Favre 1994), debido a un desarrollo incompleto de los propágulos (Barclay y Crawford 1984, Chambers 1989), nuevamente bajo un escenario de recursos limitados para la reproducción y de una corta estación para aprovisionar a las semillas.

En resumen, si bien el fenómeno de asignación de recursos opera a nivel de individuos, puede tener importantes implicaciones a nivel poblacional en lo que respecta a la cantidad y calidad de las semillas producidas.

I.2.2. Dispersión de semillas hacia la zona alpina

Harper y col. (1961) acuñaron el concepto de "sitio seguro" para referirse a aquellos micrositios naturales que favorecen la germinación de las semillas. Los dos componentes claves del sitio seguro son el tipo de substrato que lo caracteriza y las condiciones microclimáticas que experimenta (Stöcklin y Bäumler 1996). La dispersión biótica aumenta la probabilidad de que los propágulos alcancen estos sitios seguros, debido al componente de dispersión dirigida (*sensu* Howe y Smallwood 1982) que caracteriza a este tipo de dispersión. En cambio, la probabilidad de que estos sitios seguros sean alcanzados por dispersión abiótica es solamente función del área que ocupan con respecto al área total. Dada la competencia con la vegetación alpina (Black y Bliss 1978), los suelos de pobre desarrollo y los extremos climáticos que caracterizan al substrato más allá del LAS (Arno 1984), los sitios seguros para las especies arbóreas son poco abundantes en la zona alpina. De lo anterior se concluye que la mayor parte de los propágulos que se dispersen abióticamente más allá del LAS no alcanzarán sitios seguros y, por lo tanto, es improbable que puedan contribuir a las generaciones futuras de la población.

Con respecto a la distancia de diseminación de los propágulos, no es posible generalizar, debido a que tal distancia depende más de adaptaciones propias de cada semilla, que del modo de dispersión biótico o abiótico. Por ejemplo, semillas anemócoras de distintas especies pueden viajar distancias largas o cortas dependiendo de su morfología (Donoso 1993). Usualmente las que están dotadas de estructuras que asemejan plumas alcanzan mayores distancias (100 m) que aquéllas dotadas de alas o aquéllas que carecen

de estructuras que favorezcan la dispersión (Stöcklin y Bäumler 1996). Por otra parte, las especies con dispersión biótica por aves pueden dispersar sus semillas hasta kilómetros de la fuente de origen (Arno 1966). Lo mismo ha sido sugerido en casos excepcionales para especies anemócoras (Wardle 1984). Restringiendo el análisis a los límites arbóreos abruptos de Nueva Zelanda y del sur de Sudamérica, donde predominan especies arbóreas anemócoras, como por ejemplo *Nothofagus* de pobre dispersión (Wardle 1985 b, Donoso 1993), se puede predecir que la lluvia de semillas y el establecimiento exitoso de las plántulas quedarán restringidos a las cercanías del LAS, dada la escasez de sitios seguros más allá de él y el modo de dispersión no dirigida. Estos factores, junto a la menor cantidad y calidad de los frutos que se espera que produzca el LAS (sección I.2.1), contribuirán a configurar un borde abrupto. En cambio, aquellas especies con dispersión por animales, caracterizadas por una dispersión dirigida hacia sitios seguros en la zona alpina, tienden a formar límites transicionales (Tranquillini 1979, Arno 1984). La explicación completa a estos patrones involucra otras variables aparte de la dispersión, p.ej. la germinación y la sobrevivencia de las plántulas en sitios abiertos (secciones I.2.4 y I.2.5).

I.2.3. Banco de semillas

El banco de semillas en el suelo permite a las plantas mantener una fracción de sus propágulos latentes hasta que las condiciones del medio sean adecuadas para la germinación y establecimiento de las plántulas, y es considerado una adaptación para afrontar la variación temporal y espacial del ambiente (Brown y Venable 1986). Thompson y Grime

(1979) clasificaron los bancos de semillas en transitorios (BST, cuando las semillas germinan solamente el mismo año de su producción) o persistentes (BSP, cuando algunas semillas germinan posteriormente al año de su producción). Dada la amplia variación en la composición específica y de ambientes que ocupan los límites arbóreos a nivel mundial, es improbable que el rasgo presencia o ausencia del banco de semillas esté asociado con el hecho de que la especie forme o no un límite arbóreo. Sin embargo, si restringimos el análisis a ecosistemas arbóreos templados de latitudes medias a altas, es posible predecir la existencia de un BST dada la estacionalidad marcada en este tipo de ambientes, donde el tiempo entre la dispersión de las semillas y la llegada de la época invernal no es suficiente para la germinación y el establecimiento exitoso de las plántulas (Donoso 1993). Con respecto al BSP, diferentes factores favorecen o desfavorecen su formación. En el primer caso, el BSP se puede asociar con: a) autoincompatibilidad genética y dioicía, las cuales determinan una mayor dependencia de los polinizadores y establecen un factor de incertidumbre en la reproducción de la especie (M.T.K. Arroyo, comunicación personal), habiéndose encontrado que los mecanismos de fecundación cruzada tienen mayor incidencia en las especies leñosas que en las herbáceas (Arroyo 1981, Arroyo y Squeo 1990, Arroyo y Uslar 1993); b) ciclos irregulares de producción de semillas o frutos (Burschel y col. 1976, Becker 1981, Mascareño 1987, Allen y Platt 1990), en parte determinados por las condiciones climáticas variables de un año al otro (Webb y Kelly 1993); c) un régimen de perturbaciones patente en comunidades forestales (Veblen y Ashton 1978), donde muchas especies requieren de perturbaciones para regenerar (Pickett y White 1985), y d) depredación de semillas predispersión (Louda 1989). Factores que no favorecen la evolu-

ción de la latencia de las semillas en el BSP son los contrarios a los recién mencionados, p.ej., la depredación de semillas postdispersión (Louda 1989). También se pueden mencionar la polinización por viento, la longevidad de los individuos (Rees 1994, 1996) y las adversas condiciones de almacenamiento de semillas en el suelo del bosque, debido a la humedad y a la presencia de gran cantidad de hongos (p. ej., Godeas y col. 1993).

La existencia de un banco de semillas en el LAS no garantiza que ello pueda ocurrir también sobre él. Si bien las condiciones frías y relativamente secas de los suelos alpinos predisponen a la existencia de un BSP (McGraw y Vavrek 1989), los siguientes factores pueden evitar que esto ocurra en especies arbóreas que dispersan sus semillas a la zona alpina: a) bajo aporte de semillas más allá del LAS, en cuanto a calidad y cantidad (secciones I.2.1 y I.2.2), b) suelos de pobre desarrollo, especialmente los rocosos, pueden evitar la acumulación de semillas arbóreas, generalmente más grandes que las de la flora alpina (Harper y col. 1970, Baker 1972), siendo arrastradas cuesta abajo por efecto de las lluvias o desplazamiento de las nieves, y c) la cobertura herbácea y arbustiva densa y compacta típica de la zona alpina (Arno 1984) puede evitar que las semillas de los árboles se implanten en el suelo.

I.2.4. Germinación de las semillas

Aparte de las restricciones en la producción y dispersión de las semillas (secciones I.2.1 y I.2.2), el LAS puede estar determinado por limitaciones en la germinación de las semillas a medida que la altitud se incrementa, dadas las condiciones microclimáticas pro-

gresivamente adversas, o porque las plántulas sobreviven con dificultad más allá del LAS, requiriendo la protección del dosel (Wardle 1985 a). Otro factor que puede disminuir la germinación con la altitud creciente es la masa de las semillas en posible inclinación (sección I.2.1), ya que existe una correlación positiva entre esta variable y la probabilidad de germinación (Cavers y Harper 1966, Winn 1988, Jordano 1995). No obstante, estudios recientes (Rojas 1997 a, b) no encontraron que la masa de las semillas tuviera efecto sobre la probabilidad de germinación en laboratorio, aunque sí la tuvo en terreno, restando generalidad a lo propuesto anteriormente. Por otro lado, dado que las semillas producidas por los árboles del LAS- o provenientes de más abajo- fueron generadas bajo condiciones distintas a las que prevalecen en la zona alpina en cuanto a temperatura y humedad, al dispersarse más allá del LAS se espera que en términos fisiológicos la germinación ocurra en condiciones subóptimas. Esto se debería a las fluctuaciones térmicas e hídricas pronunciadas en la zona alpina en comparación con el interior del bosque (Wardle 1985 b). Los pocos antecedentes disponibles sobre los requerimientos de germinación de las semillas producidas en el LAS, informan que los óptimos de temperatura fluctúan entre 20 y 25 °C en *Pinus aristata* (Wright 1963) y entre 15 y 27 °C en *Picea engelmannii* (Kaufmann y Eckard 1977), lo que avala la predicción de que la germinación estaría restringida en el ambiente frío de la zona alpina. También cabe esperar un cuello de botella en este proceso si las semillas caen en sitios de sustrato inadecuado para la germinación, como los que son encontrados frecuentemente tras una dispersión no dirigida, por ejemplo, por la acción del viento. La carencia de implante de las semillas en el suelo de la zona alpina, producto de la vegetación densa y compacta (sección I.2.3), ejemplifica el tipo de

problemas que pueden encontrar las semillas dispersadas abióticamente. En cambio, si la dispersión fuera dirigida, habrían mayores probabilidades de que los propágulos alcanzasen sitios seguros y, por lo tanto, se esperarían menores restricciones en el proceso de germinación.

I.2.5. Supervivencia de las plántulas

A la menor densidad de plántulas esperable de una menor producción y germinación de semillas en el LAS (secciones I.2.1 y I.2.4), se agrega el problema de su supervivencia, ya que la etapa de plántula ha sido reconocida en general como uno de los estadios más críticos en la supervivencia de los árboles (Donoso 1993), debido a su limitada área fotosintética y radicular (Wardle 1984, Castro y col. 1996). La deshidratación (Donoso 1993), daño por heladas (Wardle 1985 b), exceso de radiación (Ronco 1970), altas temperaturas (Day 1963), etc., pueden ocasionar la muerte de las plántulas en sitios que carecen de la protección del dosel. La carencia de micorrizas en la zona alpina es otro factor que puede restringir el crecimiento de las plántulas que se establecen en ella, comprometiendo su supervivencia (Wardle 1981).

Es posible formular una relación entre la masa de las semillas declinando altitudinalmente (sección I.2.1) y la supervivencia de las plántulas a las que dan origen (Hendrix 1984, Stanton 1984, Marshall 1986). Generalmente las semillas de mayor tamaño desarrollan plántulas más grandes, que pueden estar dotadas de una ventaja competitiva con respecto a las más pequeñas (Black 1958, Gross y Werner 1982, Gross 1984). Armstrong

y Westoby (1993) documentaron que las plántulas provenientes de semillas grandes toleran mejor la defoliación que las plántulas originadas a partir de semillas pequeñas, lo cual les permite afrontar de mejor forma un déficit de carbono durante su desarrollo temprano (Denslow 1980, Foster 1986). Este déficit de carbono también puede originarse por reducción de la fotosíntesis ante la sequía o el sombreado temporal (Armstrong y Westoby 1993). De esto se desprende que la sobrevivencia de las plántulas debiera declinar en el sentido ascendente del gradiente altitudinal. Esto se debería, por un lado, a que las plántulas originadas a mayor altitud provendrían de semillas de menor masa y, por otro lado, a las condiciones microclimáticas progresivamente rigurosas.

La sobrevivencia de las plántulas puede ser un componente clave en el carácter abrupto o transicional del LAS. Según Walter (1968), los límites transicionales presentarían este carácter debido a que las plántulas de los árboles que los forman son intolerantes a la sombra y, por consiguiente, pueden sobrevivir en sitios sin la protección del dosel. Los límites abruptos, por el contrario, se originarían debido a que, entre otros factores (ver sección I.3), las plántulas son tolerantes a la sombra (Walter 1968), de modo que sobreviven con dificultades cuando no existe protección por parte de los individuos adultos. Esta generalización se encuentra en aparente contradicción con el carácter abrupto de los límites arbóreos de *Nothofagus*, debido a que sus especies son relativamente intolerantes a la sombra (Veblen 1985, Veblen y Lorenz 1987, Rebertus y col. 1993). Este asunto será tratado en la Discusión (sección IV).

I.3. Origen y carácter de los límites arbóreos abruptos

Partiendo de los antecedentes mencionados, es posible formular hipótesis sobre el origen y la naturaleza abrupta de los límites arbóreos característicos de muchos bosques templados del Hemisferio Sur, compuestos por especies del género *Nothofagus* de dispersión por viento (Wardle 1984, Donoso 1993). Bajo un escenario de variables demográficas con valores decrecientes hacia el LAS en cuanto a cantidad y calidad de las semillas producidas, germinación de las semillas y sobrevivencia de las plántulas, entonces la probabilidad de que un individuo adulto se establezca irá en descenso a medida que se aproxima al LAS. Si a esto se agrega una dispersión de semillas restringida y no dirigida más allá del LAS, un pobre banco de semillas en la zona alpina, una baja germinación de las semillas y sobrevivencia de las plántulas más allá del LAS, la probabilidad de establecimiento de adultos experimentará un abrupto descenso inmediatamente pasado el LAS (Fig. 6) debido a las siguientes razones: i) los frutos y semillas dispersados a la zona alpina no solamente serían escasos debido a la menor producción de ellos postulada para el LAS, sino que también es claro que aquellos que alcanzan la zona alpina solamente pueden ser dispersados a ella al menos desde el LAS, mientras que los que caen en un nivel altitudinal dado dentro del bosque pueden resultar de la producción de los árboles ubicados en ese nivel o de los ubicados más abajo o más arriba de él. Por consiguiente, la lluvia de frutos y semillas y su consecuencia directa (la probabilidad de formar un banco de semillas) debieran experimentar una fuerte caída pasado el LAS; ii) la dispersión, no dirigida de los propágulos hacia la zona alpina, en donde los sitios seguros son escasos como an-

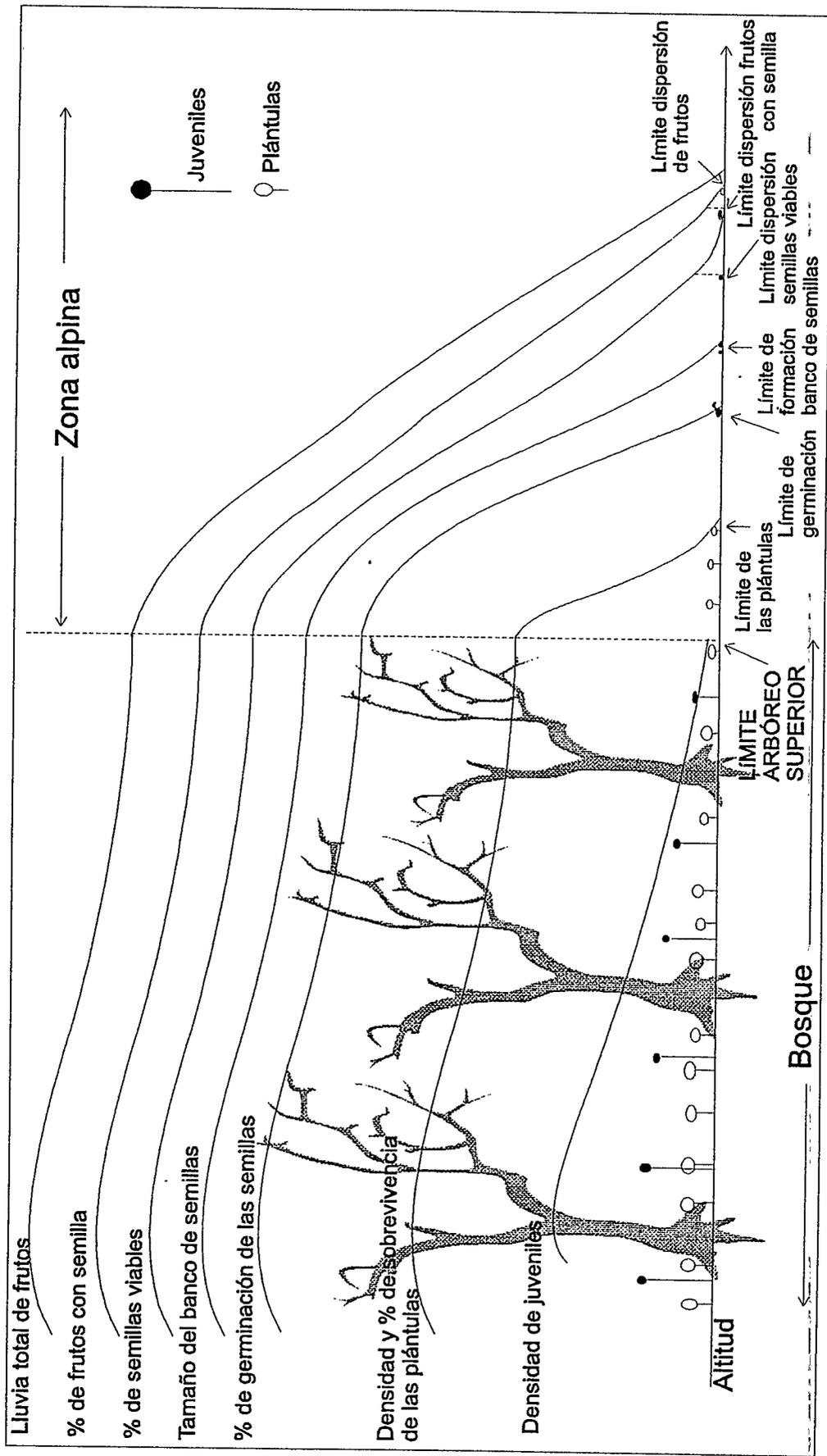


Fig. 6: Modelo cualitativo de los factores demográficos implicados en la constitución del límite superior abrupto de una especie arbórea.

tes se expresó, y las condiciones microclimáticas rigurosas propias de esta zona, generarían grandes restricciones en la germinación y en la sobrevivencia de las plántulas. Nuevamente sería esperable una mayor declinación de estos procesos en la zona alpina en comparación a lo que ocurre dentro del bosque. La consecuencia de la limitada o nula regeneración en la zona alpina, fuera del dosel, sería la formación de un borde abrupto.

Según el modelo de la Fig. 6, a mayor altitud dentro del bosque o en la zona alpina, existe una menor probabilidad de que se alcance el estadio de árbol adulto. El estadio más avanzado que se puede alcanzar en el ciclo de vida en la zona alpina está inversamente relacionado a la distancia al límite arbóreo. Por lo tanto, se dan los siguientes límites: el de dispersión absoluta de los frutos, el de dispersión de frutos con semilla, el de dispersión de semillas viables, el de germinación de las semillas y el de sobrevivencia de las plántulas, los cuales están progresivamente más cercanos al LAS, que es efectivamente la altitud máxima donde es posible la sobrevivencia hasta el estadio adulto. La diferenciación entre los límites de dispersión obedece a la esperada masa decreciente en la siguiente serie: frutos con semillas viables > frutos con semilla en general (debido al componente inviable que generalmente es de menor masa por su inmadurez, Barclay y Crawford 1984) > frutos en general (que incluye los vanos y aquellos con semilla).

Las diversas variables declinan a partir de una altitud intermedia dentro del bosque. Es posible que declinen también hacia el límite arbóreo inferior. Se pone énfasis en el papel protector del dosel sobre la regeneración, ya que los diversos cuellos de botella se acrecentarían al verse enfrentados los individuos a las condiciones abióticas expuestas de la zona alpina, las que cambian bruscamente en comparación con bajo el dosel (Murcia

1995). Esto es válido para las fluctuaciones de temperatura, la luminosidad y la humedad, las cuales son mayores en la zona alpina, salvo la humedad que es menor (Murcia 1995). Aunque en la Fig. 6 el LAS está marcado por árboles de fuste recto, el modelo sería válido también en el caso de que los individuos del LAS sean del tipo krummholz. El modelo presentado propone que los valores de todas las variables decaen monótonicamente con la altitud creciente. Asimismo, establece que ninguna de las curvas se intersecta y que las tendencias debieran mantenerse inalterables de un año al otro. Éstas son idealizaciones que deben considerarse como supuestos a poner a prueba mediante los datos de esta tesis. Dado que esta investigación se concentra en un límite superior, no se llevaron a cabo muestreos para verificar si el modelo es aplicable también en el caso de los límites inferiores.

En esta tesis no se evaluó la incidencia de la reproducción vegetativa en la determinación del LAS. Sin embargo, debido a que se han documentado numerosos casos en que este tipo de reproducción aumenta en importancia con la altitud creciente (Tranquillini 1979, Norton y Schönenberger 1984, Szeicz y MacDonald 1995), su posible contribución relativa al modelo presentado será tratada en la sección de Discusión.

I.4. Objetivo general

Caracterizar la dinámica poblacional de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser en su límite arbóreo superior para determinar los factores demográficos que originan, mantienen y dan cuenta del carácter abrupto de este límite distribucional.

I.5. Hipótesis de trabajo

Las hipótesis generales que se someten a prueba son:

A. Existe una intensificación de los cuellos de botella demográficos en el ciclo de vida de los árboles a medida que la altitud se incrementa. Aquélla se manifiesta como una disminución al menos en la cantidad y calidad de los frutos y semillas producidos, en la probabilidad de germinación de las semillas y en la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas. Lo anterior hace crecientemente improbable el establecimiento de un individuo adulto a medida que se asciende en el gradiente altitudinal, llegando a un punto muerto demográfico donde no hay establecimiento de adultos (zona alpina).

B. Los límites arbóreos abruptos pueden ser explicados porque la regeneración experimenta una brusca caída más allá del LAS, al abandonar la protección del dosel, dadas las siguientes causas: a) la baja cantidad y calidad de los frutos y semillas producidos en el LAS en comparación con el interior del bosque, b) la dispersión de semillas hacia la zona alpina es limitada y no dirigida, pudiendo actuar como fuente de semillas únicamente los individuos ubicados en el LAS o más abajo, c) la escasa magnitud del banco de semillas más allá del LAS resultante del pobre aporte de semillas, d) la limitada germinación de las semillas en la zona alpina y e) la escasa sobrevivencia de las plántulas más allá del LAS, dadas las condiciones abióticas que cambian bruscamente con respecto a aquellas bajo dosel.

I.6. Objetivos específicos

Utilizando como objeto de estudio a *Nothofagus pumilio* (lenga) (sección II.1), los objetivos de esta tesis fueron:

1. Evaluar en un gradiente altitudinal, que incluye el LAS, las tendencias en la lluvia de frutos y semillas y la calidad de éstos (proporción de frutos con semilla, porcentaje de viabilidad y masa de las semillas).
2. Determinar la distancia de dispersión de frutos y semillas más allá del LAS y la calidad de éstos.
3. Determinar la posible existencia de un banco de semillas persistente, evaluando su longevidad y abundancia natural en el suelo bajo el LAS y más allá de él.
4. Evaluar la germinación de las semillas dispersadas naturalmente a distintas altitudes y la de aquéllas sembradas experimentalmente bajo el LAS y más allá de él.
5. Evaluar las tendencias altitudinales en la densidad de plántulas bajo el LAS y más allá de él.
6. Determinar la sobrevivencia de las plántulas en un gradiente altitudinal dentro del bosque, en el LAS y en la zona alpina.
7. Determinar las estructuras de edades de las plántulas en función de la altitud para hacer inferencias sobre la dinámica de la especie a corto plazo.
8. Determinar las estructuras de edades de los adultos en función de la altitud, para hacer inferencias sobre la dinámica de la especie a mediano y largo plazo.

MATERIALES Y MÉTODOS

II.1. Especie de estudio

El género *Nothofagus* (Fagaceae) es un importante componente de la flora arbórea del Hemisferio Sur, comprendiendo 36 especies distribuidas en Sudamérica, Nueva Zelanda, Australia (incluyendo Tasmania), Nueva Caledonia y Nueva Guinea (Tanai 1986). En Sudamérica el género posee 10 representantes, uno de los cuales es considerado un híbrido (*N. leoni* Esp.⁴, Donoso y Landrum 1979). *Nothofagus pumilio* (lenga) fue la especie escogida como objeto de estudio (Fig. 7). Se trata de una de las especies arbóreas de mayor distribución latitudinal en los bosques templados de Sudamérica, entre los 35°35' y los 55°30' S, es decir, alrededor de 2.300 km de norte a sur (Rodríguez y col. 1983, Donoso 1993). Los bosques de lenga representan un 25% de la superficie total de los bosques nativos de Chile (CONAF 1997). Usualmente se los encuentra en las inmediaciones de la cordillera de los Andes, aunque también se ha documentado su presencia en la cordillera de la Costa en Chile: Nahuelbuta (Donoso 1993), Cordillera Pelada y

⁴ Nomenclatura según Marticorena y Quezada (1985) y Tanai (1986).

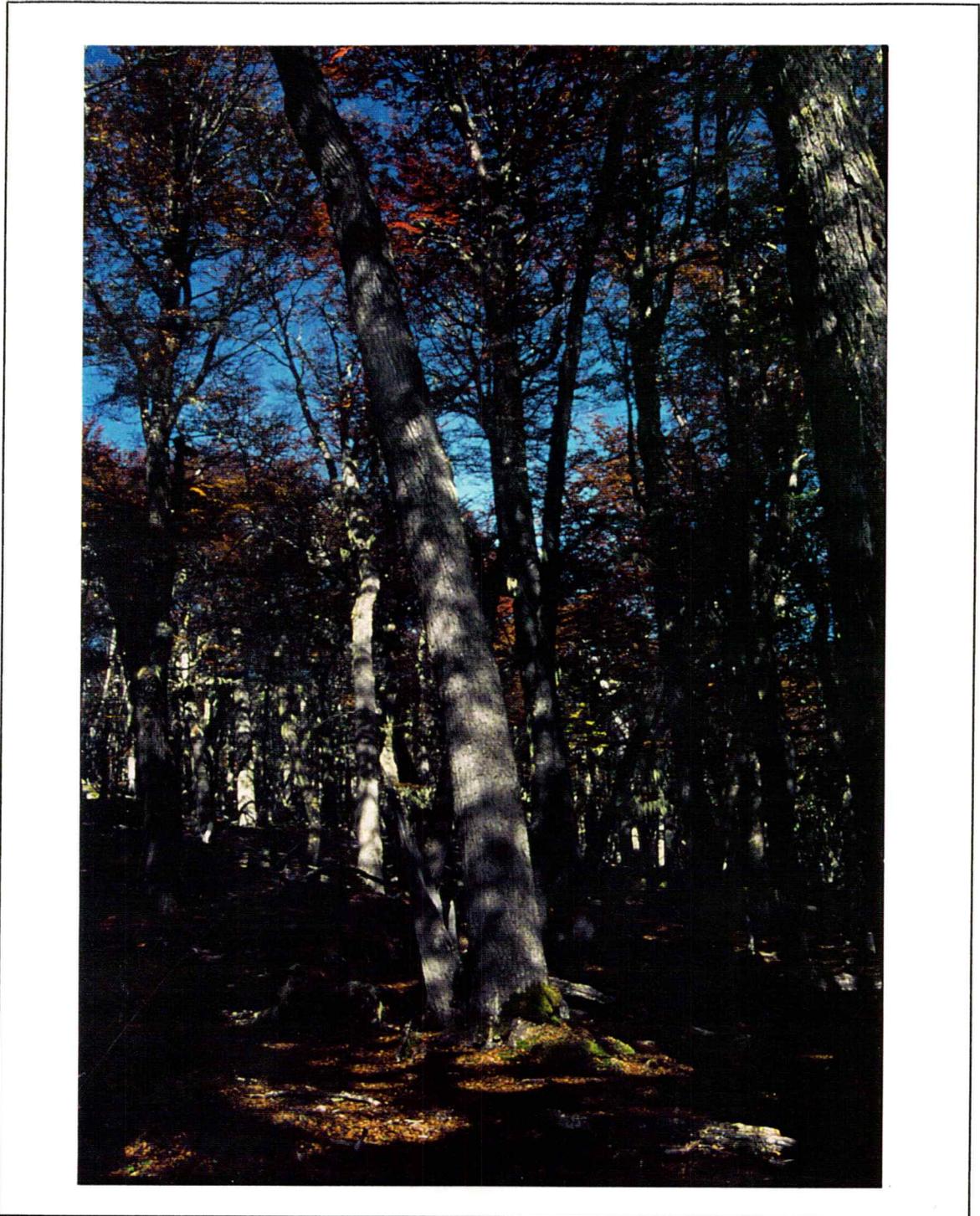


Fig. 7: *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (lenga), una de las principales especies formadoras de límites arbóreos superiores en los bosques templados de Sudamérica (Abril de 1997, cerro Balseiro, Tierra del Fuego, 400 m s.n.m.).

Cordillera de Piuchué (Donoso 1981). *N. pumilio* es la especie que junto a *N. antarctica* (G. Forster) Oerst. marca el límite superior de la vegetación arbórea en la mayor parte de su distribución (Donoso 1993, Wardle 1998). En Chile, su distribución altitudinal va entre 1300 y 2000 m a la latitud de Chillán (Donoso 1993) y de 0 a 700 m en Tierra del Fuego (Arroyo y col. 1996). En el sector norte de su distribución forma manchones pequeños en el límite arbóreo, mientras que en el extremo sur de su distribución forma bosques puros o mixtos en conjunto con *N. antarctica* y *N. betuloides* (Mirb.) Oerst. (Arroyo 1998).

La lenga es de hábito caducifolio, monoica (Dollenz 1995) y produce frutos que son nueces triquetras que contienen una semilla o ninguna, excepcionalmente dos. Las nueces son dispersadas principalmente entre Febrero y Abril en Tierra del Fuego, permaneciendo en latencia durante el invierno y germinando a partir de Octubre (observaciones personales). Descripciones morfológicas de la especie pueden encontrarse en Rodríguez y col. (1983) y Dollenz (1995).

La elección de *Nothofagus pumilio* se justifica por su representatividad en los límites arbóreos de Chile y Argentina y por su amplia distribución, por lo que los resultados obtenidos en esta investigación se pueden generalizar a buena parte de los límites arbóreos templados de Sudamérica. Dado que otras especies del género (ej. *N. solandri* var. *cliffortioides* (Hook. f.) Poole, *N. menziesii* (Hook. f.) Oerst. y *N. gumii* (Hook. f.) Oerst.) también forman límites arbóreos en Nueva Zelanda y Tasmania, se pueden efectuar comparaciones con los resultados obtenidos en otros ambientes del Hemisferio Sur.

II.2. Antecedentes sobre la dinámica de *Nothofagus pumilio*

Se han realizado varios estudios acerca de la dinámica de la lenga (Álvarez y Grosse 1978, Traverso 1982, Schmidt y Urzúa 1982, Uriarte 1987, Schmidt y Cruz 1990, Armesto y col. 1992, Rebertus y Veblen 1993, Sievert 1995, Espejo 1996, por citar algunos). Solamente unos pocos han estudiado la dinámica del límite arbóreo superior (Veblen 1979, Burns 1991, Rebertus y col. 1997), aunque en forma secundaria. Todos estos trabajos confirman que la lenga es una especie con estrategia de claros, entendiéndose como tal que las plántulas requieren indispensablemente de la apertura del dosel para crecer y alcanzar el estrato arbóreo (Fig. 8). La luz y los nutrientes liberados por la formación del claro estimulan el crecimiento del banco de plántulas a brinzales o adultos, dependiendo del tiempo que se mantenga abierto el claro (Rebertus y col. 1993). De este modo, la densidad de plántulas que se observa en el piso del bosque es el resultado de las entradas por la germinación de las semillas, pérdidas por crecimiento a brinzales y muerte de las plántulas por causas diversas (Fig. 8). Según un estudio llevado a cabo por Rebertus y Veblen (1993) en Tierra del Fuego, Argentina, el tamaño de los claros expandidos (*sensu* Runkle 1982) en un bosque de lenga fluctúa entre 76 y más de 1476 m², aunque la mayoría mide menos de 300 m². La abundancia del banco de plántulas de lenga es muy variable. Por ejemplo, en Tierra del Fuego fluctúa entre 0,1 y 73,3 individuos/m² (Rebertus y Veblen 1993, Arroyo 1995); en Torres del Paine varía entre 0,004 y 1,2 plántulas/m² (Armesto y col. 1992). Las plántulas de lenga pueden permanecer suprimi-

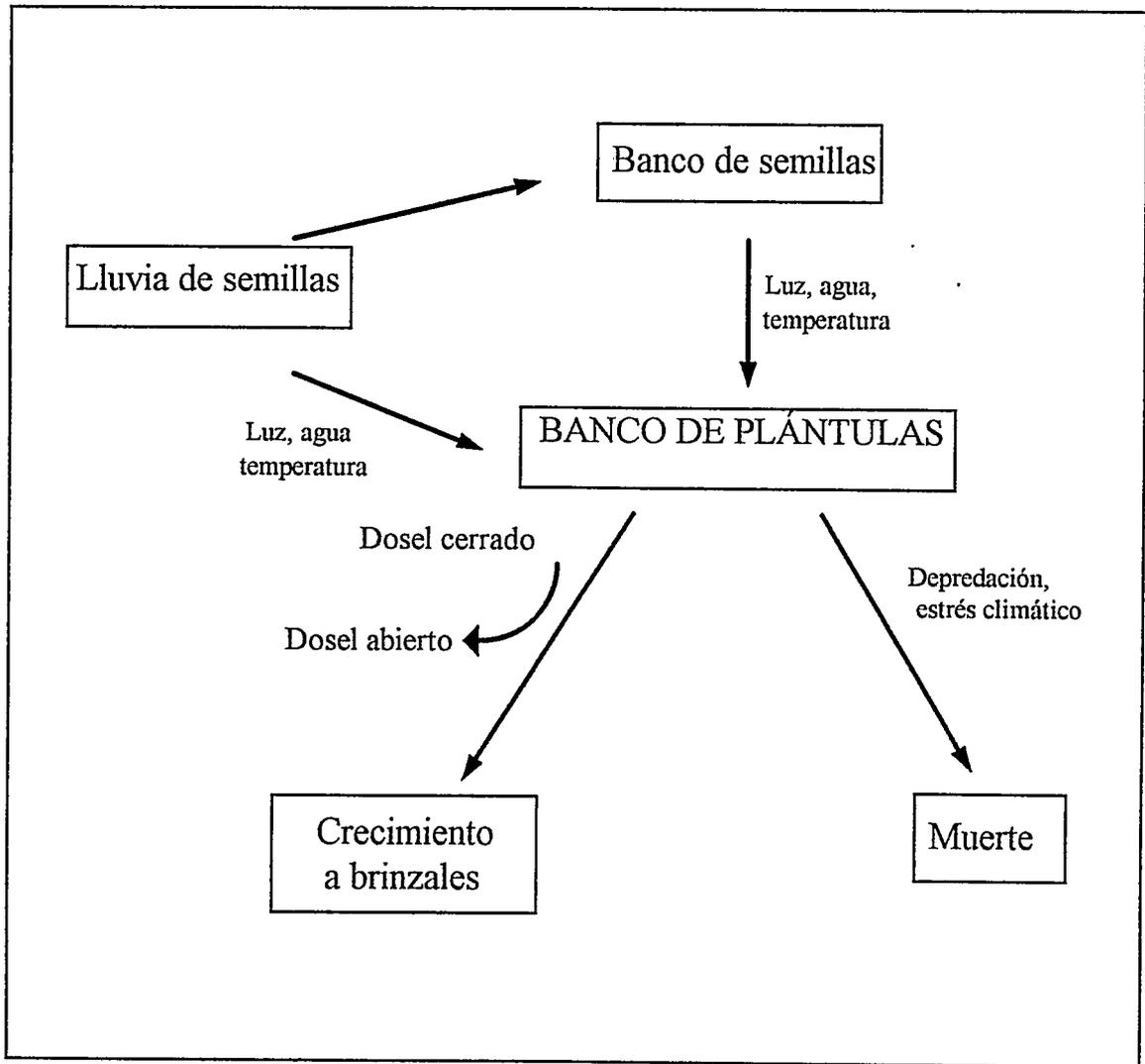


Fig. 8: Dinámica del banco de plántulas de una especie arbórea con estrategia de claros y formadora de banco de semillas.

das hasta por 25 años (Henríquez y col. 1997). Dado que la lenga exhibe fructificación interanual cíclica (mast fruiting) (Mascareño 1987, Schmidt y col. 1997) con máximos cada seis a ocho años (Schmidt y col. 1997), el banco de plántulas, y por lo tanto los adultos que resultarán en el futuro si estas plántulas crecen dentro de un claro, tenderán a la coetaneidad. De este modo se generará en el bosque un mosaico de parches de árboles coetáneos, los cuales en su conjunto son multietáneos (Álvarez y Grosse 1978, Grosse 1995), debido al episódico reclutamiento de la especie.

II.3. Sitio de estudio

Los estudios fueron realizados en un bosque de lenga en el sector chileno de la isla de Tierra del Fuego, sector estancia Vicuña (Fig. 9). Se escogió el cerro Balseiro ($54^{\circ}13'13''$ S, $68^{\circ}41'56''$ O, 850 m s.n.m., Fig. 10) debido a que exhibe un LAS claramente demarcado (Fig. 11) y dada su buena accesibilidad. La distribución altitudinal de los bosques de lenga en el sector Vicuña va entre los 330 y los 690 m s.n.m (LAS). El bosque forma una franja delimitada en su límite inferior por una comunidad de estepa húmeda dominada por el arbusto *Empetrum rubrum* Vahl ex Willd. y el cojín *Bolax gummifera* (Lam.) Spreng. Otras especies frecuentes, según Arroyo (1995), son: *Primula magellanica* Lehm., *Rostkovia magellanica* (Lam.) Hook. f., *Tetroncium magellanicum* Willd., *Vicia bijuga* Gill. ex H. et A., *Abrotanella emarginata* (Cass. ex Gaud.) Cass, *Azorella*

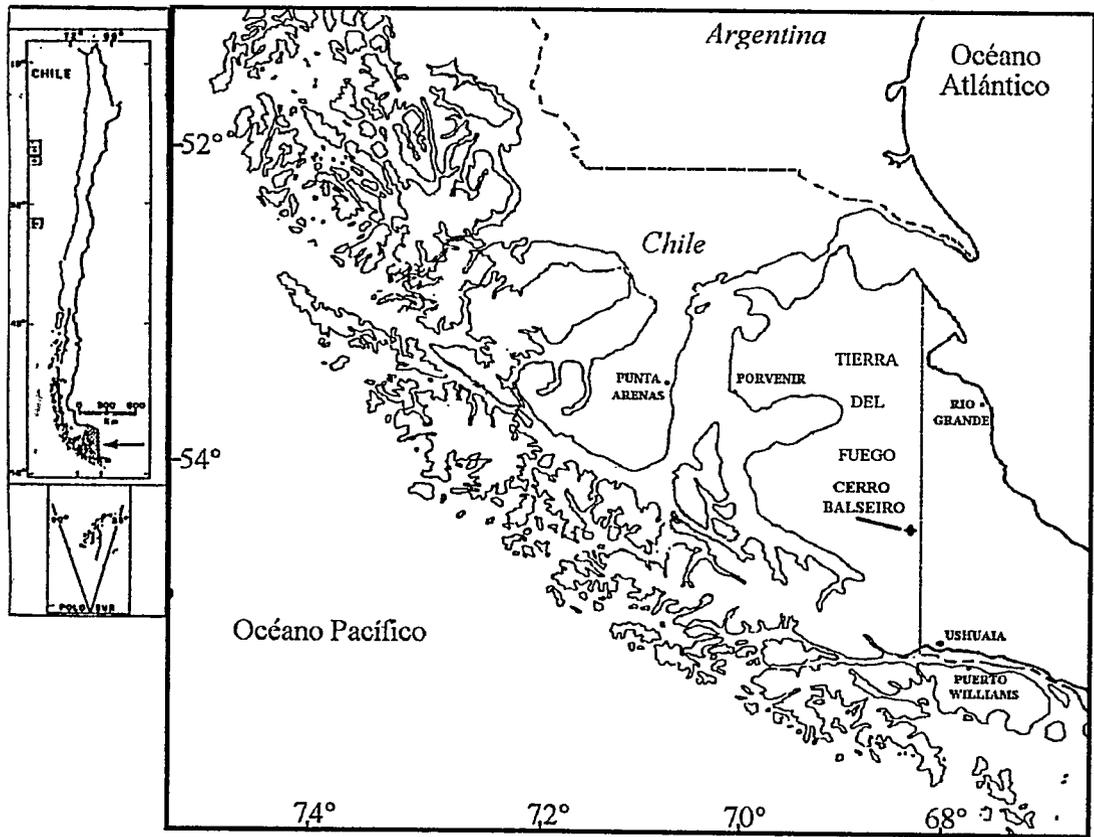


Fig. 9: Ubicación del sitio de estudio: cerro Balseiro. Escala aproximada: 1 : 5.350.000.



Fig. 10: Cerro Balseiro, Tierra del Fuego (850 m s.n.m.). El trabajo fue conducido a cinco altitudes en dos laderas de exposición Noroeste (NO) y Norte (N), respectivamente. Se pueden apreciar las comunidades de estepa y turbera bajo el límite inferior del bosque.



Fig. 11: Límite arbóreo superior de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser a comienzos del otoño (Abril de 1996). Los árboles del borde miden entre 4 y 17 m de altura.

lycopodioides Gaud., *Luzula alopecurus* A. N. Desv., *Oreomyrrhis hookeri* Math. et Const., *Senecio magellanicus* H. et A., *Festuca gracillima* Hook f. y *Festuca magellanica* Lam. A menor altitud, se encuentran turberas en el valle del río Rasmussen, donde predominan los musgos *Sphagnum* spp. Por otra parte, más allá del LAS también dominan en cobertura *Empetrum rubrum* y *Bolax gummifera* (Fig. 12). Otras especies frecuentes en la zona alpina son: *Baccharis magellanica* (Lam.) Pers., *Berberis buxifolia* Lam., *Gaultheria pumila* (L.f.) D.J. Middleton, *Acaena magellanica* (Lam.) Vahl., *Oxalis enneaphylla* Cav., *Nassauvia magellanica* J.F. Gmel., *Abrotanella emarginata*, *Senecio magellanicus*, *Azorella lycopodioides*, *Festuca magellanica*, *Draba magellanica* Lam. y *Poa alopecurus* ssp. *fuegiana* (Hook. f.) D.M. Moore et Dogg. (Arroyo 1995).

Un rasgo notable de los bosques de lenga en el sector Vicuña es la ausencia casi completa del estrato arbustivo. La excepción la constituyen individuos aislados de *Berberis buxifolia* y arbustos rastreros tales como *Empetrum rubrum* y *Gaultheria pumila*. Estos últimos se encuentran a menudo en sectores con escasa cobertura arbórea, lo que posibilita la invasión del bosque por la flora de la zona alpina. Por otro lado, dentro del bosque las especies herbáceas más frecuentes son *Cardamine glacialis* (G. Forster) DC, *Osmorhiza depauperata* Phil., *Koeleria fueguina* Cald. ex Nicora y *Phleum alpinum* L. (Arroyo 1995).

El límite arbóreo inferior está constituido por una angosta franja de ñirre (*Nothofagus antarctica*). En el límite superior se encuentran situaciones en que los individuos del LAS poseen fuste recto (Fig. 11), alcanzando alturas de hasta 17 m, mientras

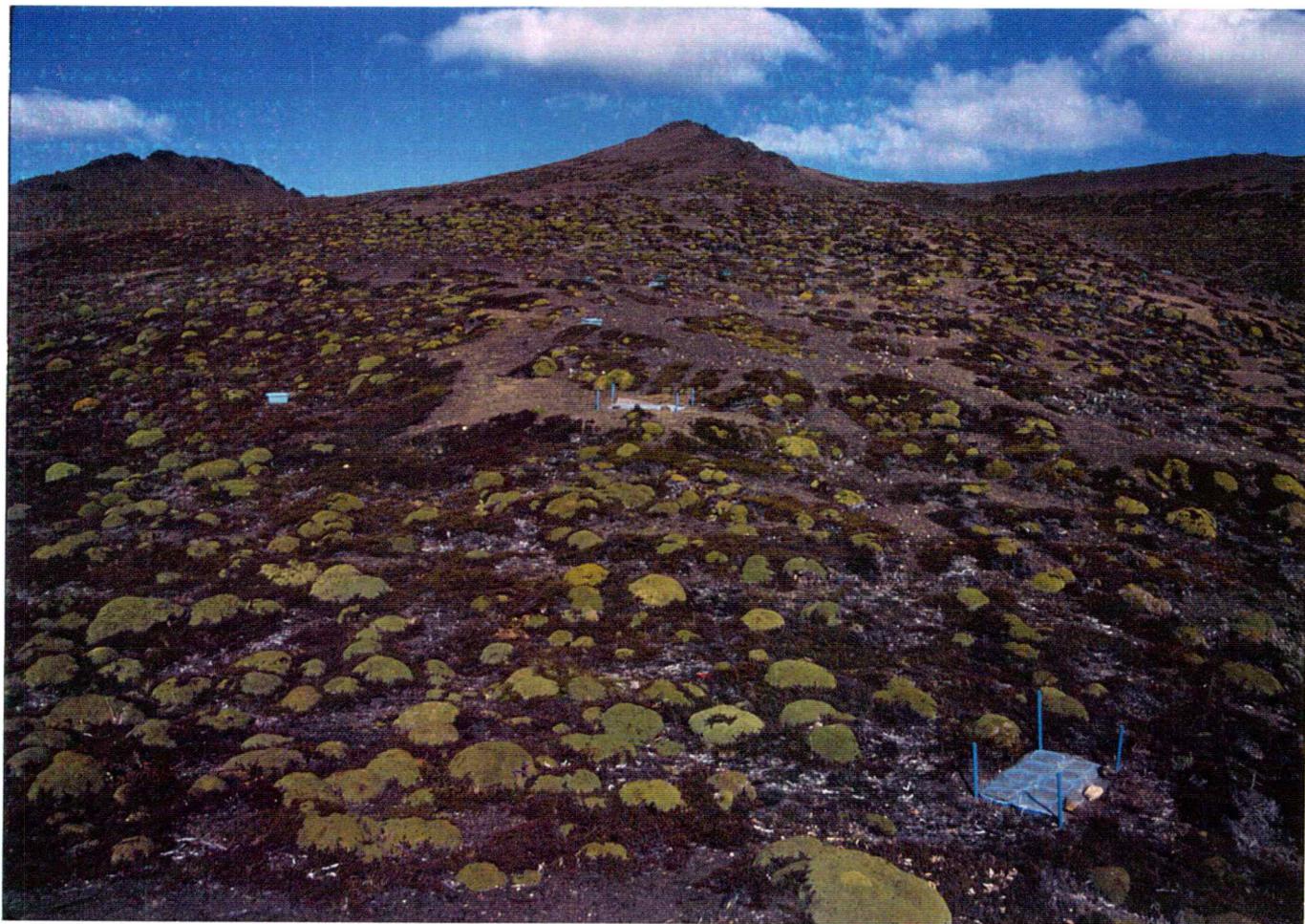


Fig. 12: Zona alpina del cerro Balseiro, 50 m por sobre el límite arbóreo superior. Las especies dominantes son *Bolax gummifera* (Lam.) Spreng (cojines verde claro) y *Empetrum rubrum* Vahl. ex Willd. (arbustos de color verde oscuro). Se pueden apreciar las estacas que marcan los sitios de siembra de semillas y también algunas trampas de semillas a la distancia.

que en sectores más expuestos al viento la lenga adopta la forma de krummholz, cuya altura varía entre los 50 cm y los 2 m.

El clima de Tierra del Fuego se caracteriza por los veranos cortos y fríos e inviernos largos, con nieve y escarcha (Soto 1994). La clasificación ecoclimática más reciente (Tuhkanen 1992) incluye a los bosques de lenga de Tierra del Fuego en la Zona Antiboreal del Sur, sector de oceanidad 2 (O₂) y provincia húmeda (h). Según esta clasificación, la temperatura media para el mes más cálido oscila entre 9 y 11 °C; para el mes más frío entre -3,5 y +2 °C; la longitud de la estación de crecimiento oscila entre 145 y 215 días; los meses con temperaturas medias bajo 0 °C fluctúan entre uno y tres; el índice de continentalidad varía de 0 a 10 y la precipitación entre 450 y 650 mm. Específicamente el área de Vicuña corresponde al clima de Estepa Fría, según Fuenzalida (1967), o al transicional entre Estepa Fría, Trasandino con Degeneración Esteparia y de Tundra Isotérmica, según Pisano (1977). No existen datos a largo plazo de las condiciones meteorológicas en el cerro Balseiro. La estación meteorológica más cercana a este cerro se ubica en Pampa Guanaco, a 19 km al Noroeste, donde se ha reportado una media anual de 2,7 °C (período 1968- 1972) (Pisano 1995). Los pocos datos climáticos de los que se dispone para la zona alpina del cerro Balseiro, a 14 m del LAS y a 7 cm sobre el suelo, muestran temperaturas medias del aire de 9,61 (Febrero), 6,36 (Marzo) y 4,41°C (Abril) para 1998 (Cuevas, datos no publicados). Pisano (1995) estimó que la precipitación anual en el sector Vicuña fluctúa entre 450 y 500 mm anuales.

El sector estancia Vicuña es un lugar ideal para emprender investigaciones acerca de los límites arbóreos y sobre la dinámica de la lenga en general, debido a la continuidad

de los bosques, a sus bordes bien definidos y a la escasa o nula intervención por parte del hombre. Su dosel monoespecífico posibilita el modelamiento de un sistema ecológicamente simple en comparación con los bosques mixtos.

II.4. Métodos

Los niveles altitudinales en que se trabajó fueron 450, 530, 630, 690 y 740 m s.n.m, donde el LAS se encuentra a 690 m. Los primeros cuatro niveles fueron escogidos arbitrariamente para abarcar las dos terceras partes superiores del gradiente altitudinal dentro del bosque. Las altitudes entre 330 y 450 m fueron excluidas del estudio, dado que las tendencias demográficas que probablemente entrarían en juego en ese sector serían las responsables de la determinación del límite arbóreo inferior, que no es el tema de la presente tesis.

De aquí en adelante, cuando se haga referencia al nivel 690 m deberá entenderse como las parcelas de estudio ubicadas dentro de 25 m (distancia lineal) medidos desde el LAS hacia el interior del bosque. *El límite arbóreo superior fue definido como la proyección vertical del follaje arbóreo expuesto hacia la zona alpina, representando, por lo tanto, el máximo avance altitudinal de los árboles adultos.* Este límite será referido como LAS o como 0 m.

Se escogió un LAS marcado por árboles de fuste recto, fenómeno que es frecuente en el sector Vicuña. En aquellas situaciones donde se presenta el krummholz, su aparición suele ocurrir solamente en las cercanías del LAS. Como los antecedentes teóricos pre-

sentados con anterioridad son independientes de la forma de crecimiento que marca el LAS, no fue objetivo de esta tesis verificar si los patrones propuestos son válidos también en los bordes marcados por krummholz. Lo anterior claramente sirve de estímulo para realizar investigación adicional en esta forma de crecimiento pobremente estudiada en los límites arbóreos de Chile y Argentina.

En el tipo de LAS estudiado no se detectó la ocurrencia de reproducción vegetativa, lo cual lo convierte en un material adecuado para los propósitos de esta tesis. El krummholz, por otra parte, es probable que se reproduzca vegetativamente, aunque hasta el momento no se ha documentado este fenómeno en la lenga (Rebertus y col. 1997, ver Discusión).

El énfasis de la investigación es la variación altitudinal de los parámetros demográficos. Sin embargo, para verificar si las tendencias investigadas coincidían o discrepaban en sitios diferentes, los muestreos y experimentos fueron ejecutados en dos laderas adyacentes del mismo cerro, separadas 100 m, con una quebrada entre medio. Estas laderas fueron denominadas Noroeste y Norte por su exposición (Figs. 10 y 13). Se escogieron estas laderas debido a que no estaban afectadas por perturbaciones alogénicas patentes (derrumbes, fuego, etc.). Este es un requisito importante, ya que el presente estudio requiere que los árboles lleguen al límite último de su distribución en ausencia de factores externos que puedan deprimir su borde superior. A menos que se especifique lo contrario, el trabajo fue conducido a todas las altitudes y en ambas laderas. El estudio fue llevado a cabo entre 1996 y 1999 para verificar si los patrones observados poseían un componente temporal.

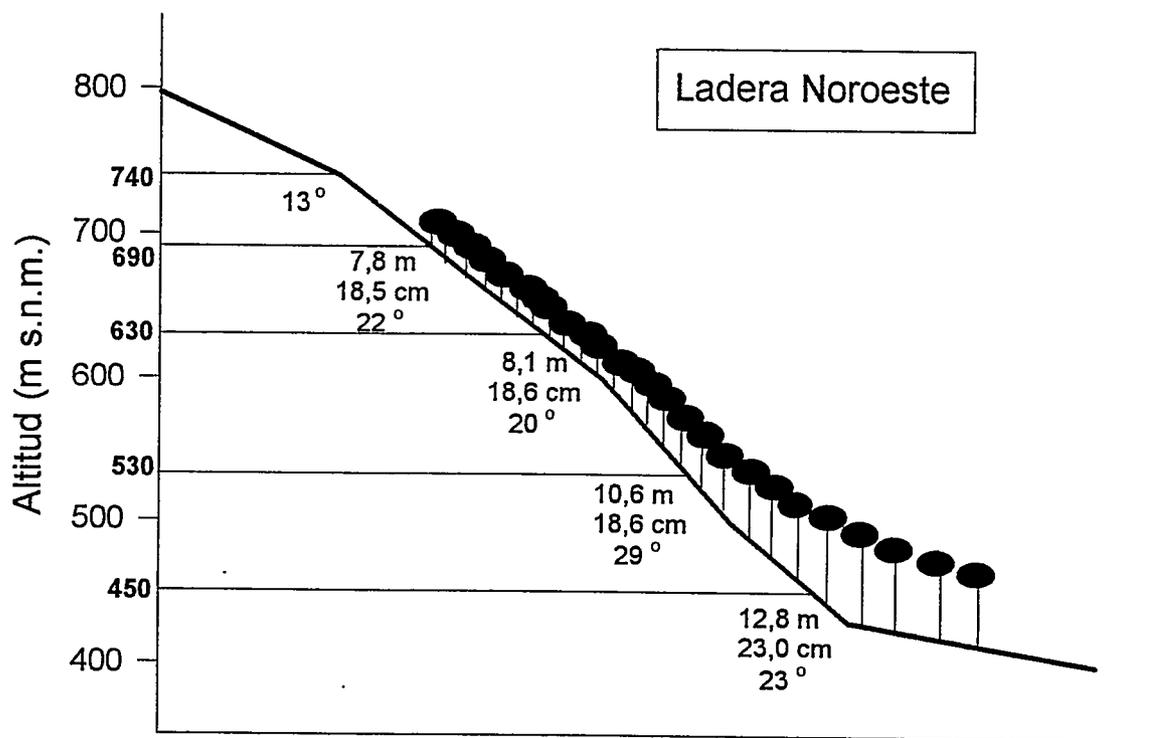
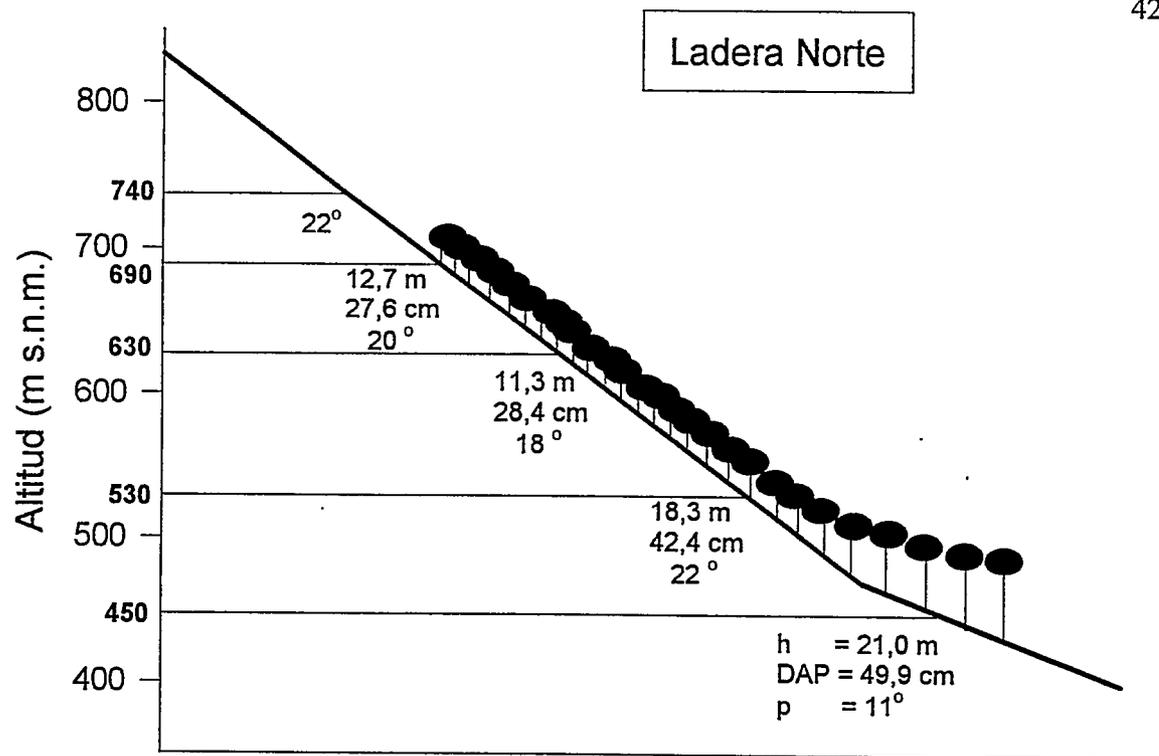


Fig. 13: Estructura del bosque de lenga en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego: promedios de altura (h) y diámetro (DAP) de los árboles y pendiente (p) para cada uno de los niveles altitudinales y laderas en que se ejecutó el estudio.

II.4.1. Producción de frutos y semillas

La producción de frutos y semillas fue estimada a través de la lluvia de frutos (la unidad de dispersión de la lenga) que alcanza el suelo. Si bien esto subestima la producción real, descontando la pérdida parcial de los frutos en el árbol debido a depredación y predisposición (no evaluada), el punto relevante para el presente estudio es la cantidad de propágulos que llegan al suelo y que contribuyen a la regeneración de la población. Entre 1996 y 1998, en cada altitud y ladera se demarcó una parcela de 100 m x 25 m en el piso del bosque, el eje largo de la parcela siguiendo la curva de nivel correspondiente. Cada parcela contaba con 30 trampas (palanganas de plástico) de 32 cm x 27 cm x 13 cm (largo x ancho x fondo) (Fig. 14) distribuidas al azar, que sirvieron para la recolección de los frutos de lenga de la lluvia natural. Las coordenadas en que se dispusieron estas trampas fueron generadas con una calculadora de bolsillo, manteniéndose en la misma posición de un año al otro. Las palanganas fueron horadadas en el fondo para que el agua de la lluvia o la nieve filtrara hacia abajo, no así los frutos. Se utilizaron este tipo de trampas por las facilidades que presentan para distinguir y separar los frutos, así como para limpiarlas periódicamente. La frecuencia de muestreo de las trampas fue cada cuatro días en 1996, cada 15 en 1997 y cada 16 en 1998 y se extendió a través de la estación de dispersión (Febrero- Abril). La variación en la frecuencia de muestreo obedeció a la variación anual en el monto de la lluvia de frutos. En cada muestreo se revisaron todas las palanganas, los frutos fueron colectados y almacenados en bolsas de papel en un lugar fresco y



Fig. 14: Trampas (palanganas) utilizadas para la cuantificación de la lluvia de frutos de lenga.

seco a la espera de su próxima utilización (secciones II.4.3 y II.4.4). Las palanganas fueron dejadas en su lugar el resto del año para cuantificar cualquier posible caída residual de frutos que ocurriera durante el invierno y la primavera.

Previendo que algunos frutos fueran expulsados de las trampas por las ráfagas de viento, se utilizó un triple resguardo contra esta posibilidad: i) dentro de cada palangana se colocaron pequeños trozos de madera o rocas, que además de mantener las trampas en su sitio, permitían la acumulación de las nueces en los intersticios, dificultando su escape por efecto del viento; ii) las trampas fueron revisadas con mayor frecuencia a lo acostumbrado en la mayoría de los estudios de semillación en el ámbito forestal (uno a dos meses, Allen y Platt 1990); iii) se escogió al azar una palangana por parcela (ocho palanganas en total), en la cual se depositaron 10 frutos pintados ligeramente con aerosol. Al momento de efectuar las recolecciones, se contaron cuántas de estas nueces quedaban. En caso de que hubiesen menos de 10, el total recolectado para cada parcela fue corregido dividiéndolo por el porcentaje de frutos de prueba que aún permanecían. En cada visita, se repusieron las nueces pintadas faltantes. Cada uno de estos métodos por sí sólo no es completamente eficiente para evitar la subestimación en la lluvia de las nueces, pero en conjunto tienden a mitigar el problema.

Una muestra de 100 frutos tomados al azar de lo recolectado por altitud (Febrero a Abril de 1996), se analizó para determinar el porcentaje de frutos con semilla y el porcentaje de semillas viables. Las nueces fueron abiertas a mano. Si carecían de la única semilla que suele darse en las nueces de lenga, se contabilizaban como vanas. En *Nothofagus* de Nueva Zelanda existen antecedentes de desarrollo de frutos partenocápicos

(Poole 1950). Dado que un fruto que resulta vano por esta razón es indistinguible a simple vista de uno en que la semilla abortó en estadios tempranos de su desarrollo, no se discriminó entre ambos tipos de frutos sin semilla (suponiendo que en la lenga también ocurra la partenocarpia). La viabilidad de las semillas se determinó con la prueba del cloruro de 2,3,4-trifenil tetrazolium (Moore 1973). Se empleó una concentración de 0,5% p/v en agua destilada, manteniéndose las semillas sumergidas en esta solución y en oscuridad durante una hora a 25 °C. En 1997 y 1998, en cambio, estas determinaciones se hicieron distinguiendo entre laderas y trampas para una muestra de tamaño variable por palangana.

La masa seca de las semillas removidas de la nuez se determinó en 1996 para una muestra de tamaño variable según la altitud, sin distinguir entre laderas, luego de haberlas sometido a 45 °C durante 48 horas. Este procedimiento no se realizó para las semillas del nivel 630 m debido al escaso número disponible.

La lluvia total de frutos, el porcentaje de frutos con semilla, el porcentaje de semillas viables y la masa de las semillas se expresan como medias aritméticas \pm un error estándar (EE).

II.4.2. Dispersión hacia la zona alpina y calidad de los frutos y semillas

En 1996 se repitió el protocolo de la sección II.4.1 a 740 m s.n.m., es decir, 50 m por sobre el LAS. La distancia lineal entre esta fuente y el centro de las parcelas donde se colocaron las trampas correspondió a 110 m para ambas laderas. En 1997 y 1998 se rea-

lizó un estudio más detallado que consistió en colocar 30 palanganas a cada una de las siguientes distancias lineales medidas desde el LAS: 0, 5, 10, 20, 40 y 80 m, en ambas laderas. Dichas palanganas fueron colocadas en línea, teniendo especial cuidado de que siguieran las inflexiones propias del LAS. La frecuencia de muestreo de la lluvia de frutos fue cada cuatro días en 1996 y cada 15 en 1997 y 1998, entre Febrero y Abril de cada año. Las trampas también fueron dejadas en su lugar el resto del año.

Para disminuir la posibilidad de escape de las nueces de las trampas, se empleó la misma metodología de la sección II.4.1. En el caso del método de las nueces pintadas, éstas fueron colocadas en una palangana por nivel y por ladera (12 palanganas en total). La calidad de los frutos también fue evaluada en cuanto al porcentaje de frutos con semilla y el porcentaje de viabilidad de las mismas, por ladera y por palangana, siguiendo el procedimiento del punto II.4.1.

II.4.3. Banco de semillas

Se hizo uso de dos métodos: el de entierro⁵ de semillas (Kloet y Hill 1994), para determinar experimentalmente su longevidad en el suelo, y el de testigos de suelo (Enright y Cameron 1988), que establece la abundancia natural de semillas en el piso. Dado que la unidad de dispersión de *Nothofagus pumilio* son los frutos, ésta fue la uni-

⁵ El término *entierro* se refiere a la operación de colocar los frutos o semillas bajo el nivel del suelo y en el interior de mallas plásticas, con el objeto de evaluar la sobrevivencia de las semillas en función del tiempo. La *siembra*, en cambio, es la disposición de los propágulos a ras de suelo, sin envoltura, con el propósito de evaluar su germinación. Por lo tanto, ya que ambos procedimientos son diferentes y apuntan a objetivos distintos, merecen recibir distintas denominaciones.

dad de entierro. Éstos se realizaron tanto en el interior del bosque (450 m s.n.m.) como en la zona alpina, a 14 m (distancia lineal) del LAS, a una altitud de ca. 700 m s.n.m.

a) Entierro de frutos: los frutos para este experimento provenían de las colectas efectuadas a 450 m s.n.m. entre Febrero y Abril de 1996 y 1997, aprovechando el montaje ya armado para la determinación de la lluvia de frutos a lo largo de un gradiente altitudinal (sección II.4.1). Para enterrar un número conocido de semillas viables, se debió hacer una corrección basada en la calidad de los frutos (sección II.4.1):

$$TF = (SV / (\% FS \times \% SV)) \times 10000$$

donde TF= total de frutos enterrados, SV es el número de semillas viables requeridas (28 ó 46, ver siguiente párrafo) y % FS y % SV son los porcentajes de frutos con semilla y de viabilidad de las mismas, respectivamente, determinados en la sección II.4.1. Los frutos fueron introducidos en bolsillos de malla NYTAL ASTM No. 18 (Breinbauer y Cia. Ltda.), de 1 mm de poro y de 10 cm x 10 cm de tamaño. Las mallas con frutos fueron cosidas con hilo plástico, colocadas en envolturas de acero inoxidable de 5 mm de red (para prevenir la destrucción eventual de las muestras por depredadores, Fig. 15) y cubiertas con suelo tamizado compacto. Para el sitio de bosque se colectaron frutos en 1996, utilizando 36 grupos de 46 semillas viables (corregidas según se expresó antes) a dos profundidades de entierro: 5 y 10 cm (18 grupos por profundidad). Se escogieron arbitrariamente estas profundidades, dado que se carecía de antecedentes acerca de cuántos centímetros pueden enterrarse en forma natural los frutos. Se ubicaron al azar



Fig. 15: Jaula de acero inoxidable envolviendo la malla plástica que contiene las nueces del experimento de entierro de frutos.

seis sitios de entierro en la Ladera Norte (tres grupos/ profundidad/ sitio) en una parcela de 50 m x 50 m dispuesta al azar a 450 m s.n.m., que fueron cubiertos con mallas de acero de 1 cm de red para evitar que algún animal desenterrara los bolsillos (ej. roedores, Arroyo y col. 1996). Los entierros fueron realizados a fines de Abril de 1996 para permitir la estratificación natural de las semillas en el campo durante el invierno. En Mayo de 1997, se realizaron los entierros en la zona alpina a ca. 700 m s.n.m., Ladera Noroeste, solamente a 5 cm de profundidad y utilizando 12 grupos de 28 semillas viables de 1997, dado el menor número de frutos disponibles este año. También se escogieron seis sitios de entierro.

Los frutos enterrados a 450 m s.n.m. fueron recuperados a fines de Noviembre de 1996 (seis réplicas por profundidad, comprendiendo los seis sitios de entierro), y a fines de Abril de 1997 (las restantes 12 réplicas por profundidad), siendo revisados inmediatamente. Los frutos enterrados a 700 m s.n.m. fueron recuperados a principios de Noviembre de 1997. Los frutos desenterrados en Noviembre del primer año fueron llevados al laboratorio y se pusieron a germinar en placas de Petri envueltos en toalla nova humedecida. Las condiciones de germinación fueron 12 horas de foto y termoperíodo, 10/ 20° C noche/día, mantenidas durante un mes. Estas condiciones resultaron adecuadas para la germinación de semillas de lenga producidas en 1996 en los niveles 450 y 530 m, y ensayadas ese mismo año poco después de la dispersión, con porcentajes de germinación cercanos al 90% (Cuevas, datos no publicados).

b) Testigos de suelo: a 450 y a 690 m s.n.m., y a 7 y 14 m (distancia lineal) sobre el LAS, se tomaron 18, 18, 18 y 21 muestras, respectivamente, de 628 cm³ de volumen cada una, utilizando un barreno de 8 cm de diámetro que penetró hasta 12,5 cm de profundidad. El muestreo fue realizado a fines de Noviembre de 1996, con posterioridad a la germinación de las semillas, la cual se inicia a comienzos de Octubre. Las muestras de suelo fueron llevadas al laboratorio, siendo colocadas en bandejas de plástico de 21 cm x 15 cm x 4 cm (largo x ancho x fondo) y puestas a germinar bajo las mismas condiciones que los frutos resultantes del desentierro. Al cabo de un mes, se efectuó una revisión no exhaustiva del suelo en las bandejas en búsqueda de semillas viables.

II.4.4. Germinación de las semillas

Debido a la dificultad para identificar semillas germinadas en terreno, la germinación fue detectada como la emergencia de las plántulas. Probablemente esto ocasionó una ligera subestimación de la germinación real, ya que no todas las semillas que germinan emergen. El problema fue estudiado de dos formas:

a) se determinó el porcentaje de emergencia en función de la altitud, dividiendo la densidad de plántulas emergidas (es decir, con cotiledones) observadas en Noviembre de 1996 y Noviembre de 1997 por la lluvia de semillas viables dispersadas en la temporada inmediatamente anterior (obtenida de la sección II.4.1; ver sección II.4.6 para el método de muestreo de las plántulas). En 1996 no se hizo distinción entre laderas dado que sólo

se contaba con un valor de proporción de frutos con semilla y de viabilidad de las mismas por altitud.

b) se utilizó frutos de cada nivel altitudinal colectados según el método II.4.1. Se excluyeron los ensayos con frutos del nivel 690 m, dado el bajo número y calidad disponible. El siguiente protocolo se ejecutó en 1996 a 690 m (dentro del bosque, a 20 m en distancia lineal del LAS) y a 740 m (zona alpina, 50 m sobre el LAS, 110 m en distancia lineal), solamente en la Ladera Noroeste. Dado que se esperaba una variación en la masa promedio de las semillas en función de la altitud (sección I.2.1), con este experimento se podía evaluar si esta variación tenía algún efecto en la emergencia de las plántulas ubicadas en los mismos sitios. Los frutos de cada procedencia fueron sembrados por separado en cestos plásticos de 18 cm x 18 cm x 7 cm (largo x ancho x fondo), 30 semillas viables por cesto (corregidas según el método de la sección II.4.3). Los cestos se dispusieron en seis parcelas de 0,25 m² cada una, distribuidas aleatoriamente en el piso, cuatro cestos por parcela. Cada parcela incluía las tres fuentes de semillas. Uno de los cuatro cestos de cada parcela no fue sembrado, constituyéndose en control, dada la posibilidad de que existieran semillas presentes de antemano (de un banco o de la temporada presente de dispersión). El suelo de los cestos fue de procedencia local. El momento de siembra fue a fines de Abril de 1996.

Las futuras plántulas de los cestos fueron protegidas del posible daño por herbívoros mediante mallas de acero inoxidable. Los cestos fueron aislados de la lluvia de semillas durante la parte principal de la temporada de dispersión (Febrero- Abril) mediante mallas mosquiteras. Éstas se removieron a fines de Abril. Se detectó la emergencia de las

plántulas siete meses después de la siembra (Noviembre de 1996), contabilizando a aquellas plántulas que ya habían aflorado sobre el nivel del suelo. Éstas se removieron luego del conteo. Cuando se cumplían 10 meses de la siembra (Febrero de 1997) se volvieron a revisar los cestos para detectar cualquier posible nueva emergencia, ya sea de plántulas que se presentaban vivas como de aquéllas que habían emergido y muerto entre la primera y segunda visita. Se informan los resultados del máximo de emergencia registrado, ya sea en Noviembre o en Febrero, restando el número de plántulas observadas en los controles.

II.4.5. Densidad de las plántulas

En Febrero y Noviembre de 1996 y de 1997 y en Febrero de 1999, se determinó la densidad de plántulas ya establecidas (≥ 1 año) y la densidad de aquéllas recientemente emergidas (< 1 año) en forma natural en cada altitud, mediante el muestreo de 200 parcelas (100 por ladera) de 25 cm x 25 cm cada una, distribuidas aleatoriamente en una superficie de 0,25 ha. A estas parcelas se les contó el número de plántulas, registrando si eran individuos de la temporada (es decir, con cotiledones) o antiguos. El método de muestreo fue un cuadrado de alambre que se arrojó aleatoriamente al aire. La densidad de individuos nuevos se utilizó para calcular el porcentaje de emergencia de plántulas en función de la altitud (sección II.4.4). Los sectores de muestreo siempre fueron los mismos y quedaban incluidos en las parcelas de 0,25 ha donde se realizaron las determinaciones de la lluvia de frutos.

Para estimar la abundancia de las plántulas en y sobre el LAS, se utilizó un método diferente debido a que el objetivo era determinar la densidad de los individuos a distancias precisas del LAS. En Abril de 1997, en cada ladera se dispuso una huincha de 100 m a cada una de las siguientes distancias lineales: 0, 5, 10 y 20 m, donde el metro 0 marca el LAS. La huincha se colocó paralela al LAS, siguiendo sus inflexiones. Se contabilizó la totalidad de las plántulas que intersectaba el recorrido de la huincha. Dado que las distancias al LAS deben mantenerse fijas en cada muestreo, en cada ladera sólo se informa un valor de densidad por cada distancia al LAS. Por lo tanto, no se puede estimar variabilidad intradistancia.

II.4.6. Supervivencia de las plántulas

Se determinó la supervivencia de las plántulas emergidas naturalmente la primavera de 1996 en el gradiente altitudinal bajo el LAS. Se delimitaron cuatro a siete parcelas de 40 cm x 40 cm a cada altitud y en cada ladera, tanto bajo dosel como en claros. Las parcelas de cada sitio contenían en conjunto un mínimo de 100 individuos. La excepción la constituyó el nivel 690 m. Debido a su baja densidad de plántulas, las parcelas medían 20 cm x 20 cm ó 10 cm x 10 cm, siendo su número de 45 y comprendiendo solamente 53 y 67 plántulas (Ladera Noroeste y Norte, respectivamente). Las plántulas fueron marcadas con alambre de color. El experimento bajo dosel fue montado a fines de Febrero de 1997 y el correspondiente a los claros, a fines de Abril del mismo año. Los recuentos de supervivencia fueron realizados a principios de Noviembre de 1997 y a fines de Febrero de

1998. La sobrevivencia se expresa como la media y el error estándar de los porcentajes de sobrevivencia registrados en las parcelas correspondientes a cada ladera, altitud y situación (claro o bajo dosel).

Para determinar la sobrevivencia de las plántulas bajo, en y sobre el LAS fue necesario realizar trasplantes hacia ese sector, debido a la escasa densidad de plántulas emergidas en 1996 cerca del LAS. Se utilizaron plántulas del año obtenidas a 630 m s.n.m en la Ladera Norte en Noviembre de 1996, sitio dotado de una densidad adecuada para el diseño experimental. El suelo en torno a las plántulas se cortó con una pala, siendo transferido a cestos de plástico de 29 cm x 21,5 cm x 7 cm (largo x ancho x fondo) (6-64 individuos/cesto). En aquellos casos donde había presentes plántulas más antiguas, éstas fueron removidas cortándolas con una tijera. Los cestos fueron llevados hacia el LAS, Ladera Norte, en donde fueron asignados a las siguientes ubicaciones: borde exacto del bosque (0), 10 m hacia el interior del bosque (-10), y 7 y 14 m más allá del borde (+7 y +14, respectivamente). En cada ubicación se colocaron 32 cestos en grupos de a cuatro (ocho sectores escogidos al azar). Una vez que todos los cestos estuvieron en su lugar, dos a tres días después del trasplante, se procedió al conteo y marcación de las plántulas, correspondiendo este valor al tiempo 0 ($t=0$). El número inicial de plántulas fue de 588, 620, 659 y 703 para los sitios -10, 0, +7 y +14 m, respectivamente. En el presente protocolo no se cuantificó el efecto del trasplante, el cual es un factor constante en todos los tratamientos y por lo tanto no incide en las diferencias en sobrevivencia entre los sitios.

Se realizaron censos de sobrevivencia de las plántulas marcadas ocho, 103, 353 y 460 días después del trasplante (Noviembre 1996, Febrero y Noviembre 1997, Febrero

1998, respectivamente). Los datos son expresados como porcentajes (medias \pm EE) con respecto a la abundancia inicial de plántulas en cada tratamiento (100%).

II.4.7. Estructuras de edades de las plántulas

El patrón de establecimiento a corto plazo de la lenga fue inferido a partir de la estructura etaria del banco de plántulas. En Febrero de 1996 y en cada altitud y ladera, a 15 parcelas aleatorias de 25 cm x 25 cm se les extrajo la totalidad de las plántulas, siendo transportadas al laboratorio en prensas para la determinación de sus edades mediante el conteo de las yemas de crecimiento anual (I. Serey, comunicación personal, Fig. 16). Este método tiene una resolución anual y es bastante preciso. Solamente deja de ser útil cuando las plántulas son muy antiguas (más de 15 años), en cuyo caso, si poseen tallos de diámetro mayor que o igual a 1 cm, pueden ser seccionadas para contarles sus anillos de crecimiento. Las plántulas que crecían en el LAS y en la zona alpina también fueron analizadas, para lo cual en Abril de 1998 se extrajeron 39 individuos de la Ladera Norte y 50 de la Ladera Noroeste. Estos individuos formaban parte de los que fueron censados el año anterior a 0, 5 y 10 m del LAS (sección II.4.5). Dado el gran desarrollo de estas plántulas, debido a su mayor edad y condiciones de luminosidad bajo las cuales crecían, en el 92% de los casos se recurrió al conteo de anillos. Debido a la posibilidad de que falten anillos en las secciones estudiadas, indetectables sin la técnica del cofechado (Fritts 1976), estas últimas estimaciones de edad no fueron tan exactas como las llevadas a cabo

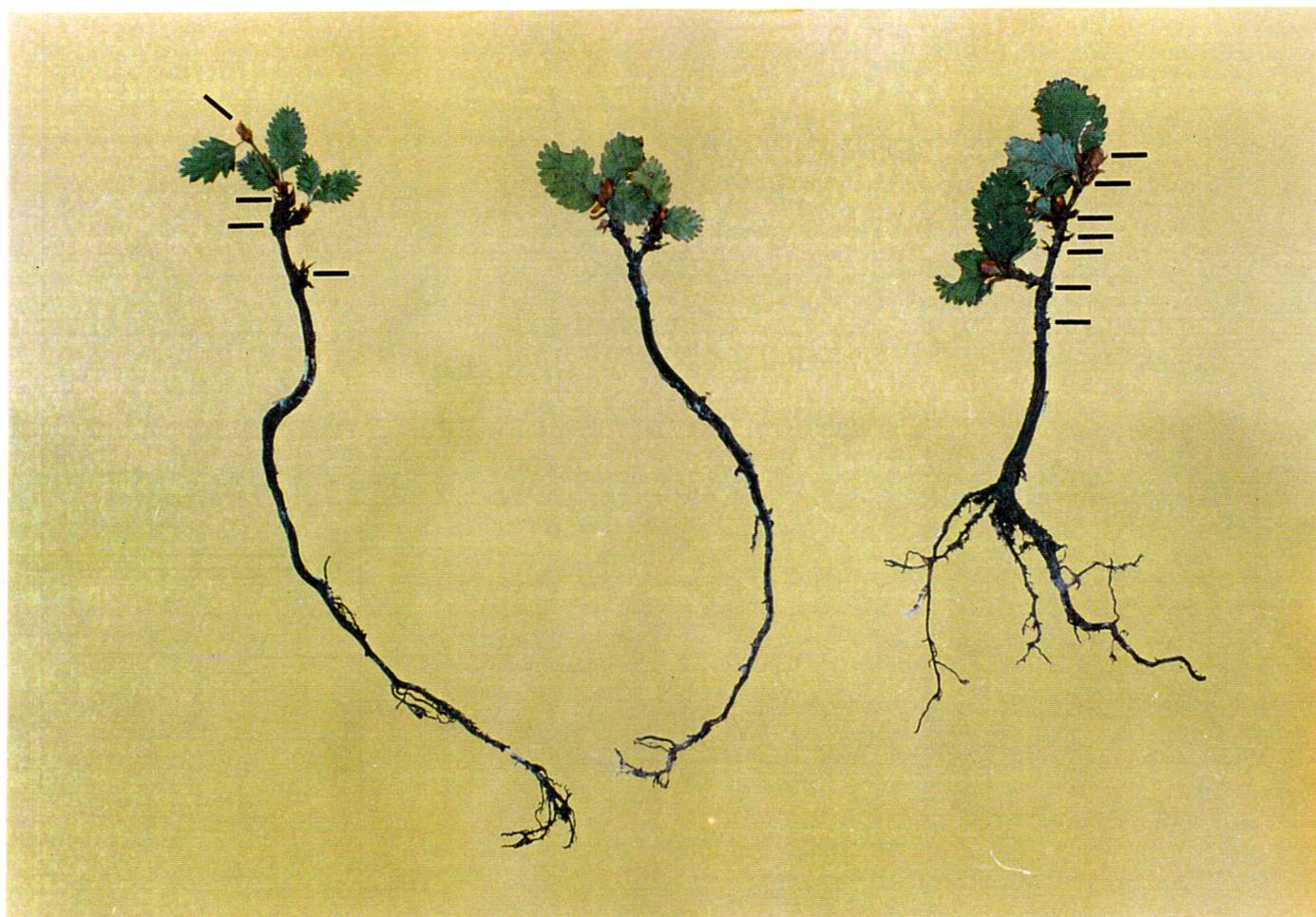


Fig. 16: Plántulas de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser. Las barras indican las escamas de las yemas de crecimiento anual. Las edades de estas plántulas son cuatro, cinco y siete años, de izquierda a derecha. Escala 1 : 1.

a través del conteo de yemas. Por esta razón, las estructuras de edades se grafican en intervalos de dos años.

II.4.8. Estructuras de edades de los adultos

La dinámica a mediano y largo plazo de la lenga fue inferida a partir de la edad de los adultos vivos, a los cuales se les extrajo tarugos con barrenos de incremento a 50 cm sobre el piso. En los cuatro niveles altitudinales al interior del bosque, los árboles fueron escogidos al azar mediante el método de los cuartos (Cottam y Curtis 1956) en transectos de 100 m, 13 puntos de muestreo, 52 árboles por altitud y por ladera. Además, en el LAS se muestrearon ca. 30 árboles por ladera, representando este número la mayor parte de los árboles que delimitaban por arriba las parcelas ubicadas a 690 m. En aquellos casos donde el tarugo extraído no alcanzaba el centro, se extrajo uno adicional. Los tarugos fueron montados y luego pulidos con una serie de lijas de tamaño de grano decreciente y sus anillos contados bajo una lupa binocular. Cuando el tarugo pasaba tangente al centro, se empleó la corrección de Duncan (1989). Éste es un método geométrico donde se determina la posición del centro cronológico mediante la magnitud de los arcos de los últimos anillos que aparecen en el tarugo. Una vez localizado el centro, se determina el ancho promedio de estos anillos en arco y se calcula cuántos anillos faltarían para alcanzar la médula. El supuesto es que los anillos faltantes poseen el mismo ancho promedio que los anillos en base a los cuales se hace la extrapolación. Cuando el tarugo no alcanzaba el centro (principalmente debido a la pudrición del árbol), no se intentó ninguna corrección,

debido a que, como señalan Norton y col. (1987), las correcciones propuestas subestiman o sobreestiman la edad real de una manera impredecible.

El número de años transcurridos entre la germinación y el año en que el árbol alcanza la altura donde se toma la muestra (50 cm) debió ser agregado a las edades antes determinadas. Para esto se ubicaron grupos de brinzales o de adultos relativamente delgados creciendo a cada altitud, donde fueron escogidos 30 individuos semialeatoriamente. Cada uno de ellos fue seccionado lo más cercano posible al suelo y 50 cm sobre él. Las muestras fueron lijadas al igual que los tarugos. La diferencia promedio del número de anillos contados en cada sección fue agregada a las estructuras de edades de los adultos muestreados a la respectiva altitud. Dada la escasez de individuos delgados en las mismas parcelas donde se encontraban los adultos barrenados, se utilizó un mismo factor de corrección para las dos laderas en cada altitud. Los dos métodos de corrección utilizados se basan en supuestos que pueden no cumplirse (Villalba y Veblen 1997). Además como los anillos no fueron cofechados, las edades finales se presentan en clases de 10 años y deben ser interpretadas como estimaciones aproximadas, razonables para inferir patrones de establecimiento.

II.4.9. Dinámica de la población

Se construyeron pirámides para mostrar la variación en la abundancia de los distintos estadios del ciclo de vida de la cohorte de individuos que reclutarían entre 1996 y 1998. Para ello se contó con la información obtenida de los muestreos directos de la llu-

via de frutos (lluvia total) (II.4.1 y II.4.2), la densidad de plántulas emergidas y la densidad de plántulas sobrevivientes hasta un año después de la emergencia (II.4.5). Como también se conocían los porcentajes de frutos con semilla y de viabilidad de las mismas (II.4.1 y II.4.2), se pudo determinar cuál fue la abundancia absoluta de cada uno de estos estadíos.

II.5. Análisis estadístico de los resultados

Existen tres fuentes de variación en la mayor parte de los métodos: la ladera, el año (o la fecha) y la altitud. Como este trabajo pone a prueba hipótesis que se basan en la variación altitudinal, solamente se toma en cuenta este factor en las comparaciones estadísticas, a menos que se especifique lo contrario en algún análisis particular. Las comparaciones entre altitudes fueron hechas a través de la prueba de Kruskal- Wallis, ya que no se cumplían los supuestos de los métodos paramétricos, ni tampoco la situación se remediaba con las transformaciones usuales. Como prueba *a posteriori* se ocupó la prueba de Diferencia Significativa Mínima de Fisher (LSD no paramétrico) basándose en el resultado de pruebas de Kruskal-Wallis simples (Conover 1980, Sokal y Rohlf 1995). En aquellos casos en que había dos factores a analizar, se empleó ANDEVA de dos vías no paramétrico (Scheirer y col. 1976, Sokal y Rohlf 1995). Las curvas de dispersión de frutos y de la densidad de plántulas más allá del LAS fueron ajustadas a un modelo exponencial negativo basado en iteraciones del algoritmo de Marquardt- Levenberg ejecutado por el programa SigmaPlot (Jandel Corporation, USA).

III. RESULTADOS

III.1. Producción de frutos y semillas

En 1996 el promedio de la lluvia de frutos fluctuó entre 97 y 505 frutos/0,1 m² (la superficie de cada trampa), dependiendo de la altitud y de la ladera (Fig. 17). Los menores valores se verificaron en la Ladera Noroeste. En este año, solamente en la Ladera Norte existió una tendencia de disminución de la lluvia de frutos al aumentar la altitud, variando entre 505 y 249 frutos/0,1 m² (Fig. 17) (H = 13,8; P < 0,005; 3 g.l.). La Ladera Noroeste, por su parte, fluctuó entre 97 y 142 frutos/0,1 m², no siendo significativa esta variación (H = 6,7; P = 0,08; 3 g.l.).

En 1997 la lluvia de frutos alcanzó en promedio el 3% del valor de 1996 (Fig. 17). La Ladera Norte fluctuó entre 24 y 3,9 frutos/0,1 m², exhibiendo una tendencia similar a la del año anterior (H = 37,1; P << 0,005; 3 g.l.). La otra ladera fluctuó entre 1,2 y 5,5 frutos/0,1 m², mostrando el máximo a 530 m (H = 40,6; P << 0,005; 3 g.l.). El estrecho rango de variación hace que la leve disminución tanto hacia arriba como hacia abajo del nivel 530 m, aunque significativa, difícilmente pueda ser considerada como un patrón válido. Nótese también que ambas laderas mostraron un repunte significativo en el nivel 690 m.

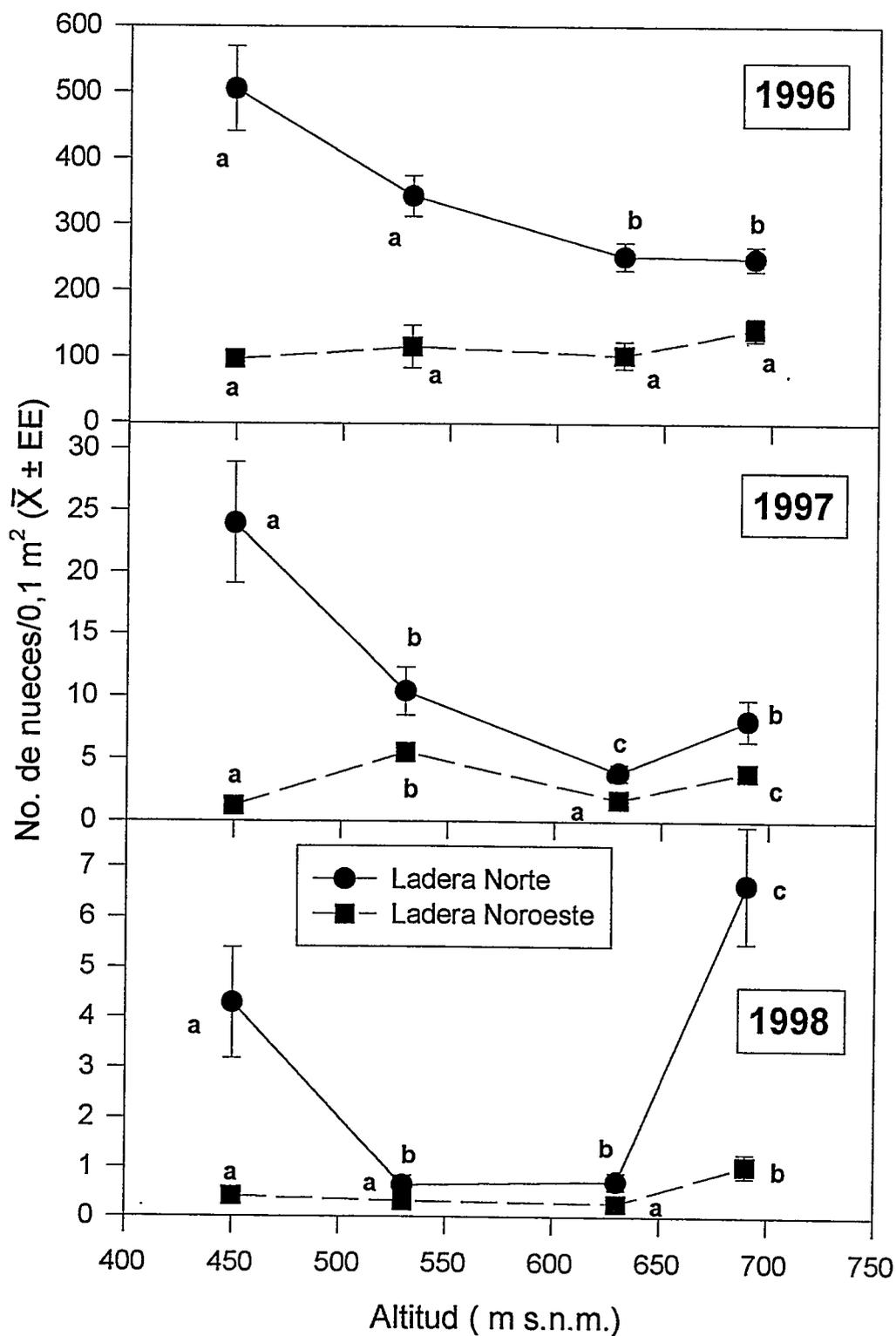


Fig. 17: Lluvia de frutos de lenga en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0,05$; pruebas de Kruskal-Wallis/LSD de Fisher), para comparaciones intraanuales e intraladera. Nótese las diferentes escalas del eje Y.

En 1998, la lluvia de frutos promedió un 26% del valor de 1997 y sólo un 0,7% con respecto a 1996 (Fig.17). La Ladera Norte varió significativamente entre 0,6 y 6,6 frutos/0,1 m² (H = 56,3; P << 0,005; 3 g.l.), alcanzándose los mínimos de la lluvia de frutos en los niveles intermedios, pero el máximo se verificó en el nivel 690 m. La Ladera Noroeste experimentó poca variación, entre 0,3 y 1,0 fruto/0,1 m², aunque exhibió un valor significativamente mayor a 690 m (H = 13,8; P < 0,005; 3 g.l.).

En síntesis, en tres de los seis muestreos realizados la lluvia de frutos declinó con la altitud creciente, alcanzando el mínimo en el nivel 630 m, y en cinco de seis casos (cuatro significativos) se verificó a continuación un repunte hacia el nivel 690 m. Dado que la Hipótesis A y la Fig. 6 predicen una disminución continua de la lluvia de frutos con la altitud creciente, los resultados presentados no respaldan las expectativas.

En 1996 el porcentaje de frutos con semilla colectados en las trampas declinó con la altitud entre 71 y 12% (Tabla 1). Estos valores no pueden ser comparados a través de la prueba de Kruskal-Wallis, debido a que se tomó una sola muestra por altitud. Por tal motivo, a diferencia de los análisis que siguen, se ejecutó en forma especial la prueba de G para independencia (Sokal y Rohlf 1995), con el propósito de determinar si la altitud y el porcentaje de frutos con semilla dependen entre sí. El resultado fue $G_{adj} = 140,8$; P << 0,005; 3 g.l. Es decir, el porcentaje de frutos con semilla depende de la altitud. Desafortunadamente dicha estadística no permite realizar pruebas *a posteriori* para detectar dónde se produce la diferencia. Sin perjuicio de lo anterior, el análisis estadístico respalda la tendencia que se observa por inspección simple de los datos de 1996 (Tabla 1). En 1997 y 1998 se analizaron los datos distinguiendo entre laderas y trampas de semillas, posibili-

Tabla 1. Porcentaje de frutos de lenga que contenían una semilla, dispersados en el bosque en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego, y colectados en trampas. Entre paréntesis el número de frutos (1996) o de trampas de frutos (1997-1998) sobre los cuales se calcularon los porcentajes.

Altitud (m s.n.m)	1996	1997		1998	
	Ambas laderas	Ladera Norte Media ± EE	Ladera Noroeste Media ± EE	Ladera Norte Media ± EE	Ladera Noroeste Media ± EE
450	71* (100)	9,9 ± 2,0 a** (30)	27,1 ± 11,9 a (14)	35,2 ± 7,6 a (23)	38,9 ± 20,0 a (6)
530	47 (100)	24,6 ± 5,1 b (28)	39,9 ± 5,6 b (29)	29,2 ± 13,0 a (11)	16,7 ± 16,7 a (6)
630	30 (100)	28,5 ± 6,0 b (24)	19,8 ± 7,9 ac (21)	33,3 ± 12,9 a (10)	50,0 ± 22,4 a (6)
690	12 (100)	10,6 ± 4,0 a (27)	4,2 ± 4,2 c (24)	25,8 ± 6,1 a (27)	32,2 ± 10,8 a (16)

* En 1996 se analizaron los datos con la prueba de G para independencia, debido a que se disponía de una sola muestra por altitud. El resultado fue $G_{adj} = 140,8$, $P \ll 0,005$, 3. g.l.

** Diferentes letras indican diferencias a $P < 0,05$ (pruebas de Kruskal-Wallis y de Diferencia Significativa Mínima de Fisher comparando sólo los valores dentro de cada columna)

tando el uso del estadígrafo de Kruskal-Wallis. En estos años, menos de la mitad de los frutos poseían semilla (Tabla 1). En 1997 la variación estuvo en el rango de 9,9 a 28,5% (Ladera Norte) y entre 4,2 y 39,9% (Ladera Noroeste). Existió un efecto altitudinal en ambas laderas (Ladera Noroeste: $H = 27,6$; Ladera Norte: $H = 12,8$; ambos $P < 0,005$; 3 g.l.). La Ladera Norte exhibió un máximo a altitudes medias, no existiendo diferencias entre el nivel 450 y el nivel adyacente al LAS. La Ladera Noroeste alcanzó un máximo a 530 m, y de ahí hacia arriba y hacia abajo declinó el porcentaje de frutos con semilla. En 1998 este parámetro varió entre 25,8 y 35,2% (Ladera Norte) y entre 16,7 y 50,0% (Ladera Noroeste), aunque no existieron diferencias significativas en ninguno de los dos casos (Ladera Noroeste: $H = 1,8$; $P = 0,6$; Ladera Norte: $H = 0,7$; $P = 0,9$; en ambos casos con 3 g.l.). De lo anterior se desprende que en tres de los cinco muestreos realizados existió disminución altitudinal en el porcentaje de frutos con semilla, lo cual era predicho por la Hipótesis A.

En cuanto a la viabilidad de las semillas, los datos preliminares de 1996 sugieren una leve disminución con la altitud creciente (86 a 60%, Tabla 2), aunque la prueba de G para independencia no detectó efecto alguno ($G_{adj} = 4,5$; $P > 0,1$; 3 g.l.). En 1997, hubo variación en la viabilidad entre 0 y 37,7% (Ladera Norte) y entre 0 y 46,7% (Ladera Noroeste), pero solamente se detectó efecto altitudinal en la Ladera Norte ($H = 15,1$; $P < 0,005$; versus $H = 3,2$; $P = 0,37$; en la Ladera Noroeste, 3 g.l.). En la primera ladera, la tendencia es hacia la disminución de la viabilidad con la altitud, si bien los extremos del gradiente no mostraron diferencias significativas. En 1998, la viabilidad fluctuó entre 18,6 y 41,0% (Ladera Norte) y entre 0 y 21,4% (Ladera Noroeste), aunque no existió

Tabla 2. Porcentaje de viabilidad de las semillas de lenga dispersadas en el bosque en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Entre paréntesis el número de semillas (1996) o de trampas de fruto (1997-1998) sobre las cuales se calcularon los porcentajes.

Altitud (m s.n.m)	1996	1997		1998	
	Ambas laderas	Ladera Norte Media ± EE	Ladera Noroeste Media ± EE	Ladera Norte Media ± EE	Ladera Noroeste Media ± EE
450	86* (86)	28,4 ± 8,9 ac** (17)	46,7 ± 22,6 a (5)	41,0 ± 10,9 a (14)	0,0 ± 0,0 a (3)
530	87 (61)	37,7 ± 9,2 a (20)	39,2 ± 8,0 a (24)	30,0 ± 20,0 a (4)	0,0 ± 0,0 a (1)
630	78 (32)	0,0 ± 0,0 b (16)	16,7 ± 16,7 a (6)	40,0 ± 24,5 a (5)	0,0 ± 0,0 a (3)
690	60 (10)	9,1 ± 9,1 bc (10)	0,0 ± 0,0 a (1)	18,6 ± 7,4 a (16)	21,4 ± 14,9 a (7)

* En 1996 se analizaron los datos con la prueba de G para independencia, debido a que se disponía de una sola muestra por altitud. El resultado fue $G_{adj} = 4,5$, $P > 0,1$, 3. g.l.

** Diferentes letras indican diferencias a $P < 0,05$ (pruebas de Kruskal-Wallis y de Diferencia Significativa Mínima de Fisher comparando sólo los valores dentro de cada columna)

variación significativa (Ladera Norte: $H = 1,9$; $P = 0,58$; Ladera Noroeste: $H = 2,2$; $P = 0,54$; en ambos casos 3 g.l.). En resumen, sólo en uno de cinco casos se produce la tendencia esperada de disminución altitudinal de la viabilidad que propone la Hipótesis A.

Por último, la masa de las semillas difirió notablemente en las distintas procedencias altitudinales ($H = 58,6$; $P \ll 0,005$; 2 g.l., Tabla 3), fluctuando en promedio entre 9,7 y 3,6 mg. Las semillas del nivel 690 m fueron significativamente más livianas que las de altitudes inferiores ($P < 0,01$; prueba LSD de Fisher); los niveles 450 y 530 m no mostraron diferencias al respecto. Este resultado está de acuerdo con la tendencia esperada en la Hipótesis A.

La ausencia de variación en algunos de los resultados presentados debe ser considerada con cautela, ya que debido a la gran fluctuación interanual de la lluvia de frutos (Fig. 17), el número de trampas en que cayeron frutos, así como el número de frutos por trampa, fueron muy reducidos en los años de baja producción. En 1996, el 60% de los análisis reportados en esta sección fueron significativos; en 1997 fueron 83%, mientras que en 1998 sólo fueron significativos el 33% de los análisis. La gran variación dentro de cada sitio (Tablas 1 y 2) dificulta que las pruebas estadísticas puedan detectar efectos significativos. Análisis alternativos como la prueba de independencia de G tampoco lograron descubrir diferencias altitudinales significativas en aquellos casos donde no se detectó variación con la prueba de Kruskal-Wallis. A menos que se varíe el diseño experimental de un año al otro (es decir, la superficie de las trampas), no se puede evitar este problema de bajo tamaño muestral.

Tabla 3. Masa seca de las semillas de lenga de 1996 en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego

Altitud (m s.n.m.)	Masa (mg) Media \pm EE	No. de semillas analizadas
450	9,7 \pm 0,4 a*	92
530	8,7 \pm 0,3 a	91
690	3,6 \pm 0,4 b	31

* Diferentes letras indican diferencias a $P < 0,01$ (prueba de Diferencia Significativa Mnima de Fisher)

III .2. Dispersión hacia la zona alpina y calidad de los frutos y semillas

En 1996 ningún fruto de lenga alcanzó las trampas ubicadas a 110 m del LAS. Puede afirmarse por lo tanto que la distancia de dispersión de la especie en un año de buena producción es menor a 110 m. En 1997, dependiendo de la distancia al LAS, la lluvia de frutos fluctuó en promedio entre 52,7 y 0,07 frutos/0,1m² (Ladera Norte) y entre 17,8 y 0 frutos/0,1m² (Ladera Noroeste). En 1998 los valores fueron menores que en 1997: 37,2 a 0 frutos/0,1m² (Ladera Norte) y 4,2 a 0 frutos/0,1m² (Ladera Noroeste). En ambos años se constató que la lluvia de frutos hacia la zona alpina siguió una disminución exponencial con respecto a la distancia al LAS para ambas laderas (Fig. 18), concentrándose principalmente en los 20 m adyacentes al borde del bosque. Excepcionalmente una nuez alcanzó a 40 m y otra a 80 m en 1997 (Ladera Norte), mientras que en 1998 alcanzaron los 40 m sólo dos nueces en la Ladera Noroeste y una en la Ladera Norte.

Nótese que, contra lo esperado, la lluvia de frutos exactamente en el borde del bosque (Fig. 18) fue superior a la correspondiente al nivel 690 dentro del bosque (Fig.17) ($P < 0,01$; prueba LSD de Fisher), tanto en 1997 como en 1998. Esta diferencia fluctuó entre cuatro y seis veces (Ladera Noroeste y Ladera Norte, respectivamente). Por lo tanto, el repunte que se apreció en esta variable en las cercanías del LAS (Fig. 17) no fue un artefacto, sino que forma parte de una tendencia compleja: la lluvia de frutos declina (en algunos casos) con la altitud creciente hasta el nivel 630 m, para luego volver a aumentar hacia el LAS, alcanzando un máximo en el LAS y declinando hasta cero en ca. de 20 m hacia la zona alpina. De lo anterior se desprende que es muy probable que los frutos dis-

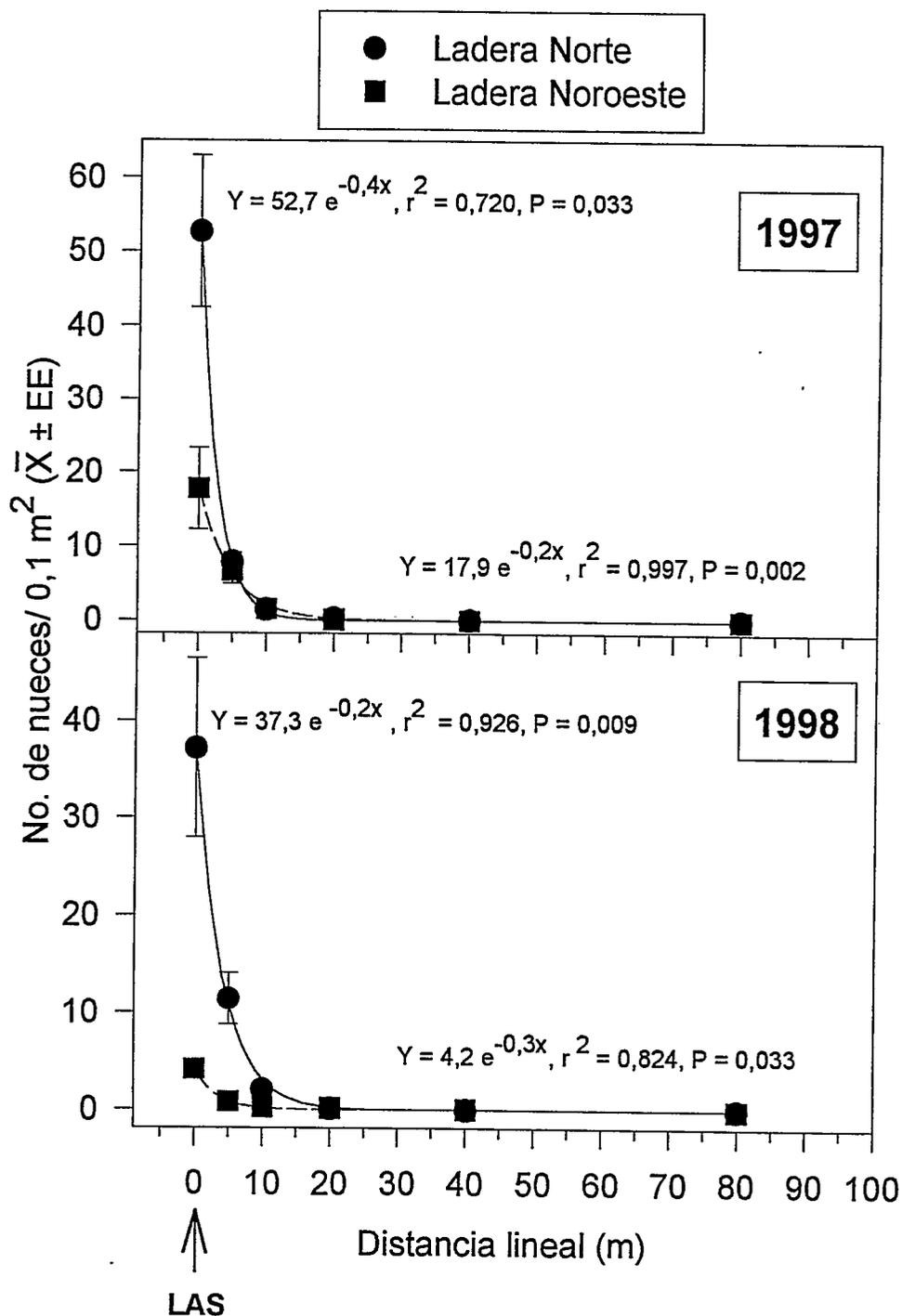


Fig. 18: Dispersión de frutos de lenga más allá del límite arbóreo superior (LAS) del cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Se indican las ecuaciones de las curvas, los respectivos coeficientes de determinación (r^2) y su significancia (P).

persados a la zona alpina se originen en el LAS, pudiéndose interpretar los 20 m de dispersión registrados como la distancia exacta que han recorrido las nueces de la lenga desde su fuente de origen, bajo los niveles de producción vigentes en 1997 y 1998 y con una pendiente entre 13 y 22° (Fig.13).

Hubiera sido interesante evaluar la dispersión de frutos en las cercanías del LAS en el año de buena producción de 1996. Sin embargo, se puede hacer una estimación del alcance de los propágulos basándose en los datos de 1997 y 1998. Dado que se sabe que en estos años el LAS dispersó entre cuatro y seis veces más frutos que el nivel 690 m, suponiendo que esto fue válido también en 1996, entonces la lluvia en el LAS en ese entonces fue de 608 (Ladera Noroeste) y de 1508 nueces/0,1 m² (Ladera Norte). Ya que se conocen las constantes de disminución de las curvas por ladera (Fig. 18), se pueden promediar entre años y obtener sombras de frutos hipotéticas para 1996. Según éstas, la lluvia promedio de frutos decae hasta 0,03/0,1 m² (el umbral de detección, o sea, un fruto en 30 trampas) a 34-35 m del LAS (Ladera Norte) y a 38-39 m (Ladera Noroeste).

En general, la lluvia de frutos en el LAS fue superior a la de todo el bosque en 1997 y 1998 y en ambas laderas ($P < 0,01$; prueba LSD de Fisher). Las excepciones fueron el nivel 450 m de la Ladera Norte y el 530 de la Ladera Noroeste, en los dos casos en 1997, cuyos valores no difieren de los correspondientes al LAS.

La Tabla 4 muestra el porcentaje de frutos con semilla dispersados hacia la zona alpina. En 1997 los valores fueron muy reducidos, no superando el 6%, es decir, el aporte de propágulos a la zona alpina estuvo compuesto mayoritariamente de frutos vanos. No

Tabla 4. Porcentaje de frutos de lenga con semilla dispersados hacia la zona alpina del cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Entre paréntesis el número de trampas de frutos sobre las cuales se calcularon los porcentajes.

Distancia lineal sobre el LAS* (m)	1997		1998	
	Ladera Norte Media \pm EE	Ladera Noroeste Media \pm EE	Ladera Norte Media \pm EE	Ladera Noroeste Media \pm EE
0	3,2 \pm 0,9 a** (30)	1,9 \pm 0,8 a (28)	23,1 \pm 4,7 a (28)	37,3 \pm 6,9 a (24)
5	1,4 \pm 1,0 a (26)	0,4 \pm 0,4 a (24)	16,3 \pm 4,0 a (24)	22,5 \pm 12,0 ab (10)
10	6,0 \pm 3,4 a (18)	0 \pm 0 a (16)	4,9 \pm 3,7 b (14)	5,6 \pm 5,6 b (9)
20	0 \pm 0 a (5)	0 \pm 0 a (3)	16,7 \pm 16,7 ab (3)	0 \pm 0 b (6)
40	0 \pm 0 a (1)	—***	0 \pm 0 ab (1)	0 \pm 0 ab (2)
80	0 \pm 0 a (1)	—	—	—

* LAS: límite arbóreo superior

** Diferentes letras indican diferencias a $P < 0,05$ (pruebas de Kruskal-Wallis y de Diferencia Significativa Mínima de Fisher comparando sólo los valores dentro de cada columna)

*** Ausencia de frutos

existió ninguna tendencia en esta variable a medida que aumentaba la distancia desde el LAS (Ladera Norte: $H = 10,6$; $P = 0,06$; 5 g.l.; Ladera Noroeste: $H = 6,9$; $P = 0,07$; 3 g.l.). En 1998 los valores fueron mayores que en 1997, variando entre 0 y 23,1% (Ladera Norte) y 0 y 37,3% (Ladera Noroeste); a pesar de existir diferencias significativas entre las diferentes distancias, no fue posible apreciar ninguna tendencia (Ladera Norte: $H = 13,0$; $P = 0,01$; 4 g.l.; Ladera Noroeste: $H = 15,0$; $P = 0,005$; 4 g.l.). En cambio, se puede afirmar que el porcentaje de frutos con semilla dispersados en el LAS y en la zona alpina en 1997 fue significativamente menor al de los máximos registrados a 530 m en la Ladera Noroeste y a 530-630 m en la Ladera Norte ($P < 0,01$; prueba LSD de Fisher). En 1998 no hubo diferencias ($H = 14,0$ y $H = 13,3$; para las Laderas Noroeste y Norte, respectivamente, $P > 0,05$; en ambos casos con 8 g.l.).

En cuanto a la viabilidad de las semillas (Tabla 5), fue nula en 1997 a todas las distancias y en ambas laderas. El año siguiente mostró un repunte en la viabilidad de las semillas, comprendida entre 37,4 y 100% (Ladera Norte) y entre 0 y 28,9% (Ladera Noroeste), aunque sin exhibir ninguna tendencia significativa con la distancia al LAS (Ladera Norte: $H = 3,4$; $P = 0,34$; 3 g.l.; Ladera Noroeste: $H = 0,8$; $P = 0,68$; 2 g.l.). El valor de 100 % de viabilidad a 20 m del LAS claramente obedece a que sólo se analizó una semilla, y por lo tanto puede ser considerado como resultado del azar. Al comparar con la situación dentro del bosque, sólo en un caso existió una menor viabilidad de las semillas en el LAS y en la zona alpina: la Ladera Norte en 1997, en donde el máximo se verificó a 450-530 m (prueba LSD de Fisher, $P < 0,05$). Las otras situaciones no mostraron diferen-

Tabla 5. Porcentaje de viabilidad de las semillas de lenga dispersadas hacia la zona alpina del cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Entre paréntesis el número de trampas de frutos sobre las cuales se calcularon los porcentajes.

Distancia lineal sobre el LAS* (m)	1997		1998	
	Ladera Norte Media \pm EE	Ladera Noroeste Media \pm EE	Ladera Norte Media \pm EE	Ladera Noroeste Media \pm EE
0	0 \pm 0 (13)	0 \pm 0 (6)	44,3 \pm 8,1 a*** (23)	28,9 \pm 9,3 a (17)
5	0 \pm 0 (2)	0 \pm 0 (1)	37,4 \pm 11,8 a (13)	22,2 \pm 22,2 a (3)
10	0 \pm 0 (3)	—	75,0 \pm 25,0 a (2)	0 \pm 0 a (1)
20	—**	—	100,0 \pm 0,0 a (1)	—
40	—	—	—	—
80	—	—	—	—

* Límite arbóreo superior

** Ausencia de semillas

*** Iguales letras indican ausencia de diferencias a $P < 0,05$ (prueba de Kruskal-Wallis) comparando sólo los valores dentro de cada columna

cias (1997: Ladera Noroeste: $H = 8,9$; $P = 0,1$; 5 g.l.; 1998: Ladera Norte: $H = 7,7$; $P = 0,35$; 7 g.l.; 1998: Ladera Noroeste: $H = 5,0$; $P = 0,5$; 6 g.l.).

En resumen, la lluvia de frutos disminuyó en la zona alpina al comparar con el LAS, alcanzándose una dispersión efectiva hasta sólo 20 m. Sin embargo, en el LAS la lluvia de frutos fue significativamente mayor que en todo el bosque, salvo en un par de casos, lo cual discrepa con lo esperado en las Hipótesis A y B. En cuanto a su calidad, en tres de ocho casos (dos para la proporción de frutos con semilla y uno para la viabilidad) se constató un patrón de disminución al comparar los máximos dentro del bosque con el LAS y la zona alpina. De este modo, aun cuando el LAS produce mayor número de frutos totales, las semillas viables que origina y que logran dispersarse a la zona alpina son muy escasas, siendo ésta una de las causales propuestas para el carácter abrupto del LAS (Hipótesis B).

III.3. Banco de semillas

La mayor parte de las semillas ya había germinado al momento de efectuar la primera evaluación del entierro de Abril de 1996, promediando entre 69,4 y 76,0% del total de semillas enterradas, dependiendo de la profundidad del entierro (Tabla 6). No existió un efecto de la profundidad en el porcentaje de germinación ($H = 0,1$; $P = 0,75$; 1 g.l.). La mayoría de las semillas germinadas estaban muertas y descompuestas. Las nueces que no exhibían signos de haber germinado, no lograron hacerlo tampoco en condiciones de

Tabla 6. Semillas de lenga recuperadas del entierro en el suelo del bosque en el cerro Bal-seiro, Tierra del Fuego (450 m s.n.m.). El entierro fue efectuado a fines de Abril de 1996, siendo la viabilidad inicial de las semillas igual a 86%. Se muestran los porcentajes calculados sobre el total de semillas enterradas (N = 53/ réplica).

Fecha Desentierro	Noviembre 1996 (6 réplicas)		Abril 1997 (12 réplicas)	
	5 cm	10 cm	5 cm	10 cm
Profundidad Entierro				
Germinadas bajo el suelo (%) (media ± EE)	69,4 ± 8,3 a*	76,0 ± 2,8 a	?	?
Germinadas en laboratorio (%) (no germinadas en terreno) (media ± EE)	0 ± 0	0 ± 0	---	---
Podridas (%) (media ± EE)	30,6 ± 8,3 a	24,0 ± 2,8 a	99,2 ± 0,5 a	97,6 ± 1,3 a
Intactas (%) (Viabiles %)** (media ± EE)	0 ± 0 (0 ± 0)	0 ± 0 (0 ± 0)	0,8 ± 0,5 a (0 ± 0)	2,4 ± 1,3 a (0 ± 0)

* Iguales letras indican ausencia de diferencias significativas a $P < 0,05$ (Prueba de Kruskal-Wallis). Sólo comparaciones entre profundidades dentro de una misma fecha y fila

** Viabiles incluidas en las intactas

laboratorio tras un mes de temperatura y humedad adecuadas (Tabla 6). Al ser abiertas las nueces, no se encontró semillas en buen estado, solamente podridas (24,0 a 30,6%). Al efectuar el desentierro de Abril de 1997 (un año después del entierro), la casi totalidad de los frutos estaban podridos (97,6 a 99,2%). Por lo tanto, no fue posible determinar el porcentaje de germinación bajo el suelo, ni tampoco se implementaron pruebas de germinación en laboratorio. No existió efecto de la profundidad en el porcentaje de pudrición ($H = 1,8$; $P = 0,17$; 1 g.l.). Las pocas semillas aparentemente intactas remanentes (0,8 a 2,4%, 18 de un total de 1272 enterradas) no estaban viables.

En la zona alpina se observó una proporción mucho menor de semillas germinadas bajo el suelo (7,3%), seis meses después del momento del entierro, en comparación con el experimento a 450 m s.n.m. (ca. 70%) (Tabla 7, $H = 8,4$; $P = 0,004$; 1 g.l.). Lo contrario sucedió con las semillas aparentemente intactas, 19% de las cuales (8,5% respecto al total de semillas enterradas) aún se encontraban viables. Desafortunadamente no fue posible obtener resultados un año después del entierro debido a la pérdida de las mallas con semillas aún por recuperar.

Por último, los testigos de suelo no mostraron en absoluto germinación de semillas de lenga. El examen no exhaustivo de las muestras reveló la existencia de escasas nueces vacías o ninguna en absoluto.

Se concluye que la lenga no forma banco de semillas persistente. Solamente forma un banco transitorio que se inicia con la dispersión de las semillas (Febrero-Abril) y termina con su germinación en primavera, a partir de Octubre. De todas formas, de existir

Tabla 7. Semillas de lenga recuperadas del entierro en la zona alpina del cerro Balseiro, Tierra del Fuego (700 m s.n.m., 14 m en distancia lineal más arriba del bosque). El entierro fue efectuado a principios de Mayo de 1997, siendo la viabilidad inicial igual a 73%. Se muestran los porcentajes con respecto al total de semillas enterradas (N = 38/réplica, seis réplicas).

Semillas		Desentierro Noviembre 1997
Germinadas bajo el suelo (%) (media ± EE)		7,3 ± 3,8 a*
Podridas (%) (media ± EE)		48,5 ± 7,2 b
Intactas (%) (media ± EE)	Viabiles (%)	8,5 ± 2,8 a
	Inviabiles (%)	35,8 ± 7,1 b

* Diferentes letras indican diferencias significativas a $P < 0,01$ (Prueba de Diferencia Significativa Mínima de Fisher)

el potencial para formar un banco persistente, éste sería anulado por baja cantidad y calidad de los propágulos dispersados a la zona alpina (sección III.2), así como por las características del suelo y vegetación de la zona alpina que desfavorecen el implante y mantención de las semillas dispersadas naturalmente (sección I.2.3).

III.4. Emergencia de las plántulas

La relación entre la densidad de plántulas nuevas observadas en Noviembre de cada año y la lluvia de semillas viables cuantificada en la estación de dispersión previa, informa acerca del porcentaje de emergencia de las plántulas en función de la altitud (Tabla 8). Existió una tendencia de declinación de este porcentaje a medida que la altitud se incrementaba, observándose que en el rodal adyacente al LAS sólo el 1,8% de las semillas viables dispersadas en 1996 lograron germinar y emerger en este año (no se distinguió entre laderas debido a que sólo se disponía de un valor de calidad de frutos y semillas por altitud: Tablas 1 y 2). Este reducido valor contrasta con el máximo registrado a 450 m (35,3%, Tabla 8). La tendencia también es válida para el año 1997 en la Ladera Norte, aunque con valores inferiores a los del año precedente (9,0 a 3,1%). En la otra ladera, no se observó absolutamente ninguna plántula emergida en 1997.

En el experimento de siembra de semillas existieron diferencias en la emergencia de las plántulas al comparar entre el nivel adyacente al LAS y el nivel 740 m (ANDEVA no paramétrico de dos vías: $H_{\text{altitud}} = 21,7$; $P \ll 0,005$; 1 g.l.), pero no en la emergencia de las distintas procedencias de las semillas ($H_{\text{procedencia}} = 2,4$; $P > 0,1$; 2 g.l.; interacción no

Tabla 8. Emergencia de las plántulas de lenga en función de la altitud en el bosque del cerro Balseiro, Tierra del Fuego.

Año	Altitud (m s.n.m)	Promedio semillas viables/ m ²	Promedio plántulas del año/ m ²	% de emergencia
1996	450	1837,9	649,1	35,3
	530	938,0	217,7	23,2
	630	415,0	60,1	14,5
	690	141,0	2,6*	1,8
1997	Ladera Norte			
	450	6,7	0,6	9,0
	530	9,6	0,3	3,1
	630	0,0	0,0	---
	690	0,8	0,0	0,0
	Ladera Noroeste			
	450	1,6	0,0	0,0
	530	8,6	0,0	0,0
630	0,6	0,0	0,0	
690	0,0	0,0	---	

* Valor de Febrero de 1997, mes en que se registró la máxima densidad de plántulas nuevas en este sitio

significativa entre procedencia y altitud de la siembra: $H_{\text{interacción}} = 0,1$; $P > 0,9$; 2 g.l.) (Fig. 19). Según lo anterior, la emergencia de las plántulas 50 m por sobre el LAS (110 m en distancia lineal) fue notablemente inferior a aquella dentro del bosque (23,3 a 37,8% versus 0 a 2,2% en la zona alpina). Las cuatro plántulas emergidas en la zona alpina habían muerto ya al momento de efectuar la nueva visita al lugar en Febrero de 1997.

Los resultados presentados concuerdan con las Hipótesis A y B en lo que respecta a la tendencia de la emergencia de las plántulas en el gradiente altitudinal dentro del bosque y en la zona alpina. Los atributos de las diferentes procedencias de las semillas (p. ej., su masa) no provocaron una emergencia diferencial, lo cual era inesperado (sección I.2.4.).

III.5. Densidad de las plántulas

En Febrero de 1996, la densidad total de plántulas (nuevas y de más de un año) fluctuó en promedio entre 0,84 y 0,44 en 625 cm^2 (la unidad de muestreo) en el gradiente altitudinal de la Ladera Noroeste, aunque esta diferencia no fue significativa ($H = 5,8$; $P = 0,12$; 3 g.l.) (Fig. 20). En la otra ladera la variación estuvo entre 2,8 y 0,4 plántulas/ 625 cm^2 , siendo notablemente menor en el nivel 690 m en comparación con el nivel 450 m ($H = 66,5$; $P \ll 0,005$; 3 g.l.). La abundancia de plántulas fue mayor en el mes de Noviembre de 1996, debido al gran aporte de las plántulas nuevas producto de la semillación de la temporada anterior. En la Ladera Noroeste la abundancia fluctuó entre 11,0 y 0,39/ 625 cm^2 , mientras que en la Norte la variación estuvo comprendida entre 71,5 y 0,87/

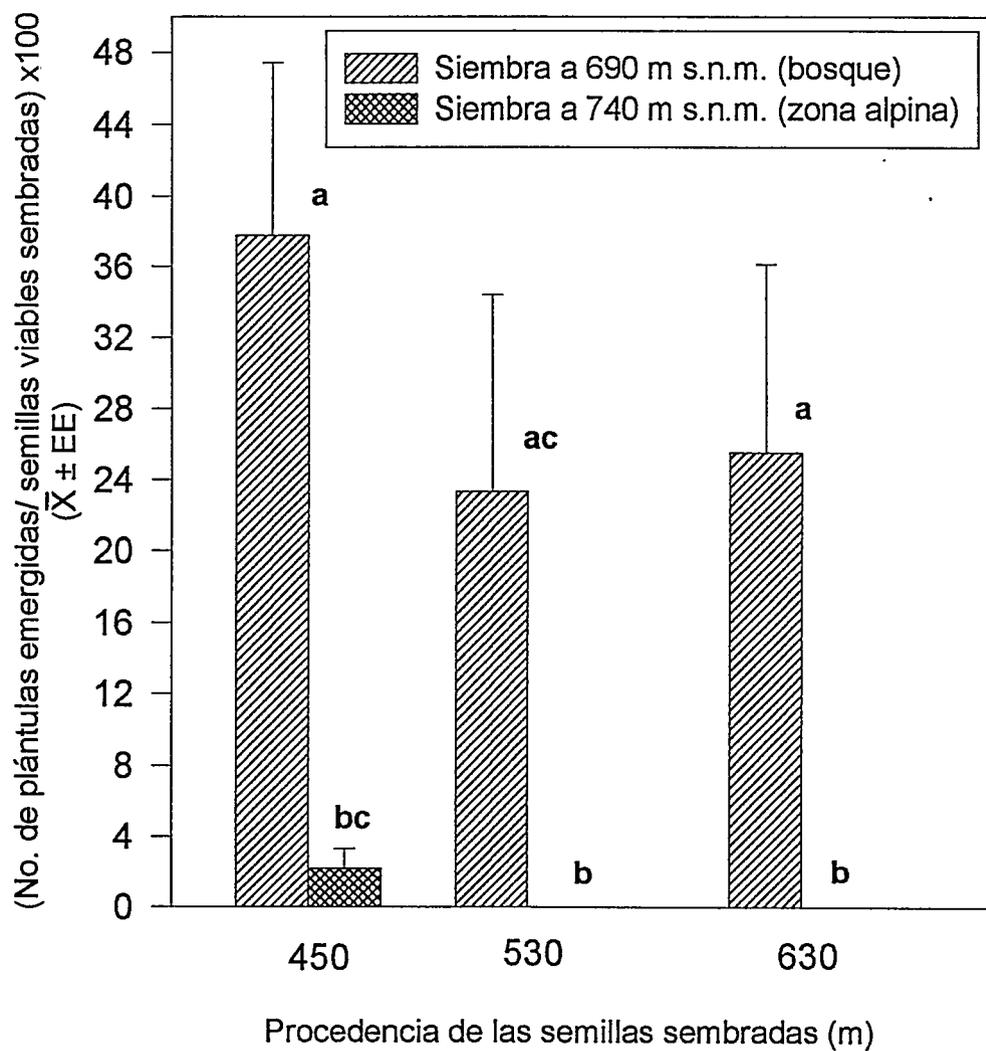


Fig. 19: Emergencia de plántulas de lenga originadas a partir de semillas de distinta procedencia altitudinal sembradas en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Diferentes letras indican diferencias al nivel $P < 0,02$ (prueba de Kruskal- Wallis).

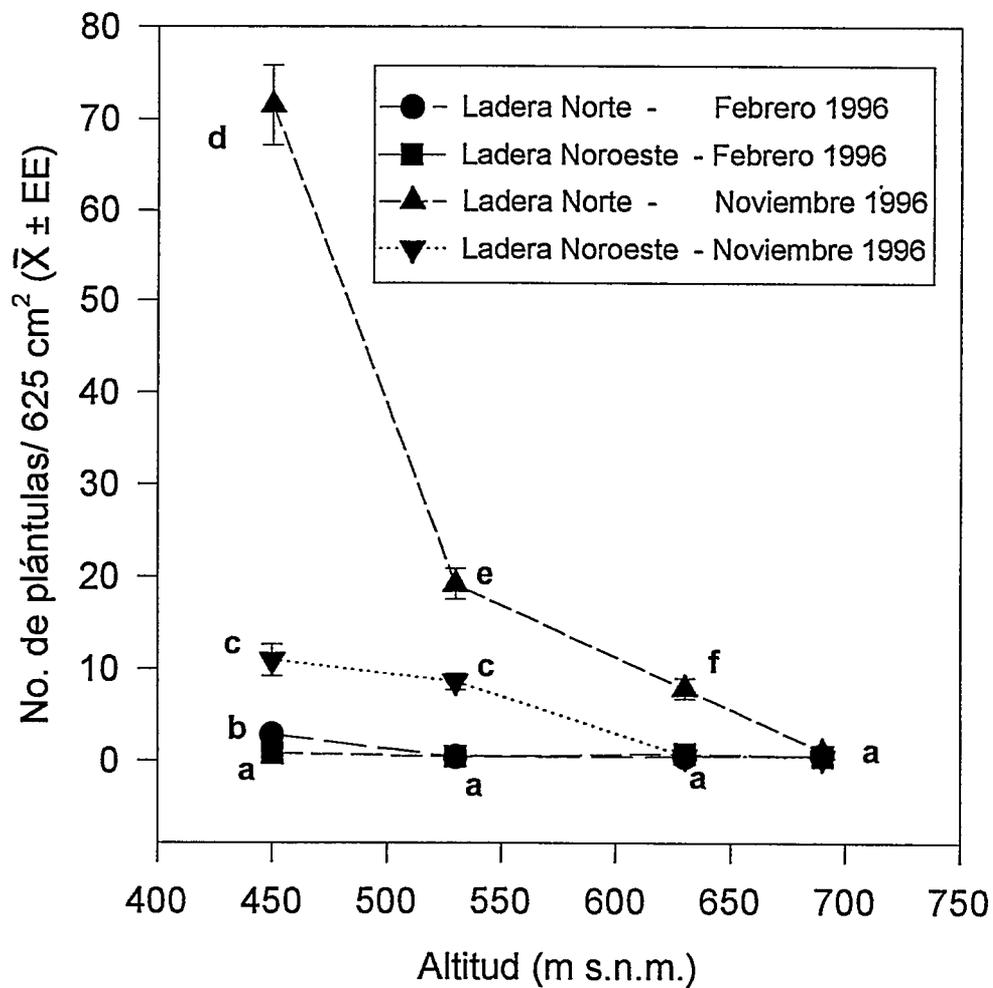


Fig. 20: Densidad de plántulas de lenga en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Diferentes letras indican diferencias a $P < 0,01$ (pruebas de Kruskal-Wallis/ LSD de Fisher) entre altitudes y fechas.

625 cm². Ambas tendencias de disminución hacia el LAS fueron significativas ($H = 195$ y $H = 269$, $P \lll 0,005$; 3 g.l., para la Ladera Noroeste y la Norte, respectivamente). Esta declinación en la densidad absoluta de plántulas era predecible de la menor lluvia de frutos al aumentar la altitud ocurrida en la Ladera Norte en 1996 (Fig. 17). Sin embargo, la variación altitudinal en la densidad de plántulas fue mucho mayor que la variación en la lluvia de frutos, debido a los cuellos de botella que se intensificaron con la altitud: porcentaje de frutos con semilla, de viabilidad de las semillas y de emergencia de las plántulas (secciones III.1 y III.4). Esto ocasionó que la densidad de plántulas ubicadas a 690 m fuera mucho menor que la de aquéllas que crecían a 450 m.

Estos muestreos poseen la importancia de un experimento natural de regeneración, ya que 1996 fue un año de alta semillación y, por lo tanto, podría constituirse en un año óptimo para el reclutamiento de plántulas. Sin embargo, esto solamente ocurrió a bajas altitudes, según se puede apreciar en la Fig. 20. En el nivel adyacente al LAS, no existió ningún reclutamiento significativo. Al comparar la contribución porcentual del banco de plántulas nuevas antes y después del gran evento de semillación de 1996 (Tabla 9), se puede apreciar con mayor claridad aún que en el nivel vecino al LAS predominaban plántulas de más de un año: entre 89 y 100% antes de la dispersión, entre 74 y 80% después de la dispersión. En los niveles inferiores, en cambio, la casi totalidad del banco de plántulas quedó constituido por individuos recién emergidos (93 a 99%).

Cabe notar que el límite de las plántulas de lenga no coincide con el límite arbóreo, ya que se encontraron plántulas más allá del LAS (Fig. 21). Su densidad declinó exponencialmente a medida que aumentaba la distancia al LAS, comenzando en 66 y 68 plán-

Tabla 9. Representación porcentual de plántulas de lenga de la temporada con respecto al tamaño total del banco de plántulas antes y después de la temporada de dispersión natural de semillas de 1996. Cerro Balseiro, Tierra del Fuego.

Altitud (m s.n.m)	Fecha del muestreo	
	Febrero 1996	Noviembre 1996
Ladera Norte		
450	2,5	99,2
530	0,0	98,9
630	9,0	91,7
690	10,7	26,0*
Ladera Noroeste		
450	0,0	93,1
530	0,0	96,2
630	1,4	65,3
690	0,0	20,5

* Valor de Febrero de 1997, mes en el que se registró la máxima densidad de plántulas nuevas en este sitio

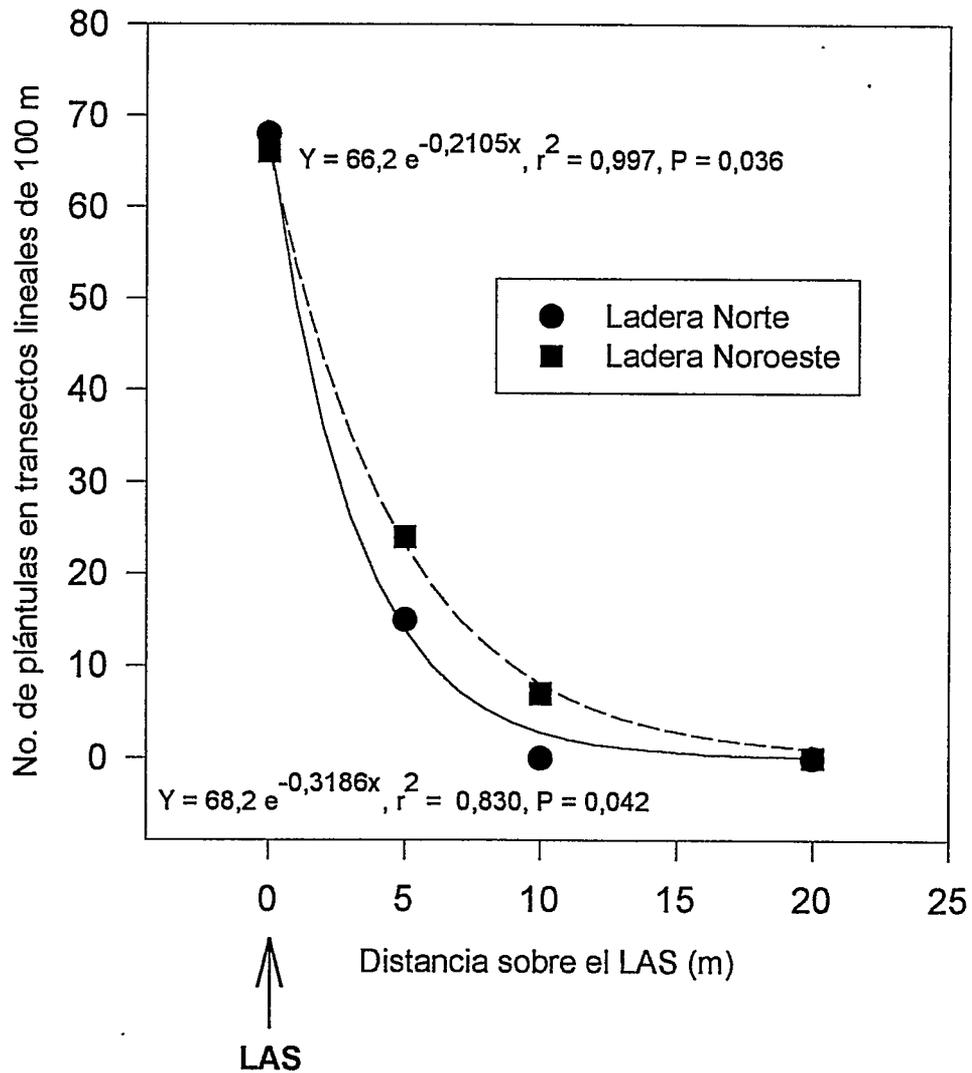


Fig. 21: Densidad de plántulas de lenga sobre el límite arbóreo superior (LAS) del cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Fecha del muestreo: Abril de 1997. Se indican las ecuaciones de las curvas, los coeficientes de determinación y su significancia.

tulas en cada transecto de 100 m (Ladera Noroeste y Norte, respectivamente) y terminando en cero. En la Ladera Norte el límite de las plántulas se encuentra entre 5 y 10 m del LAS, mientras que en la Ladera Noroeste está entre 10 y 20 m.

III.6. Supervivencia de las plántulas

La Tabla 10 muestra los resultados de la supervivencia de las plántulas (no trasplantadas) en función de la altitud dentro del bosque, tanto bajo dosel como bajo claro. Luego de nueve meses de evaluación bajo dosel y siete bajo claro, la supervivencia fluctuó entre 57,3 y 87,7% (Ladera Noroeste), y entre 73,5 y 88,3% (Ladera Norte) con respecto a la densidad inicial de plántulas (100%). Doce meses (bajo dosel) y 10 meses (bajo claro) después de iniciado el experimento, los valores oscilaron entre 42,1 y 84,5% (Ladera Noroeste) y entre 51,0 y 82,9% (Ladera Norte). En la mayoría de los casos no se detectó diferencia altitudinal significativa ($P > 0,17$ en seis de las ocho situaciones de la Tabla 10, prueba de Kruskal-Wallis). Las excepciones fueron bajo dosel en Noviembre de 1997 ($H = 19,4$) y en Abril de 1998 ($H = 14,2$) en la Ladera Norte, en ambos casos con 3 g.l. y $P \ll 0,005$. Según lo anterior, el nivel adyacente al LAS exhibió una mayor supervivencia de plántulas que los niveles inferiores dentro del bosque. Es decir, en estos dos casos ocurrió lo contrario a lo que predice la Hipótesis A.

Por otro lado, la evaluación de la supervivencia de las plántulas trasplantadas informa que existen claras diferencias entre los distintos lugares de destino ($H = 24,5; 46,5;$

Tabla 10. Supervivencia de plántulas de lenga a distintas altitudes dentro del bosque en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Los resultados se expresan como porcentajes (media \pm EE) con respecto al número inicial de plántulas en cada parcela. Entre paréntesis el número de parcelas muestreadas. Las plántulas fueron marcadas en Febrero de 1997 (bajo dosel) y en Abril de 1997 (bajo claro).

Altitud (m s.n.m.)	Ladera Norte		Ladera Noroeste	
	Bajo claro	Bajo dosel	Bajo claro	Bajo dosel
Noviembre 1997				
450	88,0 \pm 7,3 a* (5)	76,7 \pm 5,4 a (5)	75,5 \pm 7,9 a (6)	77,4 \pm 4,1 a (5)
530	79,4 \pm 6,9 a (4)	73,5 \pm 6,5 a (5)	57,3 \pm 6,3 a (7)	67,1 \pm 7,5 a (5)
630	----**	81,0 \pm 1,6 a (5)	70,5 \pm 3,7 a (6)	87,7 \pm 7,4 a (6)
690	----	88,3 \pm 4,2 b (45)	----	68,9 \pm 7,0 a (45)
Febrero 1998				
450	71,9 \pm 8,5 a (5)	51,0 \pm 4,5 a (5)	56,4 \pm 7,1 a (6)	54,5 \pm 8,2 a (5)
530	51,3 \pm 9,3 a (4)	56,5 \pm 6,7 a (5)	42,1 \pm 5,7 a (7)	53,1 \pm 5,0 a (5)
630	----	65,1 \pm 5,7 a (5)	51,7 \pm 4,9 a (6)	84,5 \pm 9,5 a (6)
690	----	82,9 \pm 5,1 b (43)	----	62,8 \pm 7,5 a (42)

* Diferentes letras indican diferencias a $P < 0,05$ (pruebas de Kruskal-Wallis/LSD de Fisher), solamente para comparaciones altitudinales con fecha, ambiente (claro/dosel) y ladera constante

** Donde no hay datos es por la ausencia de claros

37,9 y 34,1; todas las $P \ll 0,005$; 3 g.l., para Noviembre de 1996, Febrero de 1997, Noviembre de 1997 y Febrero de 1998, respectivamente). Los rangos de sobrevivencia promedio fueron los siguientes (Fig. 22): Noviembre de 1996: 86,0 a 63,1%; Febrero de 1997: 51,2 a 14,6%; Noviembre de 1997: 37,2 a 8,8%; Febrero de 1998: 33,1 a 5,9%. La Fig. 22 muestra que la sobrevivencia de las plántulas fue menor en la zona alpina (sitios +7 y +14 m) que en el interior del bosque (sitio -10 m) y en el LAS (sitio 0). Esta tendencia se acentuó con el paso del tiempo desde el momento del trasplante. A partir de Febrero de 1997, el LAS mostró una mayor sobrevivencia de plántulas que los sitios ubicados 10 m hacia su interior, aunque esta diferencia alcanzó a ser significativa solamente a partir de Noviembre de 1997. Nótese que la mayor mortalidad absoluta ocurrió en los tres meses siguientes al trasplante (Fig. 22). Durante el invierno la variación fue mucho menor, al igual que durante el segundo verano después del trasplante. Como el experimento de sobrevivencia de plántulas (no trasplantadas) dentro del bosque se instaló entre Febrero y Abril de 1997, luego de esos tres meses estivales que produjeron una mortalidad notable, las diferencias altitudinales esperadas probablemente fueron atenuadas por la instalación tardía, provocando que no fueran detectadas en la mayoría de los casos.

Dado que el intervalo entre censos no fue constante, la variación temporal de la mortalidad puede ser apreciada de mejor forma a través del parámetro demográfico q_x (mortalidad específica) (Tabla 11). Este parámetro expresa la mortalidad entre dos momentos de censo proporcionalmente al número de individuos vivos al comienzo del período sobre el cual se estima la mortalidad. En la Tabla 11 el valor de q_x se ha dividido

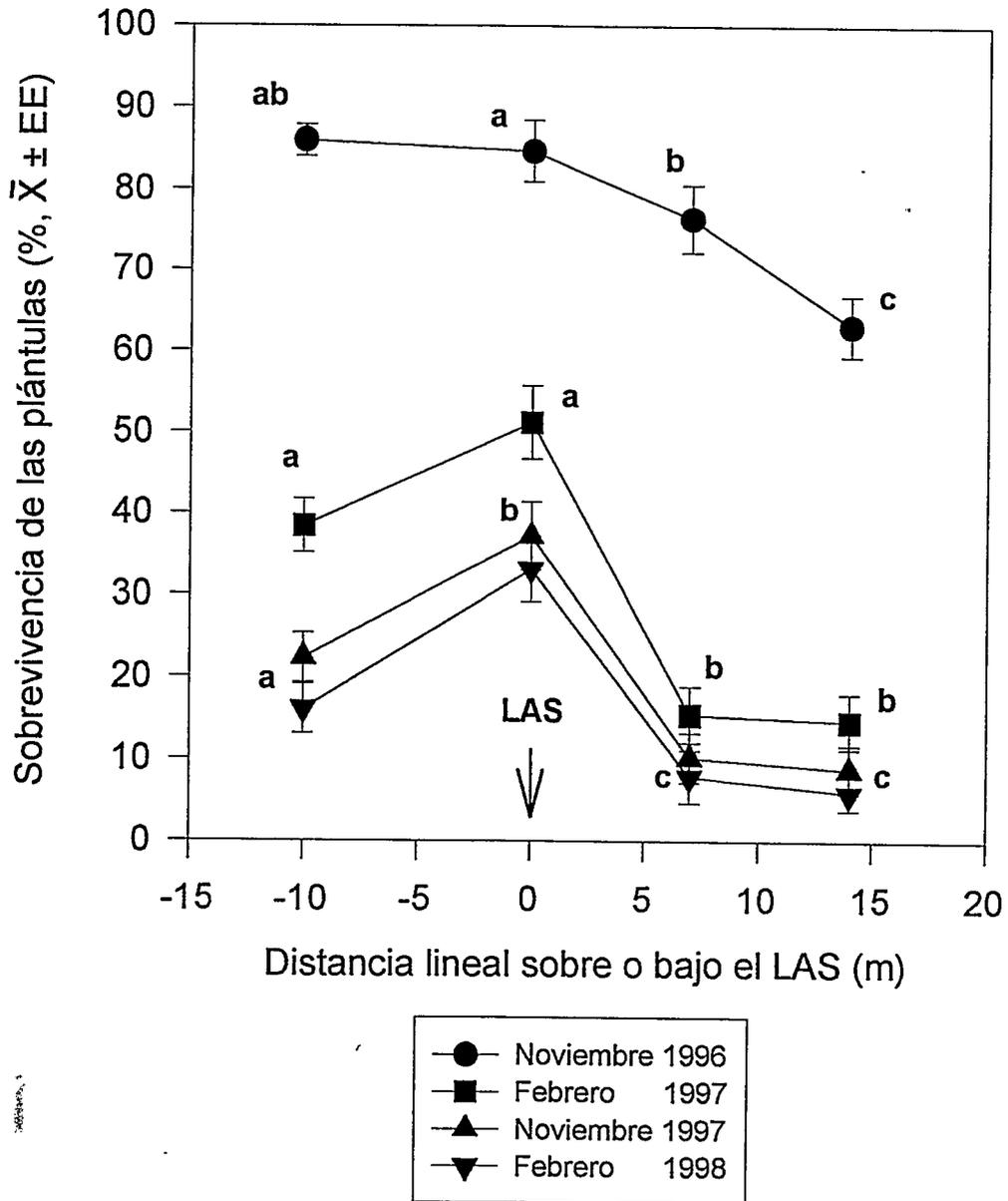


Fig. 22: Sobrevivencia de plántulas trasplantadas desde el nivel 630 m a las cercanías del límite arbóreo superior. Diferentes letras indican diferencias a $P < 0,05$ (prueba LSD de Fisher), solamente para comparaciones dentro de cada fecha.

Tabla 11. Mortalidad específica diaria (qx) de las plántulas de lenga trasplantadas desde 630 m s.n.m. hacia diversos sitios de destino en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. La mortalidad se expresa como la proporción de individuos que murieron entre dos censos consecutivos con respecto al número de individuos al inicio del período sobre el cual se estima la mortalidad. Los valores de qx han sido divididos por el número de días entre las fechas de muestreo para expresarlos sobre una base diaria. La media y EE de qx han sido multiplicados por 1000 para mayor claridad.

Fecha del censo	Sitio del trasplante*			
	-10 m	0 m	+7 m	+14 m
Noviembre 1996	17 ± 2,4 a**	19 ± 4,6 a	29 ± 5,2 a	46 ± 4,6 a
Febrero 1997	5 ± 0,3 a	4 ± 0,4 a	8 ± 0,4 b	8 ± 0,4 b
Noviembre 1997	2 ± 0,2 b	1 ± 0,2 b	2 ± 0,3 c	2 ± 0,4 c
Febrero 1998	4 ± 0,7 b	2 ± 0,6 b	4 ± 1,0 c	4 ± 0,9 c

*: El metro 0 corresponde al límite arbóreo superior. Las otras distancias lineales fueron medidas desde este lugar hacia el bosque (-10 m) o hacia la zona alpina (+7 y +14 m).

** : Diferentes letras indican diferencias significativas a $P < 0,01$ (prueba de Diferencia Significativa Mínima de Fisher). Solamente comparaciones intrasitio.

por el número de días del período, de modo que permite comparar la mortalidad en lapsos de tiempo diferentes. Según esta tabla, la mayor mortalidad específica ocurrió en los ocho días que siguieron al trasplante, probablemente a causa de esta operación. En los sitios ubicados fuera del bosque (+7 y +14), esta mortalidad fue significativamente mayor que en todos los otros períodos de muestreo. En los sitios -10 y 0 m en Noviembre de 1996, q_x no mostró diferencias con respecto al valor del verano siguiente (Noviembre 1996- Febrero 1997), en donde se verificó la segunda mortalidad más intensa de todo el lapso evaluado. En los períodos de invierno de 1997 y verano de 1998 se verificó la menor mortalidad específica en todos los sitios considerados. En síntesis, tomando como base las cuatro fechas del censo, la mayor mortalidad ocurrió en el verano de 1997, mientras que sobre una base diaria la mayor mortalidad aconteció en los ocho días que siguieron al trasplante (Noviembre de 1996).

En resumen, los resultados de sobrevivencia *no* respaldan un escenario de menor sobrevivencia de plántulas al aumentar la altitud dentro del bosque (Hipótesis A), lo que sí ocurre cuando las plántulas crecen en la zona alpina, tal como se preveía en la Hipótesis B. La mayor sobrevivencia en el borde del bosque es otro resultado inesperado, asunto que será discutido en la sección IV.6.

III.7. Estructuras de edades de las plántulas

Las plántulas de lenga encontradas en el cerro Balseiro tenían entre < 1 y ca. 42 años en 1996, es decir, se establecieron entre 1995 y ca. 1954 (Fig. 23). Se juntaron los

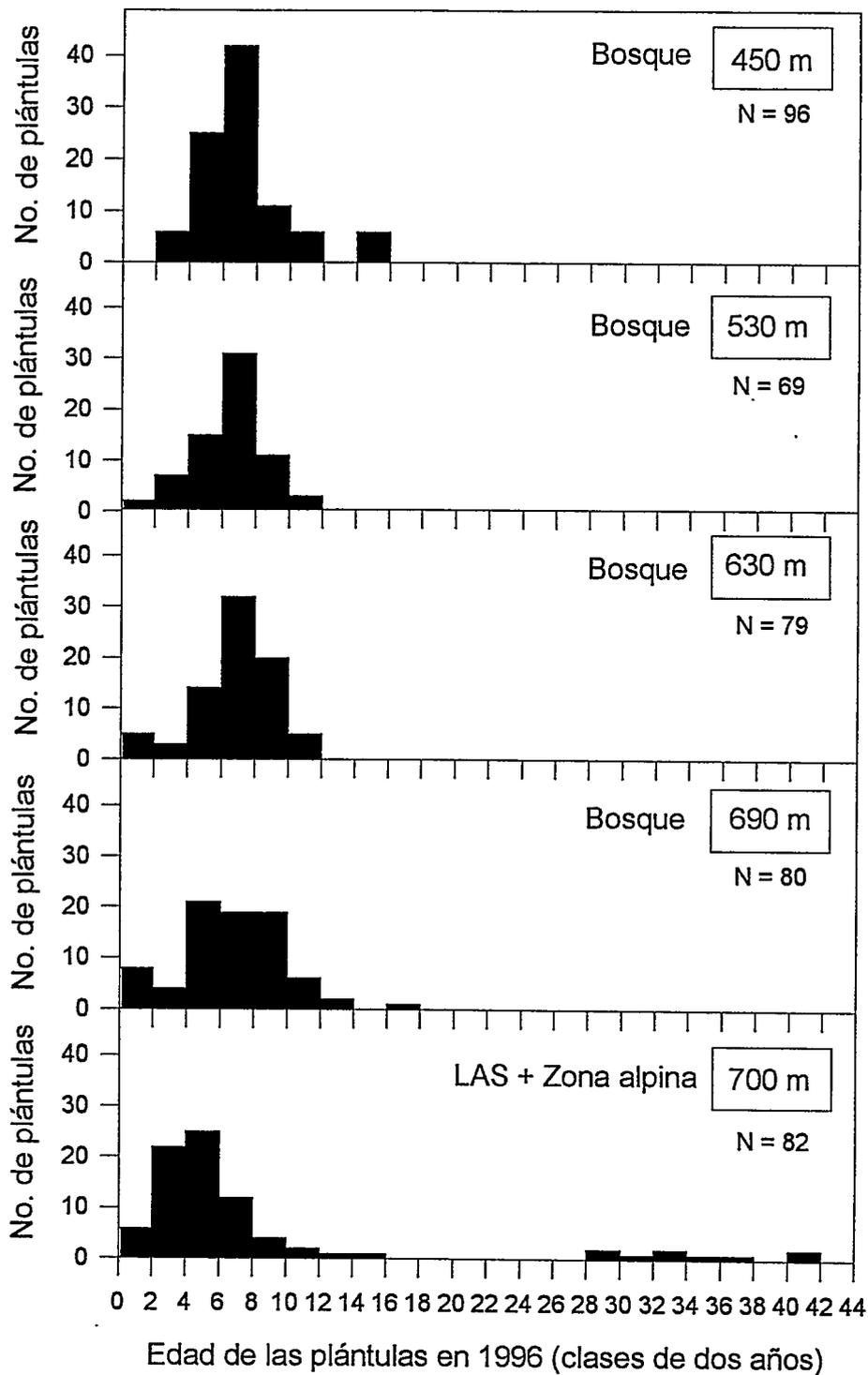


Fig. 23: Estructuras de edades de las plántulas de lenga en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. El muestreo se realizó en Febrero de 1996 (bosque) o en Abril de 1998 (LAS + zona alpina). N = tamaño muestral, LAS = límite arbóreo superior.

datos correspondientes a una misma altitud, dado que no existieron diferencias significativas entre ambos lados de la quebrada (ANDEVA de dos vías no paramétrico: $H_{\text{ladera}} = 0,2$; $P > 0,5$; 1 g.l., $H_{\text{ladera} \times \text{altitud}} = 10,0$; 5 g.l., $P > 0,05$). Las distribuciones de edad son coetáneas, con una moda en la clase de edad > 6 años y ≤ 8 (1988 y 1989) en los sitios dentro del bosque. En el caso de las plántulas que se encontraban en el LAS y en la zona alpina, la moda de establecimiento se verificó entre 4 y 6 años antes de 1996 (1990-1991). La mayor dispersión de los datos correspondió a este sector ($DE = 9,6$ años). En el muestreo llevado a cabo en esta zona en Abril de 1998 se descubrió una sola plántula originada en 1996.

Se encontraron diferencias altitudinales en la edad media de las plántulas (ANDEVA de dos vías no paramétrico: $H_{\text{altitud}} = 15,4$; $P < 0,01$; 5 g.l.). Dentro del bosque la edad media de las plántulas fue de ca. siete años, no variando altitudinalmente, mientras que en el LAS y en la zona alpina fue de casi nueve años. Este valor fue significativamente mayor con respecto al registrado dentro del bosque ($P < 0,05$; prueba LSD de Fisher). Esta diferencia fue ocasionada por las plántulas de más de 30 años encontradas en la zona alpina (Fig. 23).

III. 8. Estructuras de edades de los adultos

Los árboles adultos fechados completamente tenían entre 49 y 377 años en 1996 (Fig. 24). El árbol más joven se encontraba en la Ladera Norte del nivel 450 m, mientras que el árbol más antiguo perteneció a ese mismo nivel, Ladera Noroeste, habiéndose es-

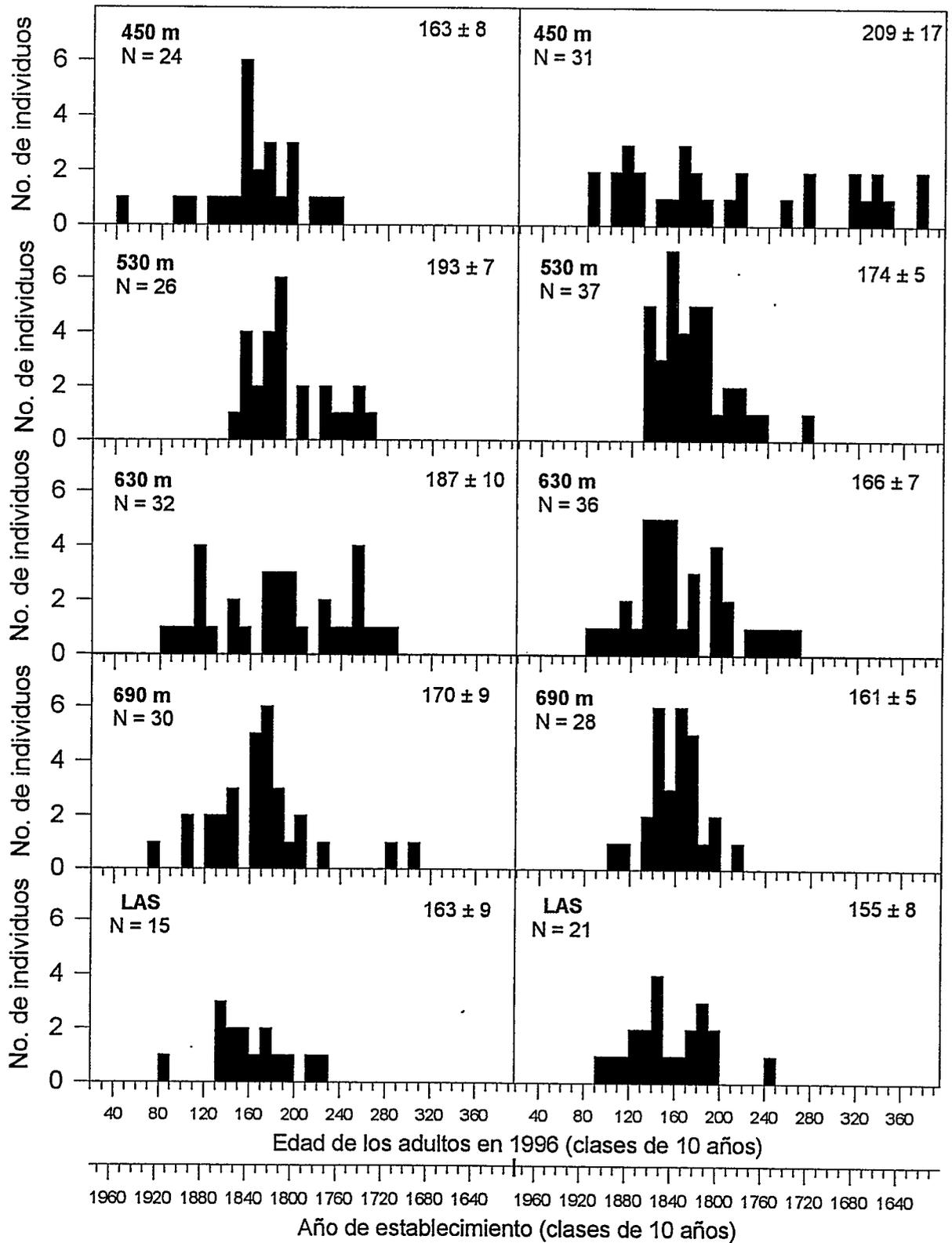


Fig. 24: Estructuras de edades de los individuos adultos de *Nothofagus pumilio* en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Se indica la edad media \pm EE de los árboles completamente fechados, así como el tamaño muestral (N). LAS = límite arbóreo superior.

tablecido alrededor de 1620. Las estructuras de edades de los árboles adultos muestran en la mayoría de los casos patrones similares de establecimiento episódico, cuyos máximos ocurrieron entre 1810 y 1860 dependiendo del sitio (Fig. 24). No se observó establecimiento en las últimas décadas, entre el período registrado para las plántulas de lenga dentro del bosque (1995- 1979, Fig. 23) y ca. 50 años antes de 1996 (Fig. 24). Una excepción a este patrón son las plántulas halladas a 700 m (LAS + zona alpina), algunas de las cuales se establecieron entre 1954 y 1966 (Fig. 23). Sin embargo, su abundancia es tan escasa que se puede decir que el período 1920-1980 fue de exiguuo reclutamiento en el cerro Balseiro. Probablemente esto explique, al menos parcialmente, la gran escasez de juveniles, tanto en las laderas de estudio, como en todo el bosque del cerro Balseiro y en el sector Vicuña en general. Por tal motivo, no se llevaron a cabo muestreos de la abundancia de este estadio del ciclo de vida de la lenga.

En el LAS, las edades fluctuaron entre 90 y 246 años en 1996. Pese a la limitada muestra de la cual se pudieron obtener edades totales, la estructura etaria (Fig. 24) sugiere un máximo de establecimiento simultáneo en comparación con la situación dentro del bosque. Se advierte una ligera tendencia al aumento de la edad media (calculada sólo para los árboles confiablemente fechados) con la altitud decreciente, pero que no alcanza a ser significativa (ANDEVA no paramétrico de dos vías; $H_{\text{altitud}} = 9,2$; $P > 0,05$; 4 g.l.; $H_{\text{ladera}} = 3,0$; $P > 0,5$; 1 g.l.; $H_{\text{interacción}} = 6,5$; $P > 0,1$; 3 g.l.). El nivel 450 m de la Ladera Norte escapó a la tendencia antes mencionada, lo cual probablemente es un artefacto, debido a que el porcentaje de éxito en el fechado de los árboles en este sector fue el menor de todo

el estudio (47% versus 50 a 80% en los otros sitios), quedando sin datar árboles de diámetro cercano a un metro dada la avanzada pudrición central que los caracterizaba.

Nótese también que la dispersión de las distribuciones de frecuencia fue similar en todos los casos, con la excepción del nivel 450 m, Ladera Noroeste, que además de alcanzar la mayor edad media del estudio, también alcanzó la mayor desviación estándar (93,7 años, CV = 45%).

Por último, en el LAS la edad promedio de los individuos fue de ca. 160 años (Fig. 24). Este dato sumado a la ausencia de restos de árboles muertos más allá del LAS (que harían presumir un nivel altitudinal más elevado del LAS en el pasado) sugiere que este borde ha permanecido estático por un tiempo prolongado. Asimismo, la ausencia de juveniles en las inmediaciones del LAS restringe cualquier ascenso a corto plazo. La estabilidad espacio-temporal del borde es un requerimiento importante al momento de formular interrogantes acerca de los factores que determinan el LAS (ver sección IV.8).

III.9. Dinámica de la población

Las Figs. 25 a la 29 muestran un resumen de los resultados obtenidos en forma de pirámides que ilustran la variación en la abundancia de los distintos estadios de las cohortes que potencialmente reclutarían entre 1996 y 1998. Se puede apreciar que a medida que progresa el ciclo de vida, las diferencias entre los niveles inferiores y el nivel adyacente al LAS se van ampliando. Por ejemplo, el cociente entre la lluvia total de frutos de los extremos del gradiente en 1996 (Fig. 25) fue de sólo 1,5 veces, se amplió a

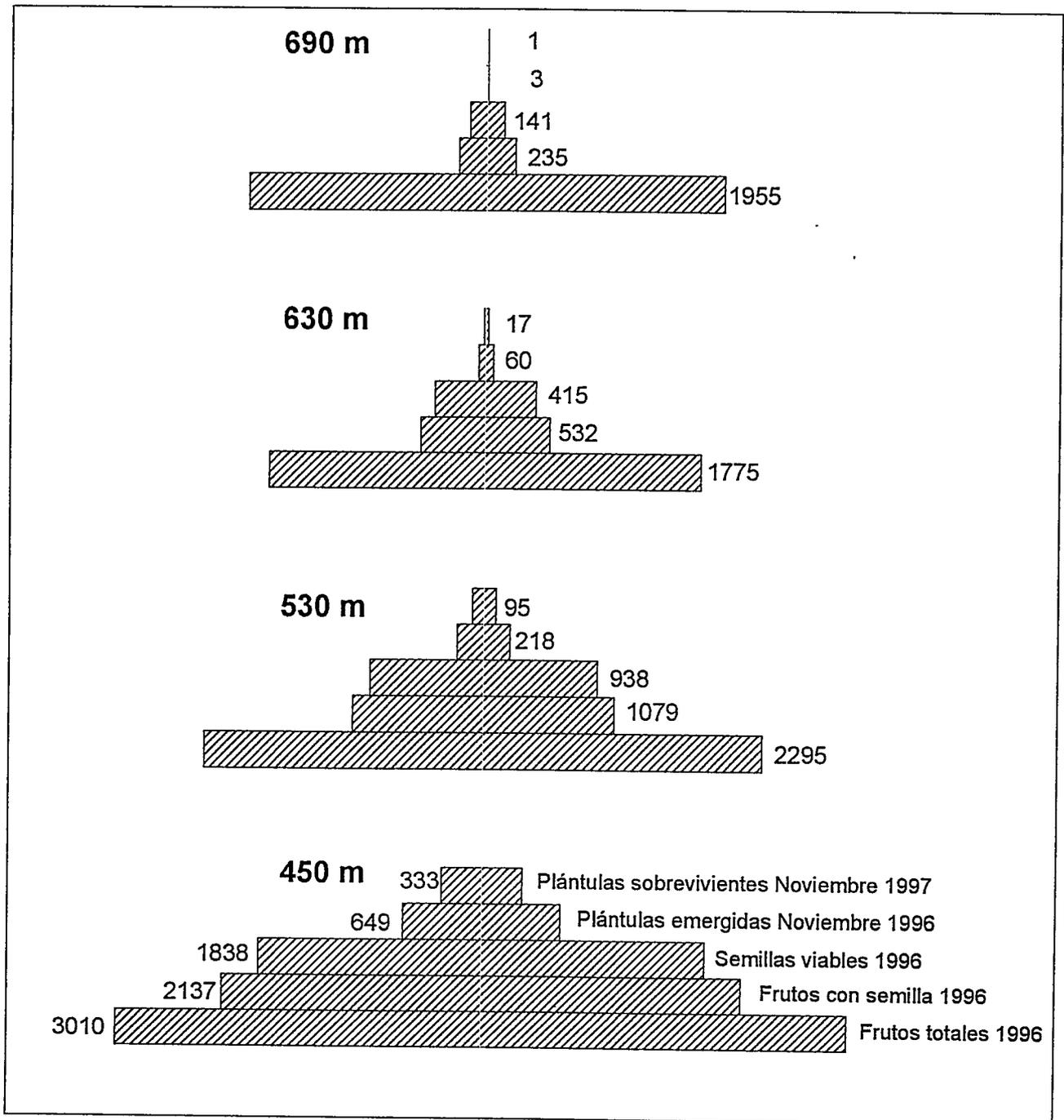


Fig. 25: Dinámica de cinco estadios del ciclo de vida de *Nothofagus pumilio* dentro del bosque en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Los números corresponden a densidades por m^2 para la temporada 1996- 1997.

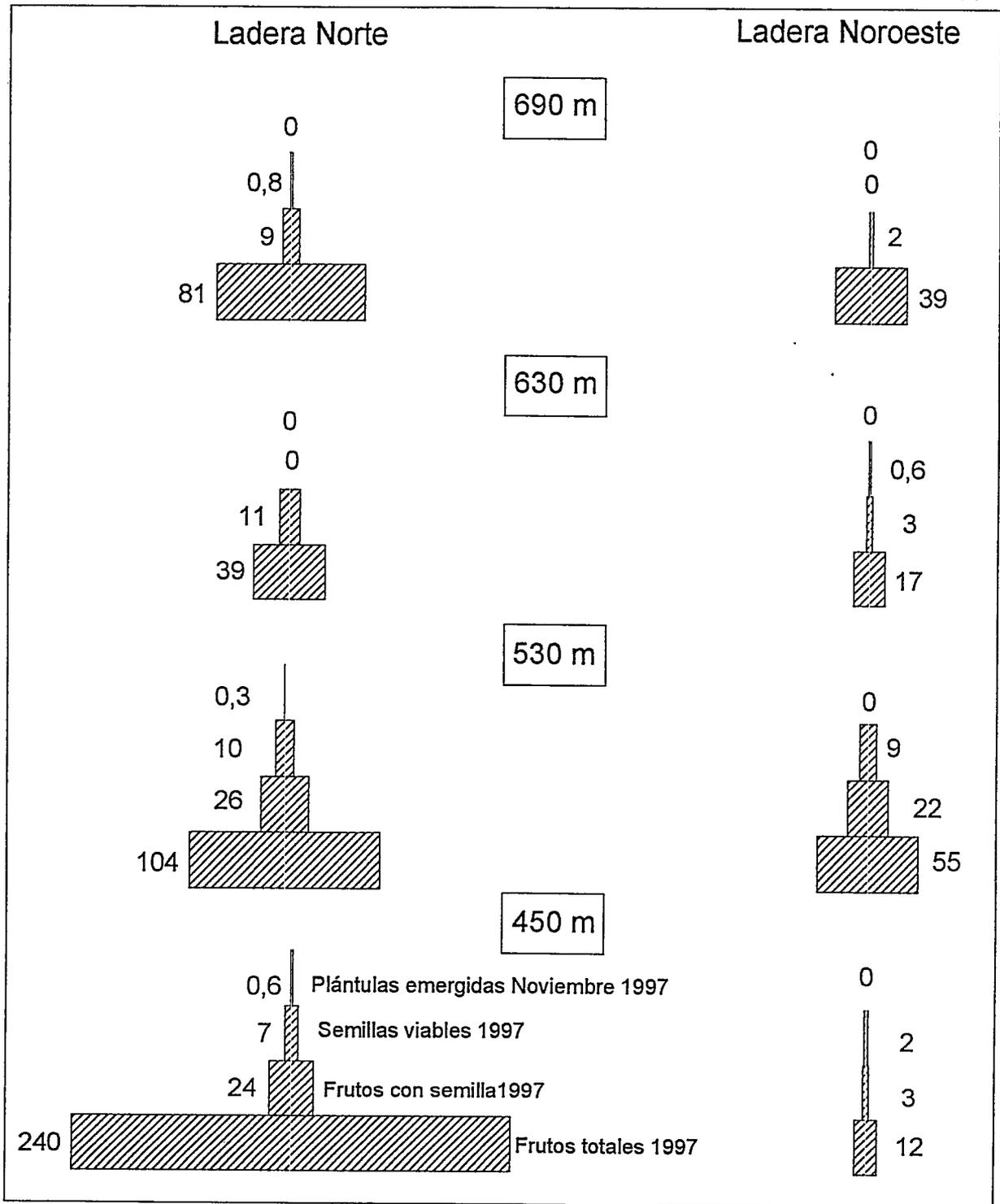


Fig. 26: Dinámica de cuatro estadios del ciclo de vida de *Nothofagus pumilio* dentro del bosque en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Los números corresponden a densidades por m^2 para la temporada 1997.

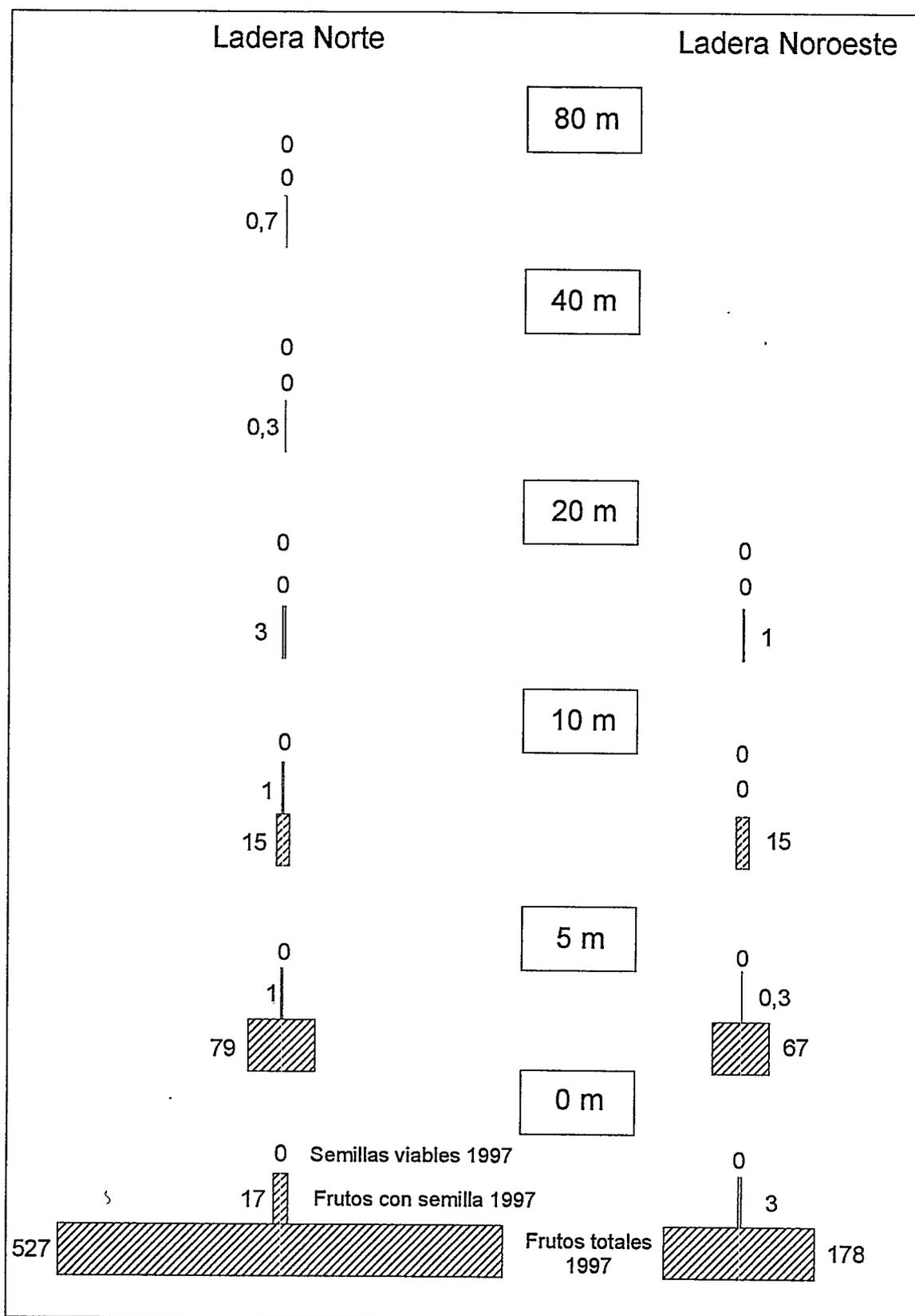


Fig. 27: Dinámica de tres estadios del ciclo de vida de *Nothofagus pumilio* sobre el límite arbóreo superior (0 m) en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Los valores son densidades por m^2 para la dispersión de 1997.

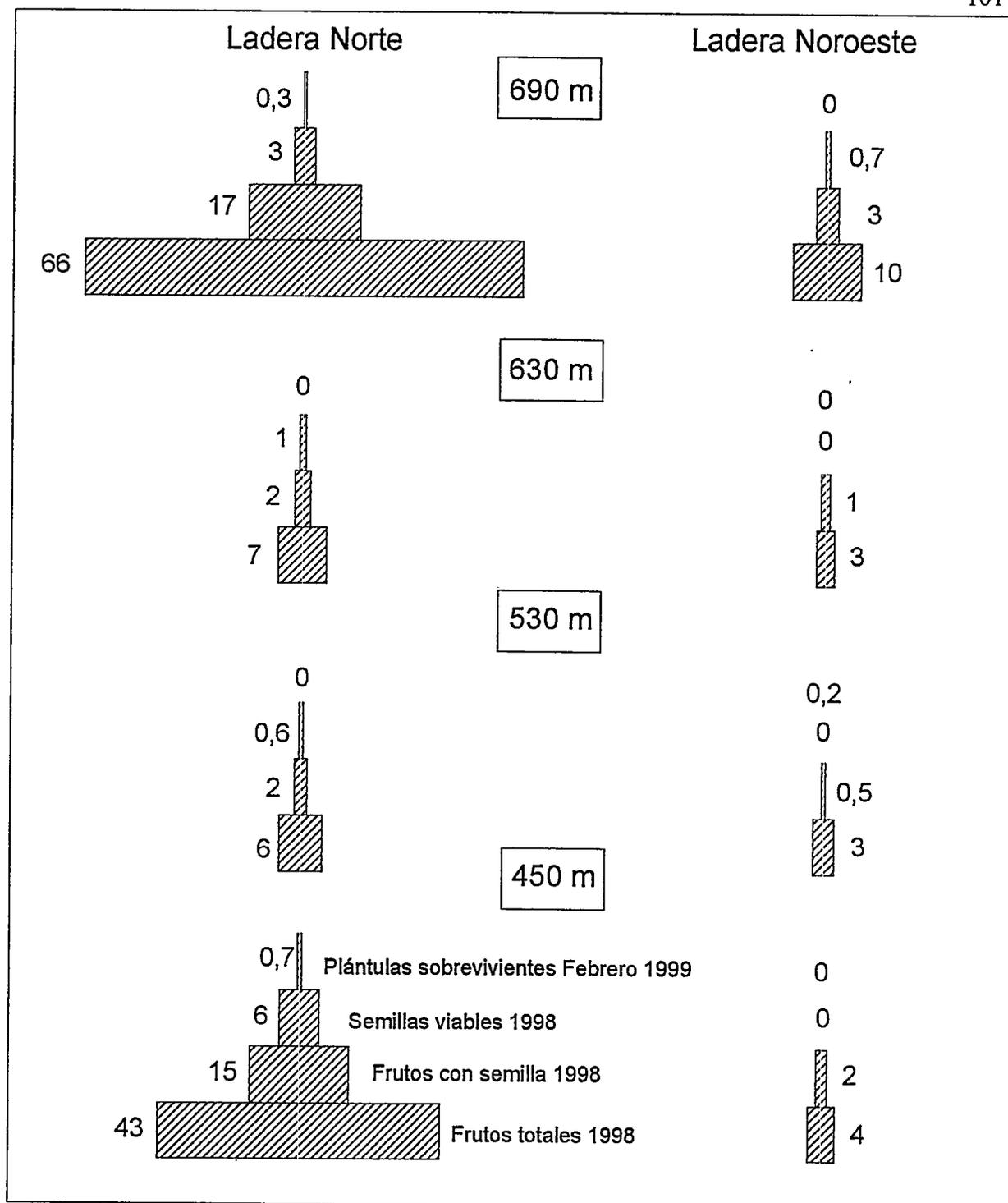


Fig. 28: Dinámica de cuatro estadios del ciclo de vida de *Nothofagus pumilio* dentro del bosque en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Los números corresponden a densidades por m^2 para la temporada 1998-1999.

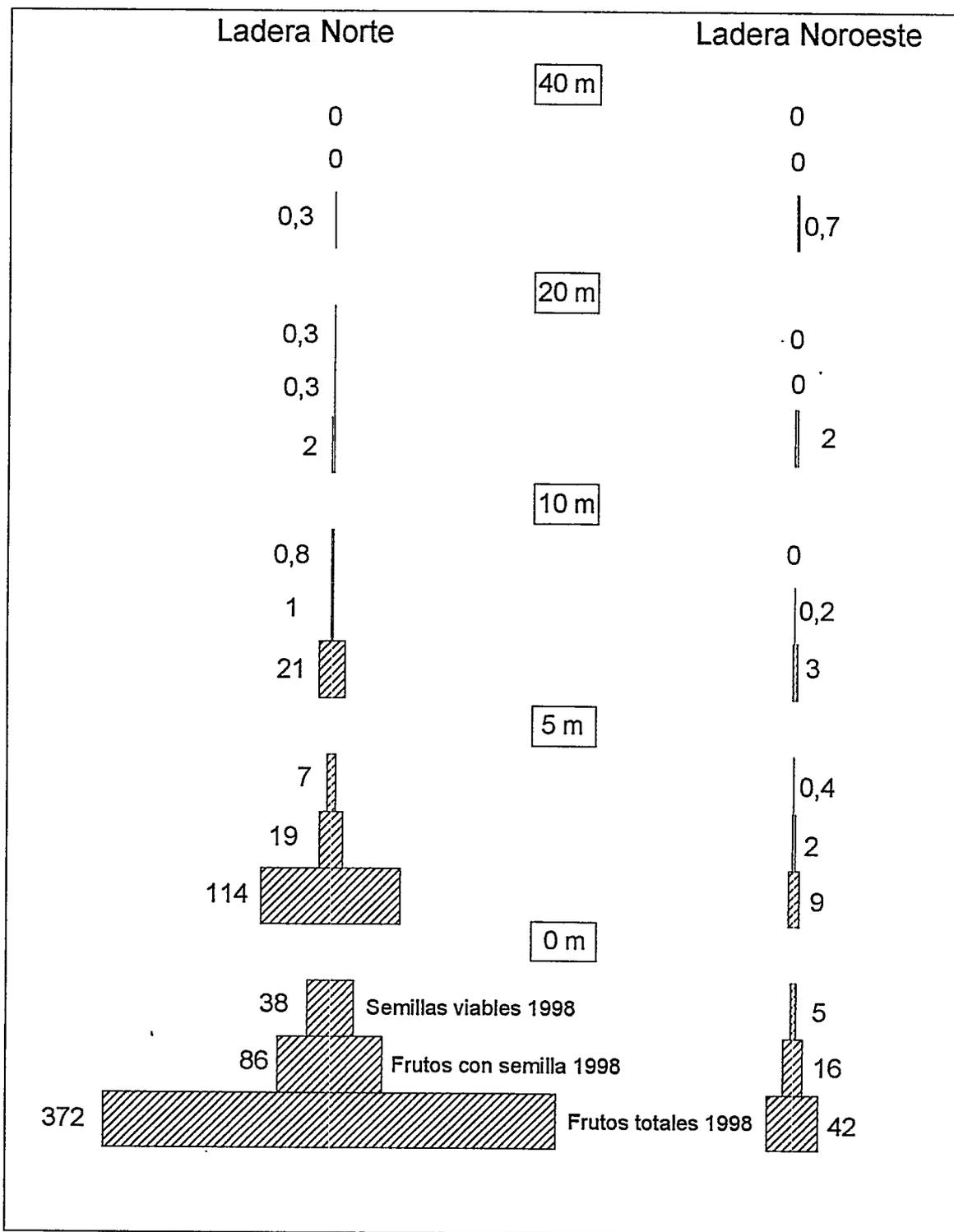


Fig. 29: Dinámica de tres estadios del ciclo de vida de *Nothofagus pumilio* sobre el límite arbóreo superior (0 m) en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Los valores son densidades por m² para la dispersión de 1998.

9 veces al considerar los frutos con semilla, a 13 veces al considerar las semillas viables, a 216 veces al tomar en cuenta la emergencia de plántulas y a 333 veces un año después de la emergencia. En años de baja producción de semillas tales como 1997 (Fig. 26), las discrepancias entre los extremos del gradiente fueron menores, pero cualitativamente siguieron el mismo patrón que en 1996. Aunque no en todos los casos la abundancia inicial de individuos (frutos totales) fue mayor a 450 m que a 690 m, la situación se revirtió con el avance en el ciclo de vida, como se aprecia en 1997 y 1998 (Figs. 26 y 28). Por último, en las Figs. 27 y 29 se muestra la dinámica de la población más allá del LAS. En 1997, ya se ha alcanzado el "punto muerto" demográfico antes de llegar al LAS (Fig. 26); en 1998 esto ocurrió a 40 m sobre él en la Ladera Norte y a 10 m en la Ladera Noroeste, solamente considerando los tres primeros estadios del ciclo (Fig. 29). Es muy probable que esto suceda mucho más cerca del LAS si se considerase la emergencia de las plántulas, como se vio en el experimento correspondiente (Fig. 19). Debe tomarse en cuenta que en esta tesis se ha evaluado un período muy corto del ciclo de vida de la lenga (tres años). Como resta un tiempo prolongado para que se alcance el estadio de adulto, debieran continuar ocurriendo cuellos de botella adicionales, que harían diverger aún más las probabilidades de establecimiento de los adultos de los extremos del gradiente altitudinal. Esto solamente podría ser verificado a través de estudios a largo plazo.

Según se desprende de las Figs. 25 a la 29, entre los cuellos de botella evaluados los de mayor intensidad se presentaron en la transición desde los frutos totales a los frutos con semilla y en el proceso de emergencia de las plántulas. Al considerar todos los años, laderas y altitudes como una sola muestra, el primer cuello de botella ocasionó que

en promedio el 18% de los frutos dispersados estuviera dotado de semilla. El promedio de emergencia de las plántulas con respecto al total de semillas viables dispersadas fue de sólo 8,7 % y, por consiguiente, se constituyó en la principal de las restricciones en la regeneración de la lenga evaluadas en esta tesis.

III.10. Resumen de los resultados

1. La lluvia de frutos de lenga declinó en el gradiente altitudinal dentro del bosque en tres de seis casos, alcanzando el mínimo a 630 m, 60 m bajo el límite arbóreo superior. En los casos restantes hubo escasa o nula variación entre 450 y 630 m.
2. Existió gran variación interanual en la producción de frutos de lenga.
3. El porcentaje de frutos de lenga con semilla declinó con la altitud creciente, a partir de una altitud intermedia, en tres de cinco casos. En un año de muy baja producción no existió tendencia significativa (dos casos).
4. La viabilidad de las semillas de lenga declinó en el gradiente altitudinal sólo en uno de cinco casos, alcanzando el máximo a 450- 530 m. En los casos restantes no hubo tendencia significativa.
5. Las semillas de lenga producidas cerca del LAS (690 m) fueron mucho más livianas que las producidas en los sectores bajos del bosque.
6. La lluvia de frutos de lenga fue máxima en el borde del bosque (LAS).
7. La dispersión de los frutos de lenga más allá del LAS siguió una curva exponencial negativa, concentrándose en los 20 m adyacentes al LAS.

8. No existió ninguna relación clara entre la calidad de los frutos y semillas de lenga dispersados hacia la zona alpina y su distancia al LAS.
9. En tres de ocho casos, la calidad de los propágulos de lenga dispersados en el LAS y en la zona alpina fue menor con respecto a los máximos de calidad registrados dentro del bosque. Los casos restantes no mostraron diferenciación alguna.
10. *Nothofagus pumilio* no formó banco de semillas persistente, aunque sí un banco transitorio. Las semillas que se enterraron en la zona alpina pueden mantenerse viables por un período de tiempo más prolongado que las que se enterraron dentro del bosque.
11. La emergencia de plántulas de lenga dentro del bosque declinó notablemente con la altitud creciente.
12. La emergencia de plántulas de lenga resultantes de la siembra experimental dentro del bosque (nivel 690 m) fue mucho mayor que la emergencia correspondiente a la siembra a 740 m (zona alpina). No hubo efecto de la masa de las semillas en la probabilidad de emergencia.
13. La densidad de plántulas de lenga declinó con la altitud creciente, alcanzando una distancia máxima sobre el LAS de 10-20 m.
14. En el año de buena producción de frutos (1996), el reclutamiento de plántulas de lenga fue mucho mayor en los niveles altitudinales inferiores del bosque que en las cercanías del LAS.
15. En seis de ocho casos, no existió ninguna relación significativa entre la sobrevivencia de las plántulas de lenga dentro del bosque y la altitud en que se encontraban. Solamente en un par de casos se constató una relación directa.

16. La sobrevivencia de las plántulas de lenga trasplantadas a las cercanías del LAS fue significativamente mayor en el borde del bosque, seguida por el interior y, en último lugar, la zona alpina. La mayor mortalidad específica diaria se produjo en los ocho días que siguieron al trasplante.
17. La lenga regenera episódicamente en ciclos de siete a ocho años. A largo plazo, hubo un máximo de establecimiento entre 1810 y 1860. Las plántulas más antiguas encontradas tenían 42 años, mientras que el adulto más viejo tenía 377 años.
18. Dentro de los cuellos de botella evaluados, los más intensos ocurren en el proceso de emergencia de las plántulas y en la transición entre los frutos totales y los frutos con semilla.

IV. DISCUSIÓN

IV.1. Producción de frutos y semillas

La lluvia de frutos de lenga varió altitudinalmente, pero no en todos los casos se observó el mismo patrón. La Ladera Norte exhibió una clara disminución con la altitud creciente durante los tres años del estudio. La Ladera Noroeste, en cambio, solamente mostró una débil variación en 1997. En general, el mínimo se alcanzó en el nivel 630 m para luego volver a aumentar hacia el LAS (asunto discutido en detalle en la sección IV.2). Éste es un hallazgo inesperado, ya que el modelo de la Fig. 6 predice una disminución continua a partir de una altitud intermedia, tal como ocurre en *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides* (Wardle 1970, Allen y Platt 1990), en *N. menziesii* (Manson 1974), en los tres casos en Nueva Zelanda; en *Picea abies* en Suiza (Fischer y col. 1959, Kuoch 1965); en *P. engelmannii* (Wardle 1981) y en *P. mariana* (Black y Bliss 1980), en ambos casos en Norteamérica. Szeicz y MacDonald (1995) reportaron una tendencia similar a la de aquellos autores, pero expresada sobre la base del porcentaje de árboles de *Picea glauca*, mayores de 40 años, que poseen conos. Por otro lado, Woodward (1986) encontró que el número de frutos por tallo en el arbusto *Vaccinium myrtillus* también declinaba altitudinalmente.

El porcentaje de frutos con semilla mostró una declinación altitudinal en tres de cinco situaciones, exhibiendo los máximos a 450 m en 1996 y a niveles intermedios (530-630 m) en 1997. Wardle (1970), Manson (1974) y Allen y Platt (1990) llegaron a similar conclusión con las especies antes indicadas, aunque debe aclararse que Allen y Platt (1990) y otros autores del ámbito forestal (ej. Mascareño 1987, Donoso 1993) denominan viabilidad a la variable que en esta tesis se cataloga como porcentaje de frutos con semilla.

La viabilidad de las semillas, determinada con la prueba del cloruro de tetrazolium, exhibió una declinación hacia el LAS sólo en uno de cinco casos. Es difícil discriminar si esto se debe a un efecto de bajo tamaño muestral o a la independencia de la viabilidad con respecto a la altitud donde crecían los árboles que produjeron las semillas. Este fenómeno de disminución altitudinal de la viabilidad ha sido documentado por Barclay y Crawford (1984) en *Sorbus aucuparia* en Escocia. Esta tendencia ha sido observada también en plantas alpinas tales como *Oxyria digyna* (Billings y Mooney 1968).

La masa de las semillas, por su parte, siguió un claro patrón de disminución altitudinal, estando de acuerdo con lo observado por Wardle (1970) en *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides*, por Barclay y Crawford (1984) en *Sorbus aucuparia*, por Holzer (1973) en *Picea abies* en Austria y por Baker (1972) en un estudio a niveles poblacional y comunitario en California para especies de diversas formas de vida. En cambio, Donoso (1979) mostró la tendencia opuesta para *N. obliqua* en la región mediterránea de Chile.

En cuanto a la variación interanual, se han documentado amplias fluctuaciones en la floración (Manson 1974 para *Nothofagus menziesii*) y en la fructificación (Allen y Platt

1990 para *N. solandri*), aumentando la periodicidad a medida que se aproxima el LAS tanto en *Picea abies* (Tschermak 1950) como en *N. solandri* (Wardle 1981). En el caso de la lenga, Mascareño (1987) ha determinado la producción de frutos en Aysén, Chile, entre 1977 y 1986, encontrando que fluctuaba entre $10.537.000 \pm 3.193.693$ y $2.166.700 \pm 605.070$ frutos/ha en Laguna Verde y entre $2.862.500 \pm 946.071$ y 154.200 ± 77.753 frutos/ha en Trapananda. A pesar de que faltan algunos años de información, sus datos sugieren que los máximos se presentan cada siete años. Schmidt y col. (1997), en un estudio similar llevado a cabo en forma continua entre 1981 y 1997 en Magallanes continental, Chile, documentaron máximos en 1982, 1988 y 1996, este último un gran máximo de 16 millones de frutos/ha. Este valor es inferior al registrado en esta tesis en 1996 en la Ladera Norte (25 a 50 millones/ha) y algo superior a la situación en la Ladera Noroeste (9,7 a 14,2 millones/ha). Por lo tanto, la fructificación de 1996 en Tierra del Fuego debe interpretarse como un año excepcionalmente bueno para *N. pumilio* y, por ende, uno de los mejores escenarios para su regeneración en el período 1982- 1998.

El menor número de frutos totales en el nivel 630 m, Ladera Norte, podría obedecer a una menor producción de flores femeninas en ese lugar, debido a que por lo general, pero no siempre, el monto de la fructificación es directamente proporcional al monto de la floración (Manson 1974, Allen y Platt 1990). Existen también casos en que un año de floración prolífica es seguido por una fructificación exigua, debido a la pérdida de las flores por factores ambientales tales como las heladas o las condiciones lluviosas (Poole 1948, 1965). En segundo lugar, los frutos de lenga vanos incluyen, en principio, a aquellos donde no hubo fertilización, dado el antecedente de desarrollo partenocárpico de los

frutos en los *Nothofagus* neozelandeses (Poole 1950), y a aquéllos cuyas semillas abortaron. Allen & Platt (1990) señalaron que el porcentaje de frutos con semilla refleja en gran medida el éxito de polinización, dependiendo principalmente de la cantidad del polen producido. Por otro lado, se ha demostrado que algunas especies de *Nothofagus* son autoincompatibles (Riveros y col. 1994); si éste fuera el caso también en *N. pumilio*, se puede prever una situación de competencia del polen, es decir, polen que llega a las flores femeninas del mismo individuo que lo produjo, no generando descendencia, pero sí interfiriendo con el polen alóctono que podría ocasionar una fecundación exitosa. De este modo, la partenocarpia en *N. pumilio*, de ocurrir, podría deberse a la escasa cantidad y origen inadecuado del polen que llega a las flores femeninas, así como por las condiciones ambientales desfavorables para que ocurra la movilización de los gametos (p ej. la lluvia).

Como muestran las Figs. 25 a la 29, en la fase de producción de semillas es donde se produce uno de los cuellos de botella críticos en el ciclo de vida de la lenga, el cual es más intenso en las cercanías del LAS que en los niveles inferiores del bosque (Tabla 1). Los datos presentados en esta tesis no permiten discriminar si el fenómeno limitante es la polinización (por las razones antes expuestas) o los recursos destinados a la producción de las semillas, o ambos. El escenario de limitación de recursos es altamente probable, a juzgar por la masa inferior y, en menor medida, la viabilidad de las semillas en el sector alto del bosque, las cuales pueden obedecer a su falta de desarrollo como consecuencia de una corta estación de crecimiento y a las menores tasas de los procesos de captura de energía en comparación con los niveles inferiores (Nather 1958, Baker 1972, Benecke y Nordmeyer 1982, Barclay y Crawford 1984). El resultado anómalo de Donoso (1979) en

semillas de *Nothofagus obliqua* es problemático no sólo en el contexto de los límites arbóreos, sino que también en referencia al factor estrés hídrico, sindicado como un factor que selecciona por semillas de mayor tamaño (Baker 1972). Dado que por lo general la precipitación aumenta con la altitud creciente (Donoso 1993), la masa de las semillas debiera aumentar cuando la altitud decrece, es decir, lo inverso a lo que ocurre según Donoso (1979).

En síntesis, existe un déficit en el rendimiento reproductivo (reproductive output) en las cercanías del LAS, en comparación con lo que ocurre a bajas altitudes. Este déficit se expresa en el porcentaje de frutos con semilla, en la masa de las semillas y en menor medida en el porcentaje de viabilidad de ellas, lo cual hace que el número absoluto de frutos con semilla y de semillas viables decline altitudinalmente (Figs. 25, 26 y 28). La lluvia total de frutos no muestra la tendencia de disminución continua predicha por la Hipótesis A. Las tendencias esperadas se cumplen generalmente en años de alta producción de frutos, mientras que en los de baja producción dejan de ser significativas, presumiblemente debido al bajo tamaño muestral. Los datos presentados están de acuerdo con el modelo de la Fig. 6 con respecto a la existencia de niveles altitudinales intermedios dentro del bosque en que se alcanzan los máximos para las diversas variables estudiadas. Sin embargo, estos máximos no ocurren necesariamente a la misma altitud, existiendo incluso variación interanual en su posición.

IV.2. Dispersión hacia la zona alpina y calidad de los frutos y semillas

En el presente estudio se determinó que en 1996 la dispersión de frutos más allá del LAS fue menor a 50 m en vertical (110 m en distancia lineal), con una producción en la fuente de frutos (LAS) mayor que $249 \pm 18,6$ y $142 \pm 17,4$ en $0,1 \text{ m}^2$ (valores del nivel 690 m, Ladera Norte y Noroeste, respectivamente). En los años de baja producción (1997 y 1998), la casi totalidad de la lluvia de frutos estuvo restringida a los 20 m adyacentes al LAS. El máximo absoluto de dispersión documentado en esta tesis fue de 80 m. Al respecto, Wardle (1985 b) ha reportado que los frutos de *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides* no dispersan más allá de 15 m del LAS en un año de buena producción. Wardle (1984), en cambio, señaló que las nueces de *N. menziesii* llegaron 100 m más allá del borde del bosque, también en un año de buena producción. Se ha sugerido que en casos excepcionales las nueces de los *Nothofagus* pueden viajar distancias aún mayores, hasta seis kilómetros (Wardle 1984), aunque no ha sido probado. La ausencia en las nueces de adaptaciones para vuelo a gran distancia (Poole 1950, Donoso 1993) evitaría que la mayor parte de ellas pueda dispersarse lejos de los árboles que las producen. En ausencia de viento, simplemente se dispersan por gravedad (observación personal). Al contrario, especies con dispersión biótica por roedores, aves o ganado de los géneros *Pinus* y *Juniperus* pueden diseminar sus semillas a gran distancia (Ligon 1978, Tomback 1978, Lanner y Vander Wall 1980, Arno 1984), incluso a kilómetros de la fuente de origen (Arno 1966). El mejor ejemplo que ilustra las bondades de la dispersión biótica de semillas más allá del LAS, lo constituyen las aves del género *Nucifraga* y *Gymnorhinus*. Éstas

recolectan semillas de diversas especies de *Pinus* en Norteamérica y en Europa, las depositan en sus cavidades sublinguales y las transportan hacia la zona alpina, en donde las entierran a pocos centímetros de la superficie del suelo, sirviéndoles como depósitos invernales (Ligon 1978, Tomback 1978, Lanner y Vander Wall 1980). Los lugares de entierro se ubican en dorsales, pendientes y roqueríos (¡sitios seguros para los árboles!), ya que las aves evitan las depresiones donde se acumula demasiada nieve (Tranquillini 1979). A pesar de la depredación intensa que ejercen las aves sobre las semillas, muchos de los entierros son “olvidados” y las semillas germinan el siguiente verano (Arno 1984), favoreciendo la regeneración de los pinos en los límites arbóreos de carácter transicional (Tranquillini 1979). Es posible que este fenómeno contribuya al avance del LAS, en la medida que las condiciones ambientales donde se produce el nuevo establecimiento se encuentren dentro del rango de tolerancia de los individuos.

La calidad de la lluvia de frutos y semillas dispersados en o sobre el LAS fue notablemente exigua en comparación con la de aquellos que cayeron dentro del bosque en 1997, siendo la viabilidad de semillas nula en el primer caso, por lo que si bien algunas semillas llegaron a dispersarse a la zona alpina, en términos del aporte al reclutamiento de nuevos individuos en esta zona, todos estos propágulos equivalieron a una lluvia de frutos de magnitud cero. Estos resultados concuerdan en general con las tendencias observadas por Wardle (1985 b) en *Nothofagus solandri* var *cliffortioides* en Nueva Zelanda.

No existió ninguna relación clara entre el porcentaje de frutos con semilla y el de viabilidad con respecto a la distancia al LAS. En los datos de Wardle (1985 b) tampoco se aprecia una tendencia consistente. Sin perjuicio de lo anterior, los frutos y semillas que

alcanzan mayores dispersiones hacia la zona alpina son vanos y no viables, respectivamente (Tablas 4 y 5).

Es interesante notar que la lluvia de frutos en el LAS fue mayor que en el nivel adyacente (690 m), en algunos casos superando a la del bosque entero. Este es un hallazgo inesperado, puesto que la mayoría de los estudios de bordes de bosques naturales (Tranquillini 1979), así como los creados por fragmentación (Murcia 1995), coinciden en reconocer que las condiciones ambientales se tornan crecientemente adversas para la existencia arbórea hacia los bordes. No existen antecedentes en la literatura que documenten un hallazgo similar. El resultado obtenido plantea la posibilidad de que los individuos del LAS se estén beneficiando del mayor aporte lumínico y de los extremos de temperatura superiores que ocurren en los sitios abiertos en comparación con el interior del bosque (Murcia 1995). De esta forma se encontrarían en mejores condiciones para la producción de flores y frutos que dentro del bosque. Apoyo circunstancial al fenómeno antes descrito es el mayor desarrollo del follaje de los árboles del LAS en comparación con los del interior del bosque, lo que posibilita que aquéllos reciban luz no sólo desde arriba, sino que también del sector del árbol expuesto hacia la zona alpina. La ventaja de estos árboles sólo se expresa a nivel de la lluvia de frutos, ya que en lo que respecta al porcentaje de frutos con semilla y de viabilidad de ellas, el LAS se encuentra en desmedro o en similares condiciones respecto del interior del bosque. Nuevamente existe la posibilidad de que sean factores limitantes la polinización y/o los recursos destinados al desarrollo de las semillas. Se necesitan estudios ecofisiológicos detallados en el LAS para deter-

minar si efectivamente existe un repunte en las tasas fotosintéticas de los árboles del borde en comparación a las de aquéllos ubicados unos metros más abajo.

En síntesis, los antecedentes presentados en esta sección llevan a la conclusión de que el aporte de semillas viables a la zona alpina es reducido, debido a la menor cantidad y calidad de los frutos y semillas con respecto a los que caen al interior del bosque (LAS incluido), así como por las reducidas distancias de dispersión (Hipótesis B). La dispersión no dirigida de estos propágulos hace difícil que la mayoría de ellos alcance sitios seguros en la zona alpina.

IV.3. Banco de semillas

Los métodos de entierro de semillas y de extracción de testigos de suelo, usados en conjunto, se complementan para dar el mismo resultado, demostrando que la lenga no forma banco de semillas persistente. Un factor que evita su formación es la condición de almacenamiento en húmedo en el piso del bosque, que provoca la muerte de las semillas, presumiblemente por el ataque de hongos, si no germinan en la primavera siguiente a la dispersión. Por otro lado, la lenga puede germinar en una variedad de condiciones que van desde 0° hasta 20 °C, en oscuridad completa o con luz, y no requiere estratificación para germinar, si bien este tratamiento acelera la germinación (Gajardo y Cabello 1997; Cuevas, datos no publicados). Todos estos factores atentan contra la formación de un banco de semillas persistente. En cambio, la ausencia de germinación durante el invierno

da cuenta de un componente transitorio del banco de semillas de lenga, cuya duración máxima no excede los ocho meses (Febrero a Septiembre).

El método de entierro de semillas puede ser criticado en cuanto a la profundidad ensayada, ya que no refleja la situación real. Debe mencionarse al respecto que las semillas resultantes de la temporada de dispersión se depositan en la superficie del suelo, siendo cubiertas por 2 cm de hojarasca como máximo (observación personal), de modo que las profundidades ensayadas son mayores a lo natural. Esto no invalida los resultados obtenidos, debido a que se espera una mayor pérdida de semillas viables en los horizontes superficiales del suelo, sea por germinación o mortalidad por depredadores de superficie (ej. roedores, Arroyo y col. 1996). En segundo lugar, los resultados nulos de los testigos de suelo pueden obedecer a la ausencia de semillas, sea porque éstas germinaron, murieron antes o después de germinar, o nunca estuvieron presentes en las muestras extraídas. Es muy significativo que ninguna de las 75 muestras tomadas exhibiera germinación bajo condiciones adecuadas, incluso aquéllas que recibieron un alto aporte de frutos a 450 m s.n.m. en 1996 (15,4 semillas viables/ 0,005 m² en este nivel, versus 0,9/ 0,005 m² a 690 m s.n.m., donde 0,005 m² es la superficie sobre la cual extrae el barreno los testigos de suelo). No se poseen datos sobre el aporte de semillas viables hacia la zona alpina en 1996, pero sin duda era mucho menor que en el interior del bosque.

Si bien las condiciones frías y secas en la zona alpina pueden conservar las semillas viables por mayor tiempo que en el suelo del bosque (Tabla 7), es improbable que esto ocurra en la realidad dada la baja cantidad y calidad de los frutos y semillas dispersados a la zona alpina. En 1997, el aporte de semillas viables fue de cero, mientras que en 1998

no superó las 0,0039/ 0,005 m² a 10 m del LAS (Fig. 29). Estos antecedentes concuerdan con la Hipótesis B en cuanto a que, de existir el potencial para formar banco de semillas arbóreas, su magnitud sería muy pobre en la zona alpina.

Éste es el primer estudio experimental acerca de la formación de bancos de semillas en este importante género componente de la flora arbórea templada del Hemisferio Sur. Dadas las similitudes en los frutos de las distintas especies del género, sería interesante averiguar si esta situación es válida para todos sus congéneres. Con respecto a los *Nothofagus* de Nueva Zelanda, sobre la base de observaciones no experimentales, se considera que las semillas de *N. menziesii* pierden su viabilidad dentro de los 18 meses siguientes a su dispersión, si bien la mayor parte germina dentro del primer año (Wardle 1984). En el laboratorio, por el contrario, las semillas de diversos *Nothofagus* sudamericanos son capaces de mantener su viabilidad durante tres a cinco años (Cabello 1987, Rodríguez 1990), en contenedores secos y bajo oscuridad a 2° C, llegando hasta los ocho años en el caso neozelandés (Wardle 1984).

IV.4. Emergencia de las plántulas

La emergencia de las plántulas declinó claramente en el gradiente altitudinal dentro del bosque. Además, 50 m sobre el LAS fue mucho menor que en la siembra experimental en el nivel 690 m. No existieron diferencias en la emergencia de las distintas procedencias de las semillas, y como es muy probable que discreparan en masa (no se cuenta con el dato para el nivel 630 m), se concluye que el efecto masa de las semillas no jugó nin-

gún papel en la probabilidad de emergencia. Por lo tanto, la declinación en la emergencia en función de la altitud sería consecuencia de las condiciones microclimáticas crecientemente adversas para este proceso. Sin embargo, Wardle (1984) encontró una emergencia diferencial en *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides* bajo condiciones de vivero, es decir, con ambiente constante, de modo que no puede descartarse que algunos atributos de las semillas jueguen un papel en la diferente emergencia de las plántulas. Por otro lado, Schmidt-Vogt (1964) y Holzer (1973) documentaron una caída en la capacidad de germinación de *Picea abies* con la altitud creciente en Austria. Baig (1972) encontró resultados similares en Canadá con *Pinus albicaulis*, *P. engelmannii*, *Abies lasiocarpa* y *Larix lyallii*, mientras que Wardle (1970) validó este fenómeno en Nueva Zelanda con *N. solandri* var. *cliffortioides*. Según Wardle (1984), el reducido tamaño de las semillas de la mayoría de los *Nothofagus* provoca que sean incapaces de desarrollar sistemas radicales extensos sobre la base de reservas de nutrientes limitadas. Por lo tanto, ellas mueren fácilmente por desecación. Éste es un escenario probable en la zona alpina, debido a que está sujeta a un desecamiento rápido y frecuente por la acción de los vientos (Alberdi 1995), si bien llueve o nieva periódicamente (observaciones personales). Lo anterior recalca la importancia de que las pocas semillas viables que se dispersan a la zona alpina alcancen sitios seguros para la germinación.

Los resultados de germinación medida como emergencia probablemente subestiman la germinación real. Es posible que muchas de las semillas viables sembradas o dispersadas naturalmente hayan germinado en verdad, pero que hayan muerto en la transición

desde la germinación a la emergencia sobre el nivel del suelo. Este proceso es el principal cuello de botella evaluado en el ciclo de vida de la lenga.

Los antecedentes presentados están de acuerdo con las tendencias esperadas en las Hipótesis A y B (declinación de la germinación con la altitud creciente).

IV.5. Densidad de las plántulas

Schmidt y Urzúa (1982), Rebertus y Veblen (1993) y Arroyo (1995), entre otros, han notado la presencia en el piso de los bosques de lenga de un abundante banco de plántulas. El presente estudio respalda esas observaciones anteriores, documentando incluso un gran máximo de densidad promedio de 1144 plántulas/m² después de la temporada de gran semillación (1996). Es decir, ca. 15 veces el máximo reportado por Arroyo (1995). La formación de un banco de plántulas puede ser una estrategia alternativa a la ocurrencia del banco de semillas persistente (BSP), ya que elude riesgos para la semilla como pueden ser el largo tiempo bajo condiciones húmedas en el suelo que favorecen el ataque por patógenos o depredadores. En cambio, las plántulas pueden vivir suprimidas por lo menos 42 años (sección III.7) y poseen la facultad de responder en forma oportunista a las variaciones del ambiente a través de la pérdida de sus hojas en invierno, al igual que los individuos adultos, o alzándose hacia el estrato arbóreo cuando se forma un claro que permanezca abierto por un tiempo prolongado (Schmidt y Urzúa 1982, Rebertus y Veblen 1993). Los mismos factores que influyen en la formación del BSP pueden ser responsables de la formación del banco de plántulas. Claramente se necesitan más estudios

que puedan explorar el mérito relativo de ambos bancos y acerca de los factores que favorecen la evolución del banco de plántulas.

La densidad de plántulas en el gradiente altitudinal siguió la tendencia a la declinación observada en la Ladera Norte para la lluvia de frutos de 1996 y 1997 (Figs. 17 y 20), aunque la primera alcanzó el mínimo a 690 m. El monto de la variación fue claramente superior en el caso de la abundancia de las plántulas, debido a los cuellos de botella interpuestos en la producción de semillas y en la emergencia de las plántulas, procesos muy limitados en el nivel 690 m. Arroyo (1995) demostró que en varios cerros en Tierra del Fuego la densidad de plántulas de lenga alcanza un máximo a niveles intermedios, declinando hacia los límites superior e inferior del bosque, concordando de este modo con el modelo de la Fig. 6. Similares resultados obtuvo Wardle (1981, 1985 b) en *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides*, reportando además que las plántulas de esta especie superan el LAS en 10 m como máximo (Wardle 1981). Recuérdese que este autor determinó que la dispersión de nueces alcanzaba los 15 m sobre el LAS. Por lo tanto, existe una buena correspondencia entre la máxima dispersión de frutos y la máxima distancia sobre el LAS que alcanzan las plántulas, siendo esta última levemente inferior. En el presente estudio estos valores correspondieron a 20 y 10-20 m, respectivamente.

IV.6. Supervivencia de las plántulas

Solamente en dos de los ocho experimentos de supervivencia de las plántulas dentro del bosque, se detectó variación altitudinal. En estos dos casos, la tendencia fue hacia

un aumento de la sobrevivencia en dirección al LAS. Ambos resultados contrastan con lo reportado por otros estudios (Wardle 1984) y con lo esperado en la Hipótesis A de esta tesis. Las discrepancias pueden deberse, por un lado, a la fecha en que se montó el experimento, después de la larga fase de mortalidad (Noviembre 1996- Febrero 1997), atenuándose las diferencias esperadas (si es que las había), o a un efecto denso-dependiente que muy probablemente se atenúa hacia el LAS. En el nivel 450 m, al comenzar el experimento la densidad de plántulas nuevas era de 5,0- 40,6/ 625 cm² (dependiendo de la ladera), mientras que en el nivel 690 fue de 0,04- 0,25, es decir, menos del 1% de la densidad a 450 m. De esta manera, las plántulas del sector alto del bosque posiblemente estaban expuestas a un efecto mucho menor de competencia intraespecífica, lo cual contrarrestaba el efecto negativo del microclima del sitio en que crecían, llegando incluso a superarlo, como se vio en un par de casos.

En cambio, ocho días luego del trasplante de las plántulas, ya fue posible observar diferencias en sobrevivencia entre los distintos sitios de destino. Este patrón alcanzó mayor diferenciación hacia el día 103 (Febrero 1997, Fig. 22). La causa probable de la mortalidad de las plántulas de lenga fue la desecación de verano, debido a que, como ya se dijo, la zona alpina está sujeta a una mayor fluctuación de humedad que el interior del bosque. Este fenómeno no debe ser confundido con el que ocurre en invierno en algunos límites arbóreos y que provoca la mortalidad de los órganos expuestos sobre el nivel de la nieve, ya que éstos no pueden reponer el agua perdida por el congelamiento del suelo y/o de sus tejidos conductores (Tranquillini 1979). También el factor frío pudo, en principio, contribuir a la mortalidad. En la primavera de 1997 se llevaron a cabo experimentos pre-

liminares de resistencia al frío con plántulas traídas al laboratorio. Éstas fueron enfriadas hasta $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el interior de un refrigerador, y se registró la temperatura en que ocurrió la congelación del agua del interior de las hojas a través del método de detección de la exoterma de baja temperatura por medio de termopares (Squeo y col. 1991). Las plántulas de la misma cohorte que se empleó para el experimento de trasplante, y que tenían un año al momento de ser traídas al laboratorio, sufrieron congelación a $-3,4^{\circ}\text{C}$ en sus hojas (Cuevas, datos no publicados). Usualmente la temperatura de daño en especies arbóreas es alrededor de un grado menos que la temperatura de congelación (Squeo y col. 1991). La temperatura mínima que podían enfrentar estas plántulas previo a su remoción (período del 22 octubre al 10 de Noviembre de 1997) alcanzó los $-6,5^{\circ}\text{C}$ en la zona alpina (Cuevas, datos no publicados). Aun cuando las hojas pueden haber experimentado algún daño por congelación, la mortalidad de la plántula completa se verifica solamente si sus yemas o tallos experimentan congelación, lo cual no ha sido probado. En invierno, el frío sería un factor de mortalidad de poca importancia, debido a que las plántulas se encuentran bajo una cubierta nivosa que puede alcanzar los 30 cm (observaciones personales), y debido a que ya han sufrido la pérdida natural de sus hojas a comienzos de Mayo. Reafirma lo anterior el hecho de que la sobrevivencia de las plántulas trasplantadas decayó escasamente en invierno en comparación con lo que ocurrió durante los tres meses que siguieron al trasplante, según se puede apreciar en la Fig. 22 y en la Tabla 11. De todas maneras, se requiere de estudios ecofisiológicos detallados que permitan determinar si contribuyeron a la mortalidad observada otros factores, tales como la alta radiación solar en la zona alpina (Ronco 1970).

Para una plántula de una especie con estrategia de claros, como es el caso de la lenga, llega a ser paradójica la mortalidad que experimenta en la zona alpina, equivalente a un claro de tamaño muy grande, ya que no se verifica el efecto positivo en la sobrevivencia de la plántula como se ha descrito en claros naturales dentro del bosque (Rebertus y Veblen 1993, Donoso 1995). Esta paradoja sería resuelta a través del crecimiento de las plántulas en el LAS, debido a que su mayor sobrevivencia en ese lugar (Fig. 22) sugiere que éste sería un sitio donde la lenga podría desarrollarse óptimamente si hubiera suficiente regeneración. De esta forma obtendría condiciones intermedias de luz, de humedad y de temperatura que le permitirían crecer sin tener que enfrentar los factores microclimáticos adversos de la zona alpina ni los subóptimos del interior del bosque. Este máximo de sobrevivencia en el LAS se agrega al antes mostrado para la lluvia de frutos, lo cual sugiere que, efectivamente, el borde del bosque no es un sitio tan adverso para el crecimiento de los árboles, sino que es más adecuado incluso que el sector inmediatamente adyacente, tanto hacia arriba como hacia abajo.

Wardle (1985 a) ha realizado experimentos de germinación y trasplantes de plántulas más arriba del LAS en Nueva Zelanda. Empleando diferentes especies nativas e introducidas, encontró que tanto la germinación como la sobrevivencia de las plántulas eran posibles. Sin embargo, las condiciones experimentales empleadas distan de ser naturales, dado que plántulas y semillas fueron protegidas de las condiciones ambientales extremas por medio de sombreado artificial. Además, el suelo utilizado fue enriquecido en nutrientes. Bajo las condiciones naturales empleadas en esta tesis, la sobrevivencia de las plántulas es menor a la reportada por Wardle (1985 a). Es posible que la sobrevivencia fuera

menor aun si las plántulas trasplantadas del presente estudio hubieran crecido en el suelo local de la zona alpina y no en el suelo del bosque del nivel 630 m, dada la escasez de simbiontes micorrízicos adecuados (Wardle 1981).

Los resultados del trasplante están de acuerdo con la tendencia decreciente en la sobrevivencia de las plántulas esperada en la Hipótesis B. Sin embargo, los censos de sobrevivencia dentro del bosque no mostraron la tendencia a la declinación esperada en la Hipótesis A.

IV.7. Estructuras de edades de las plántulas

Las plántulas fechadas al interior del bosque mostraron distribuciones de edad con una moda en 1988-1989. El máximo de reclutamiento de 1988 se puede asociar a un máximo de semillación ocurrido en ese entonces, tal como documentan Schmidt y col. (1997) para un bosque de lenga en seno Skyring, Magallanes continental, Chile. Dado que ellos también registraron el máximo de 1996, existe una buena correspondencia a nivel regional en la conducta de semillación de la lenga, ya que Vicuña y Skyring se encuentran a unos 250 km en línea recta. Pese a lo anterior, en la altitud 690 m no se nota una moda bien definida. Esto probablemente se deba a una subestimación de la edad de algunas plántulas, debido a que las condiciones en las que viven se traducirían en menores tasas de crecimiento y, por lo tanto, dificultarían la distinción entre las yemas de crecimiento de distintas temporadas. Las edades de las plántulas en el LAS y en la zona alpina también habrían sido subestimadas a través del conteo de anillos. En este sector, la moda

de las distribuciones de frecuencia se verificó en 1990-1991, donde según Schmidt y col. (1997) la semillación fue de menos del 40% con respecto al máximo de 1988. Sin perjuicio de lo anterior, los resultados obtenidos en esta tesis y de la literatura publicada permiten concluir que la lenga regenera esporádicamente a corto plazo, en ciclos de seis a ocho años.

Hasta ahora se consideraba que las plántulas de lenga podían vivir suprimidas por lo menos 25 años (Henríquez y col. 1997). En el presente estudio se encontraron individuos de hasta 42 años en la zona alpina. La razón de su supresión evidentemente no obedece a la falta de luz; la más antigua de las plántulas dentro del bosque sólo poseía 17 años en 1996 (Fig. 23). Entre el 29 y 57% de las plántulas de la zona alpina exhibían signos evidentes de haber sido ramoneadas. Como agente causal ha sido implicado el guanaco (*Lama guanicoe*) (Mella 1995). Este es un camélido nativo de Tierra del Fuego, cuya dieta en el ecotono bosque-estepa está compuesta principalmente (en frecuencia) por un 38% de gramíneas, 21% de graminoides y 21% de árboles, entre ellos la lenga (Bonino y Pelliza 1991). Según Raedecke (1980), la dieta principal del guanaco, sobre una base de volumen, consiste en 61,5% de pastos y 15,4% de ramas de árboles y arbustos. Si bien la lenga no es el principal componente de la dieta de este animal, es innegable la presión de ramoneo que ejerce sobre la especie en una diversidad de ambientes. Por ejemplo, en el cerro Balseiro se ha constatado que la herbivoría por guanaco ocurre en el límite arbóreo inferior sobre *Nothofagus antarctica* (firre), dentro del bosque de lenga bajo dosel y en claros y, como ya se adelantó, en las plántulas de lenga de la zona alpina (observaciones personales). No existen antecedentes que permitan concluir que existe alguna tendencia

altitudinal en el ramoneo, como para presumir que pudiera ser un problema más importante en el LAS que a cualesquiera otras altitudes. El estudio preliminar llevado a cabo por Mella (1995) no demuestra en forma concluyente que la herbivoría tenga un efecto nocivo permanente sobre la regeneración de la lenga, debido que a medida que va creciendo se libera de la presión del ramoneo. El efecto usual del ramoneo es la deformación de las plántulas y juveniles, adoptando hábitos arbustivos de reducida estatura. Según Rebertus y col. (1997), las "plántulas" subsisten al ramoneo persistente hasta por 60 años. En el contexto de la problemática del LAS, el guanaco estaría ocasionando que el exiguo reclutamiento de plántulas, determinado por una serie de cuellos de botella ocurriendo desde estadios tempranos del ciclo de vida, no prospere o tarde en hacerlo hasta el estadio de árbol propiamente tal. En este sentido, el guanaco constituye una restricción adicional en el ciclo de vida de la lenga. Sin embargo, resta por demostrar si este efecto es de mayor intensidad en el LAS que en las zonas bajas del bosque. Este problema puede abrir una interesante línea de investigación.

Otro asunto relevante es el destino de aquellas plántulas de la zona alpina en caso de que fueran liberadas del ramoneo. ¿Podrían alzarse hasta la altura de 2 m (el mínimo para considerarlas como árboles, Kullman 1990), subiendo de este modo el LAS, o sucumbirían ante las condiciones ambientales abióticas que enfrentarían en plenitud una vez que abandonarían los sectores protegidos a ras de suelo? La primera posibilidad tiene sentido, si consideramos que en otros sectores de Chile y Argentina también se han observado plántulas de lenga y ñirre más allá del LAS (Wardle 1998), asociándose esta regeneración a las temperaturas más cálidas en las recientes décadas y a una cubierta nivosa de

corta duración (Villalba y col. 1997 a). También se ha documentado una expansión reciente de los *Nothofagus* neozelandeses (Wardle y Coleman 1992). De ser beneficioso este efecto climático para el crecimiento de la lenga, se podría concluir que el guanaco realmente contribuye a evitar el alza del LAS. Las variables climáticas que pueden estar influyendo en la regeneración a largo plazo de la lenga serán tratadas en detalle en la siguiente sección.

IV.8. Estructuras de edades de los adultos

IV.8.1. Período de establecimiento

La población adulta de lenga del cerro Balseiro mostró un establecimiento masivo y episódico, concordante con lo reportado por otros estudios acerca de la dinámica de la lenga (Burns 1991, Armesto y col. 1992, Rebertus y Veblen 1993, Donoso 1995). El hecho de que en todos los sitios estudiados la mayoría de los árboles se haya establecido entre 1810 y 1860, se puede interpretar como la consecuencia de condiciones ambientales favorables para una alta producción de semillas y/o para el establecimiento y subsiguiente desarrollo de las plántulas, juveniles y adultos (Szeicz y MacDonald 1995). Estas condiciones usualmente son de tipo climático. Aunque el presente estudio no fue diseñado específicamente para probar hipótesis acerca de las causales del establecimiento de la lenga, cabe mencionar los siguientes antecedentes: Boninsegna y col. (1990) desarrollaron una serie de cronologías basadas en anchos de anillos de lenga y coigüe de Magallanes

(*Nothofagus betuloides*) en Tierra del Fuego. Entre ellas merece una mención especial la reconstrucción de la temperatura en la ciudad argentina de Ushuaia ($54^{\circ}48'S$), ubicada a unos 70 km del cerro Balseiro. Esta cronología muestra que las temperaturas fueron superiores al promedio entre ca. 1790- 1850, es decir, incluye el período de mayor establecimiento de la lenga reportado en esta tesis. Desde 1850 hasta ca. 1900, las temperaturas han oscilado fuertemente en torno al promedio, experimentaron un repunte hasta 1930, volvieron a caer hasta 1975, y desde entonces han superado al promedio. Existe por lo tanto una buena correspondencia entre los períodos menos favorables climáticamente con el menor establecimiento de la lenga en la segunda mitad del siglo pasado. Lo mismo se puede decir con respecto al casi nulo establecimiento desde 1920 a 1980, y el repunte en la regeneración desde ese entonces, que actualmente se observa como individuos del tamaño de plántula. En un estudio más detallado, Villalba y col. (1997 b) reconstruyeron la presión atmosférica media a nivel del mar utilizando algunas de las series de anchos de anillos desarrolladas por Boninsegna y col. (1990). Una presión superior al promedio en el extremo sur de Sudamérica está asociada con una actividad ciclónica reducida, cielos despejados, una mayor radiación solar y temperaturas más cálidas, particularmente en verano (Villalba y col. 1997 b). La mencionada reconstrucción muestra que la presión atmosférica entre Noviembre y Febrero (o sea, durante parte de la estación de crecimiento en Tierra del Fuego) fue mayor al promedio durante el siglo XIX, con máximos alrededor de 1830, 1870 y ca. 1900. La presión ha sido relativamente baja desde ese entonces, con un repunte a partir de 1970. Estos antecedentes climáticos están de acuerdo

con los patrones de establecimiento observados para la población adulta de lenga del cerro Balseiro.

Usualmente los fenómenos ecológicos obedecen a una multiplicidad de factores causales. Los patrones de establecimiento de los árboles no son la excepción. Independiente de que haya ocurrido un período favorable climáticamente para el reclutamiento de la lenga en el siglo pasado, aquél no habría sido observado en la actualidad sin la ocurrencia de las aperturas del dosel, que son las que en definitiva permiten el crecimiento de las plántulas a brinzales y adultos (Rebertus y Veblen 1993, Rebertus y col. 1993). En casos extremos, incendios o episodios de caída masiva de árboles (blowdowns) también pueden generar rodales aproximadamente coetáneos como los reportados en esta tesis (Rebertus y col. 1997), aunque la semillación de ese año no haya sido buena. Desafortunadamente la ocurrencia de caídas masivas no se puede inferir a partir de registros paleoclimáticos, debido a su carácter efímero. La única forma de determinar su ocurrencia implica llevar a cabo un complejo trabajo de mapeo similar al realizado por Rebertus y col. (1997) en bosques de lenga en el sector argentino de Tierra del Fuego, lo cual va más allá de los objetivos de esta tesis. Por otro lado, la revisión de las muestras utilizadas para la confección de las estructuras de edades detectó la presencia de fuego afectando a los árboles en sólo 9,3% de las muestras (N analizado = 1110). Este resultado era esperable a partir de la ocurrencia infrecuente de tormentas eléctricas en Tierra del Fuego (Veblen y col. 1996), así como por la escasa ocupación humana en la isla, tanto en los tiempos de los nativos Onas (hasta fines del siglo XIX), como en el presente siglo a través de la colonización por los inmigrantes chilenos, argentinos y europeos (Goodall 1979). No se apreció

un máximo en la frecuencia de los incendios en función del tiempo, salvo en la década de 1980, lo cual puede deberse al mayor número de muestras disponibles correspondientes a este intervalo. Por el contrario, sólo el 8,6% de las muestras analizadas ($N = 1063$) poseían anillos formados antes de 1800, muestras que podrían albergar señales de fuego si ésta hubiera sido la perturbación que dio origen a un máximo establecimiento en la primera mitad del siglo XIX. Sólo una muestra de las 92 que constituyen aquel porcentaje, mostró una señal de incendio ca. 1782, dando cuenta de un 1,1% del subconjunto analizado. En conclusión, la ocurrencia de caídas masivas es un factor que no se puede descartar como responsable parcial o total del máximo establecimiento mencionado, mientras que el factor fuego es poco probable dado los antecedentes expuestos.

Otros escenarios podrían contribuir a la ausencia de establecimiento entre 1920 y 1980. Uno es la presencia de guanacos. Estos animales fueron desplazados de su hábitat preferido (la estepa) con la llegada de los colonizadores y su ganado a fines del siglo XIX (Raedecke 1978, 1982). Desde ese entonces utilizan como hábitat secundario el bosque, pero siguen prefiriendo la estepa y la zona alpina (Mella 1995). Sin embargo, dado que el efecto del guanaco sobre las plántulas y juveniles de lenga es solamente deformarlos y retardar su crecimiento, no habrían interferido mayormente con un posible establecimiento entre 1920 y 1980. La ausencia de claros tampoco es una explicación válida, ya que en un muestreo exhaustivo de 67 claros entre 10,0 y 432,0 m² en el cerro Balseiro solamente se encontraron unos pocos individuos juveniles, la mayor parte fuertemente ramoneados. En el sector Vicuña, Donoso (1995) encontró juveniles en el 39% de los claros estudiados ($N = 23$). Por otra parte, si los rodales del cerro Balseiro se originaron

por una caída masiva de árboles a mediados del siglo pasado, es comprensible que no haya habido gran regeneración durante las décadas que siguieron al máximo establecimiento. Esto se debe al efecto supresivo que ejercen los juveniles en crecimiento sobre las plántulas de las siguientes generaciones, efecto que dura hasta cerca de 150 años (Rebertus y col. 1997) o ca. 250 años (Álvarez y Grosse 1978) después del origen del rodal. Después de transcurrido ese tiempo, existe una gran probabilidad de que el dosel se desplome por una caída masiva (Rebertus y col. 1997) o que ocurra la fase de Desmoronamiento con Regeneración postulada por Álvarez y Grosse (1978), Schmidt y Urzúa (1982) y Schmidt y Cruz (1990). Como se expresó anteriormente, la carencia de establecimiento de la lenga durante el presente siglo concuerda con un período desfavorable climáticamente entre 1930 y 1975, por lo que es probable que el factor clima en combinación con la cohorte que todavía no llega a su senescencia sean los responsables del patrón observado.

IV.8.2. Establecimiento episódico

La lenga puede alcanzar hasta 400 años (Rebertus y Veblen 1993), valor cercano al del individuo más antiguo que se encontró en el presente estudio (377 años). Éste es un corto lapso de vida en comparación con otras especies que forman límites arbóreos. Por ejemplo, *Picea glauca* alcanza los 600 años en Canadá (Szeicz y MacDonald 1995); *Austrocedrus chilensis*, 1000 años (LaMarche, Jr. y col. 1979); *Araucaria araucana* vive hasta 1300 años (Montaldo 1974) y *Pinus longaeva* marca un récord con 4600 años en

Estados Unidos (Arno 1984). No obstante los pocos siglos de vida de la lenga, 400 años es un período muy superior a los ciclos de producción de semillas que rara vez sobrepasan los 10 años (Tschermak 1950, Wardle 1984), de modo que una estrategia que permitiría que el bosque se mantuviera con escasa regeneración sería precisamente su longevidad (Stevens y Fox 1991).

Szeicz y MacDonald (1995) aportaron evidencia de la regeneración y mortalidad episódica de los individuos en la línea de los árboles (treeline) de *Picea glauca* en Canadá. Estos episodios están determinados por las fluctuaciones climáticas que pueden influir la probabilidad de reclutamiento hasta 50 años después de ocurrido el establecimiento. *P. abies*, *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* y *Sorbus aucuparia* también se establecen episódicamente en Suecia (Kullman 1983, 1990). En Argentina, Villalba (1995) estudió el control climático de la regeneración de *Austrocedrus chilensis* en el ecotono entre el bosque y la estepa. Llegó a la conclusión de que los máximos de establecimiento requerían condiciones climáticas favorables que perduraran por lo menos durante una década. En cambio, los eventos de mortalidad solamente demandaban la influencia de uno o dos años de condiciones drásticas del clima. La baja frecuencia de los períodos de establecimiento se debería entonces a que rara vez se cumple la coincidencia de los siguientes eventos favorables: a) una buena producción de semillas; b) números adecuados de semillas deben ser dispersados a sitios seguros; c) condiciones ambientales favorables deben prevalecer durante las primeras estaciones de crecimiento (Arno 1984). En el caso de la lenga en Tierra del Fuego, podría agregarse como cuarto requisito una baja presión de ramoneo sobre las plántulas por parte del guanaco.

La hipótesis de que los cuellos de botella se intensifican con la altitud creciente (Hipótesis A) tendría como consecuencia que en los niveles altitudinales superiores del bosque hubiera menor incorporación de individuos. En el caso de las plántulas esto es cierto, ya que la densidad de plántulas nuevas declinó altitudinalmente en 1996 y, en menor medida, en 1997 y 1998 (Tabla 8, Figs. 20, 25, 26 y 28). Por el contrario, los juveniles son casi inexistentes a todas las altitudes, mientras que las estructuras de edades de los adultos (Fig. 24) muestran que a ninguna altitud ha existido un reclutamiento significativo entre 1920 y 1980. En otras palabras, la intensificación de los cuellos de botella con la altitud creciente, aunque siempre presente, solamente tiene oportunidad de manifestarse como regeneración en los períodos de máximo establecimiento, que son simultáneos para todas las altitudes (Figs. 23 y 24). A corto plazo, esto ocurre cada seis a ocho años (los máximos de semillación de la lenga). En el intervalo de tiempo entre los máximos, las variables demográficas exhiben valores bajo el umbral de establecimiento, que hacen que difícilmente pueda alcanzarse el estadio de plántulas (p. ej. 1997 y 1998). A largo plazo, hace ca. 160 años ocurrió un máximo establecimiento, seguido por la incorporación de individuos adicionales hasta 1920, después de lo cual cesó el establecimiento (observable en la actualidad) por ca. 60 años. Los cuellos de botella que probablemente continuaron ocurriendo durante ese lapso no fueron importantes para la determinación del LAS; solamente importaron cuando hubo establecimiento que sobrevivió hasta el presente como árbol propiamente tal. En conclusión, el establecimiento episódico de la lenga aporta una restricción temporal en la determinación del LAS, la cual se agrega a la restricción espacial determinada por los cuellos de botella (ver más abajo).

Los máximos de establecimiento esporádico, como los documentados en esta tesis (Fig. 24), rejuvenecerían el bosque en escalas de tiempo seculares, permitiendo su auto-perpetuación. Se espera, sin embargo, que la magnitud de la regeneración sea mucho mayor en los niveles altitudinales inferiores que en el LAS, tal como se documentó en 1996. Ya que la probabilidad de establecimiento en el LAS o sobre él es muy baja en años donde las variables demográficas exhiben valores reducidos (ej. 1997 y 1998), la oportunidad propicia para que el LAS avance debería ocurrir en períodos de máximo establecimiento, como el que se dio entre 1810 y 1860. Recuérdese que en el LAS la edad media es menor, aunque no significativamente, a la de los otros sectores dentro del bosque; también en el LAS son escasos los individuos de más de 200 años (Fig. 24). Éstos serían más frecuentes a bajas altitudes debido a que la población habría ocupado esos sitios por un tiempo más prolongado. Por lo tanto, es probable que el LAS forme parte de un frente de avance reciente en comparación con el resto del bosque. Se requieren estudios más detallados en las cercanías del LAS para determinar qué distancia puede haber avanzado entre 1810 y 1860. Sin embargo, es probable que sólo hayan sido unos metros dados los diversos factores que restringen la regeneración de la lenga en la zona alpina.

El tiempo que comprenden los pulsos de regeneración en el LAS debe ser de algunas décadas, dados los requerimientos de condiciones favorables para la regeneración durante sus primeras décadas de vida, así como por el requerimiento de protección del dosel para las plántulas (ver sección IV.10). A futuro se puede prever un nuevo período de establecimiento masivo que rejuvenezca el bosque y haga avanzar el LAS. No se pue-

de saber cuándo ocurrirá, debido a que el registro dendrocronológico sólo muestra un gran establecimiento (Fig. 24).

IV.8.3. Estabilidad del LAS

Si el LAS fuera un borde en constante movimiento dependiente de las fluctuaciones climáticas (Arno 1984), entonces sería cuestión de tiempo el que alcance una altitud superior o inferior a la que posee en un momento dado. No existiría entonces una restricción mayor a su avance o retroceso. Sin embargo, la evidencia disponible sugiere que los límites arbóreos poseen una inercia intrínseca que los coloca en la categoría de estáticos en la escala de tiempo de unos pocos siglos (Norton y Schönenberger 1984, Szeicz y MacDonald 1995), aunque dinámicos a más largo plazo. Por lo tanto, realmente tiene sentido el preguntarse cuáles son los factores que restringen su avance altitudinal durante aquellos períodos de estabilidad. La observación de individuos de lenga de edad promedio igual a 160 años en el LAS, sumado a la casi completa ausencia de restos de árboles muertos en la zona alpina, sugieren que el LAS de la lenga en general se ha mantenido estático por un siglo y medio. En apoyo de lo anterior se puede mencionar el trabajo de Frangi y col. (1997), en el cual se determinaron las tasas de descomposición de ramas y troncos de lenga en un sitio bajo 100 m s.n.m. en Tierra del Fuego, Argentina. El proceso de descomposición es de naturaleza exponencial negativa y depende del diámetro de las ramas y troncos muertos (Frangi y col. 1997). Si los árboles de un presunto LAS más elevado que el actual poseían el mismo diámetro promedio de los que hoy se observan a

690 m (22,5 cm, Fig. 13), a partir de las ecuaciones de Frangi y col. (1997) se concluye que dichos árboles muertos hipotéticos habrían perdido el 95% de su peso en un lapso que oscila entre 290 y 540 años. Como las condiciones climáticas en la zona alpina son más frías y secas que en el sitio cercano a la costa en que se realizaron las determinaciones de aquellos autores, sin duda el lapso calculado sería mayor en el cerro Balseiro. Se concluye, entonces, que el LAS del cerro Balseiro no ha estado significativamente más alto ni más bajo de lo que hoy se observa en los últimos 160 años. Esto es notable, debido a que el clima ha experimentado importantes fluctuaciones como las antes expuestas. Norton y Schönenberger (1984) advirtieron una estabilidad similar del LAS de *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides* en Nueva Zelanda, cuyos individuos pueden alcanzar hasta 380 años. Cabe destacar que las condiciones climáticas en Nueva Zelanda están inversamente relacionadas con las prevalentes al mismo tiempo en el sur de Sudamérica (Villalba y col. 1997 b), y aun así los límites arbóreos de distintos puntos del globo muestran una estabilidad similar. Por otro lado, Szeicz y MacDonald (1995) aportaron evidencia sobre la relativa inercia de la línea arbórea (treeline) de *Picea glauca* en Canadá durante cerca de 200 años. Por el contrario, la línea arbórea de especies boreales en Suecia tales como *P. abies*, *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* y *Sorbus aucuparia* ha experimentado importantes variaciones de posición en el último siglo (Kullman 1990, 1996). Estas variaciones de posición han ocurrido principalmente a través de un proceso de crecimiento o reducción de individuos ya establecidos, sobre o bajo los 2 m de altura, ya que estos LAS son transicionales y terminan en krummholz (Kullman 1990). En síntesis, diferentes especies poseen distintos patrones de respuesta al cambio climático.

La estabilidad temporal y espacial del LAS de la lenga sería consecuencia de los siguientes factores: los cuellos de botella intensificados con la altitud creciente que hacen improbable que pueda haber incorporación de nuevos individuos más allá del LAS (restricción espacial); y el modo de regeneración episódico, que limita la regeneración a períodos discretos fuera de los cuales el bosque se mantiene con poco o nada de establecimiento, solamente a través de su longevidad (restricción temporal). Cuando se libera esta restricción temporal, el LAS puede moverse, originándose un nuevo LAS.

IV.9. Krummholz y reproducción vegetativa

El presente tema no fue estudiado en detalle, pero es conveniente hacer algunos comentarios sobre él. El término *krummholz* se aplica a todas aquellas formas de crecimiento arbóreo caracterizadas por su reducida estatura (menos de 4 m), con tallos contorsionados radiando de un tronco corto y masivo, es decir, de un hábito similar al arbustivo (Arno 1984, Wardle 1998). En algunos casos, esta forma de crecimiento posee una base genética (Wardle 1971), mientras que en otros obedece a la plasticidad morfológica de los individuos ante el efecto deformador del viento (Holtmeier 1980), la desecación invernal (Tranquillini 1979) y/o el daño por las bajas temperaturas (Norton y Schönenberger 1984). Holtmeier (1981) sugirió reservar el término *krummholz* solamente a aquellos individuos cuya morfología está determinada genéticamente. Propuso además el término "elfin wood" para designar a los árboles deformados por las condiciones ambientales. Si bien Norton y Schönenberger (1984) han acogido esta nueva denominación, aún

no ha sido ampliamente aceptada, por lo que el término *krummholz* sigue refiriéndose a individuos de morfología similar, independiente de su origen genético o ambiental (Donoso 1993).

Hasta ahora no se ha documentado la presencia de reproducción vegetativa en el *krummholz* de *Nothofagus pumilio* (Rebertus y col. 1997). Sin embargo, es probable que exista dado los antecedentes disponibles para otras especies que forman límites arbóreos, acerca de que este tipo de reproducción aumenta en importancia con la altitud creciente (Dolukhanov 1978, Tranquillini 1979, Norton y Schönenberger 1984, Szeicz y MacDonald 1995). La forma más frecuente de reproducción vegetativa es conocida como acodamiento (*layering*) y ocurre especialmente en los individuos en forma de *krummholz*. El acodamiento se produce cuando el peso de la nieve presiona las ramas contra el suelo, volviéndolas horizontales. Estas ramas pueden formar raíces adventicias y asumir una vida independiente del individuo parental cuando la conexión con él se rompe o descompone (Norton y Schönenberger 1984). De esta forma se originan individuos genéticamente idénticos que pueden mantener la población hasta por 1000 años (Dolukhanov 1978).

De ocurrir la reproducción vegetativa en el *krummholz* de lenga, se podría considerar como una estrategia que compense en parte el déficit en reproducción sexual que se verifica en las cercanías del LAS (Crawford 1989). Exploraciones no exhaustivas llevadas a cabo en el *krummholz* del cerro Balseiro, llevaron al hallazgo de individuos productores de frutos, los cuales se encontraban vanos. El ambiente en el piso bajo el *krummholz* parece favorable a las plántulas en cuanto a la protección del viento y de las heladas; sin

embargo, la escasa luminosidad y lo improbable de que el dosel se abra, hacen difícil que al interior del krummholz pueda ocurrir el establecimiento de individuos producto de la actividad sexual. Por otra parte, más arriba del LAS formado por krummholz no fue posible encontrar ninguna plántula, lo cual contrasta con lo reportado en este mismo estudio para el LAS marcado por árboles de fuste recto. Probablemente esto se deba a que el krummholz representa el límite fisiológico último de avance altitudinal que son capaces de alcanzar las especies arbóreas. De ser correcta esta visión, el tipo de LAS en que se llevó a cabo la investigación puede considerarse como un borde que con el tiempo podría avanzar hacia arriba, a través de un proceso de sucesión primaria en la zona alpina, culminando en un LAS marcado por krummholz. En general, el krummholz tiende a presentarse con mayor frecuencia en los límites de carácter transicional (Tranquillini 1979, Holtmeier 1980). En los límites abruptos, se concentra en sectores fuertemente expuestos al viento o de substrato inestable (Wardle 1981), mientras que en los lugares protegidos predominan árboles de fuste recto (Norton y Schönenberger 1984, Wardle 1998). Por lo tanto, las condiciones del sitio podrían explicar también por qué en algunos sectores se forma krummholz y en otros no.

Es improbable que un posible aumento en la incidencia de la reproducción vegetativa con la altitud creciente pueda dotar al LAS de una gran capacidad de avance, y por lo tanto revertir el punto muerto alcanzado en la reproducción sexual en la zona alpina. Por ejemplo, Marr (1977) encontró que el krummholz de *Picea engelmannii* y de *Abies lasiocarpa* en Estados Unidos migraba anualmente sólo entre 2 a 7 cm en dirección contraria al origen del viento.

IV.10. Protección del dosel sobre la regeneración

El éxito del reclutamiento decae abruptamente más allá del LAS, poniendo en evidencia que la regeneración requiere de la protección del dosel (Hipótesis B). A esto contribuyen la limitada lluvia de frutos y semillas (cantidad y calidad) en la zona alpina, las cuales declinan exponencialmente más allá del LAS; la escasa emergencia, sobrevivencia y densidad de las plántulas en la zona alpina, donde esta última también declina exponencialmente más allá del LAS; y el crecimiento estancado por ramoneo de las plántulas en la zona alpina. Todos estos factores disminuyen la probabilidad de que haya regeneración hasta el estadio adulto más allá del LAS, generando entonces un límite abrupto. En contraste, los límites transicionales presentarían este carácter debido a una serie de factores, entre los cuales se cuentan: i) una mayor dispersión de semillas hacia la zona alpina, gracias a la contribución de aves dispersoras que diseminan semillas de especies tales como *Pinus edulis* en Estados Unidos (Vander Wall y Balda 1977) y *P. cembra* (Suiza), *P. pumila* (Japón) y *P. sibirica* (Siberia) (Arno 1984); ii) la dispersión dirigida hacia sitios seguros asociada a la endozoocoría y iii) las plántulas de las especies que forman límites transicionales son intolerantes a la sombra y, por consiguiente, pueden sobrevivir en sitios abiertos sin la protección del dosel (Walter 1968). Especial mención merece *P. albicaulis* que actúa como un pionero que provee protección a las plántulas más tolerantes a la sombra de los géneros *Picea* y *Abies* (Habeck 1969). Al contrario, las especies que forman límites abruptos debieran poseer plántulas tolerantes a la sombra según Walter (1968). Éste no es el caso de la mayoría de los *Nothofagus*, que si bien pueden persistir

varias décadas a la sombra, no son capaces de alzarse hasta el estrato arbóreo sin la ocurrencia de un claro. Como intolerantes a la sombra, es decir, tolerantes al sol, debieran subsistir sin problemas en sitios abiertos caracterizados por una mayor radiación solar; sin embargo, otros factores limitantes entran en juego dificultando la sobrevivencia en tales sitios: desecación de verano y posiblemente las bajas temperaturas. En otras palabras, aunque la lenga requiera de la ocurrencia de claros para su crecimiento, demanda un cierto grado de protección por parte de los árboles que delimitan el claro.

Que se forme un claro adyacente al LAS es casi equivalente a que la plántula esté creciendo en la zona alpina, lo cual comprometerá negativamente su sobrevivencia. En cambio, creciendo exactamente en el LAS su sobrevivencia será máxima (Fig. 22). Así la plántula puede satisfacer el requerimiento de protección por parte del dosel y la necesidad de crecer en un ambiente luminoso. Este hecho puede ser relevante a la dinámica de avance del borde. Como hemos visto, fuera de los períodos de máximo establecimiento, es improbable que el LAS avance debido a las restricciones temporal (establecimiento episódico) y espacial (cuellos de botella) en la regeneración. Liberada la restricción temporal, el mismo LAS con su mayor lluvia de frutos y sobrevivencia de plántulas, sería el frente de avance, no las plántulas que se encuentran alejadas en la zona alpina ni los propágulos que se dispersan a larga distancia del LAS. De este modo, el avance exitoso de la regeneración sólo sería posible a pasos cortos y lentos, sin abandonar la sombra de los individuos padres. La mayor densidad de plántulas y juveniles generadas en el período de máximo establecimiento ahora tendría la posibilidad de formar núcleos de regeneración que permitan mitigar los extremos climáticos protegiéndose mutuamente. La coloniza-

ción, por lo tanto, deberá proceder a través de un movimiento ascendente de un frente continuo de avance (falange, *sensu* Hewitt 1993), creando su propio microambiente favorable. Esta colonización dependerá en último término de la ocurrencia de un cambio climático favorable y notable (ej. calentamiento global) que al aliviar las restricciones fisiológicas de los árboles, principalmente sobre la reproducción, permita un avance hacia arriba del LAS (Szeicz y MacDonald 1995). Por supuesto, esto dependerá de cuál sea la suerte de las plántulas ante el efecto del guanaco. Estas problemáticas ofrecen oportunidades interesantes de investigación adicional sobre la dinámica de avance o retroceso de los límites arbóreos.

IV.11. Reanálisis del modelo demográfico

En general, se cumplieron las predicciones del modelo de la Fig. 6. Las principales discrepancias fueron el aumento de la lluvia de frutos en las cercanías del LAS, así como el máximo de sobrevivencia de las plántulas exactamente en el LAS. Si bien la lenga no formó banco de semillas persistente, se espera que la tendencia de disminución de su magnitud con la altitud creciente sea aplicable en especies que sí lo forman. También debe destacarse el hecho de que la emergencia de las plántulas 110 m (distancia lineal) sobre el LAS fue posible en un sitio que no recibió aporte natural de semillas en los tres años del estudio, contradiciendo la predicción de que el máximo avance que se puede alcanzar en el ciclo de vida por sobre el LAS está inversamente relacionado a la distancia a él. Sin embargo, esto no dista de ser un hallazgo experimental, debido a que en la realidad es

muy improbable que lleguen semillas viables a 110 m que además sean capaces de emerger como plántulas. Recuérdese que la semilla viable que mayor distancia alcanzó en la zona alpina sólo llegó a 20 m del LAS (Fig. 29). Por lo tanto, en circunstancias naturales las curvas no se intersectan. En la Fig. 30 se presenta el modelo demográfico revisado.

El que se alcance o no un punto muerto demográfico más allá del LAS dependerá de si efectivamente los árboles han llegado a este borde en el límite de sus posibilidades fisiológicas. Claramente, en límites deprimidos por acción antrópica, volcanismo, masas glaciares, etc., los árboles del LAS poseerán el potencial para regenerarse adecuadamente. No obstante, el avance altitudinal que puedan experimentar será retardado por el tipo de substrato que enfrentan (lava, hielo). Con el paso del tiempo, el proceso sucesional permitirá que los árboles puedan colonizar el substrato antes desfavorable y de esta forma avanzar en demanda de su límite arbóreo final, en donde el potencial de regeneración tenderá a cero.

IV.12. Revisión de las Hipótesis

En la Hipótesis A se propone que existe una intensificación de los cuellos de botella demográficos en el ciclo de vida de los árboles a medida que la altitud se incrementa. Las variables en que esto ocurriría son la cantidad y calidad de los frutos y semillas producidas, la probabilidad de germinación de las semillas y la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas. En general, la lluvia de frutos declinó sólo hasta el nivel 630 m, mientras que el porcentaje de frutos con semilla, la viabilidad y la masa de las semillas (todos pa-

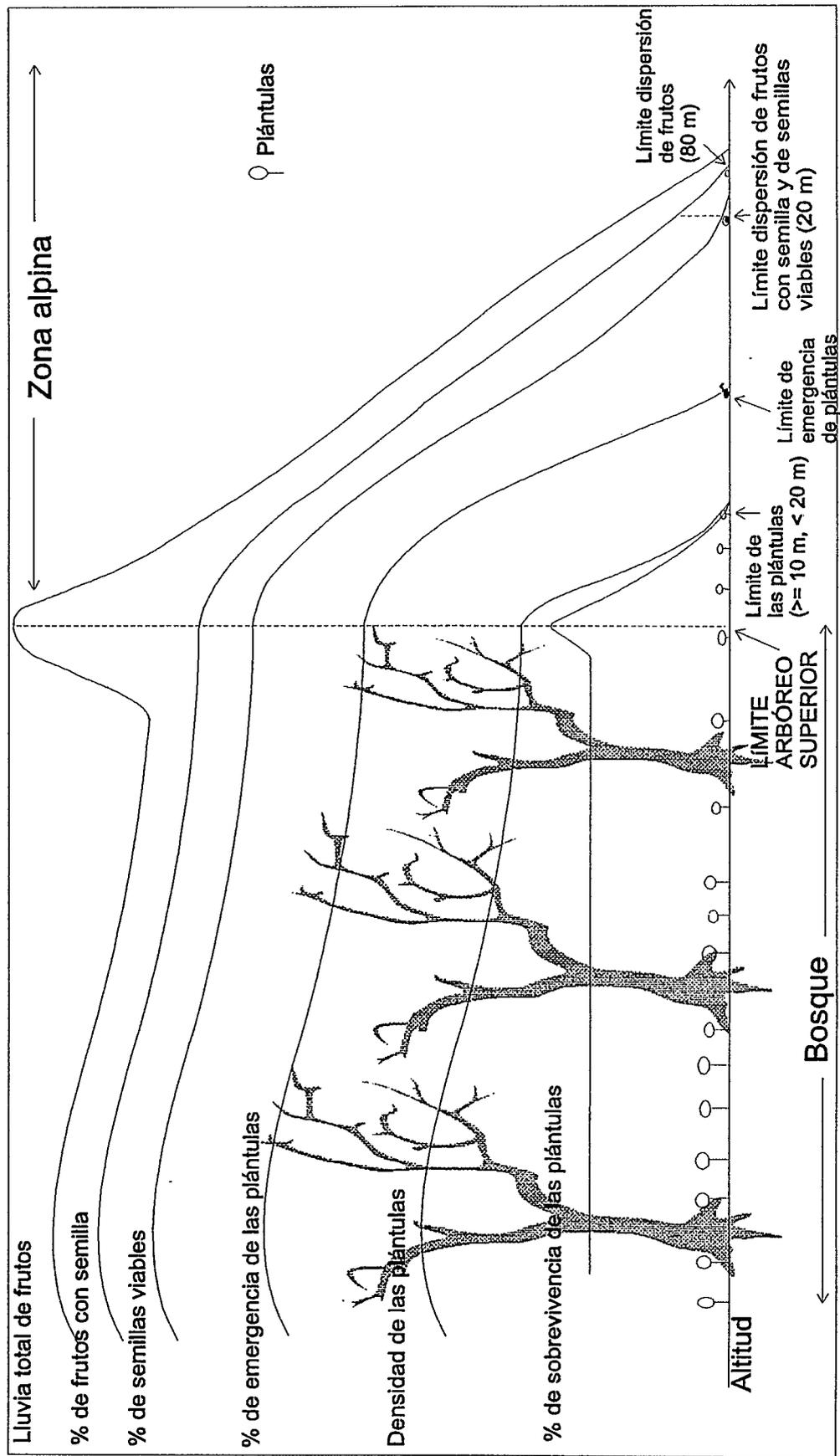


Fig. 30: Modelo revisado acerca de los factores demográficos implicados en la constitución del límite superior abrupto de una especie arbórea.

rámetros de calidad) disminuyeron altitudinalmente hasta el nivel 690 m. La germinación, detectada como emergencia de plántulas, siguió el patrón previsto. La sobrevivencia de las plántulas, evaluada durante sólo un año, no mostró ninguna tendencia altitudinal en la mayoría de los casos. Sólo en dos situaciones aumentó hacia el LAS. A pesar de que en los años del estudio no todas las variables disminuyeron como estaba previsto, la probabilidad de reclutamiento disminuyó al aumentar la altitud, provocando que fuera crecientemente improbable el establecimiento de un individuo adulto a medida que se asciende en el gradiente altitudinal. Finalmente se llegó a un punto muerto demográfico donde no hay establecimiento de adultos, esto es, en la zona alpina. Es decir, la probabilidad de reclutamiento es cero en esta zona.

En la Hipótesis B, se propone que los límites arbóreos abruptos presentan este carácter debido a que la regeneración experimenta una brusca caída más allá del LAS al abandonar la protección del dosel. Esto sería consecuencia de:

- a) baja cantidad y calidad de los frutos y semillas producidos en el LAS: los resultados discreparon con lo esperado en la lluvia de frutos, ya que ésta fue máxima en el LAS. Sin embargo, la mayor proporción de estos frutos fue vana, y cuando poseían semillas, en su mayor porcentaje éstas eran inviables. Por lo tanto, la fuente de propágulos era de pobre calidad.
- b) dispersión limitada y no dirigida de semillas hacia la zona alpina: la lluvia de frutos y semillas declinó exponencialmente hacia la zona alpina, y por consiguiente fue de corto alcance para la mayoría de los propágulos (20 m). Dado que la anemocoría de la lenga es un modo de dispersión no dirigida, las escasas semillas viables dispersadas hacia la

zona alpina tenían pocas posibilidades de implantarse en un sitio seguro y dar origen a una plántula. En el presente estudio, solamente se observó una plántula establecida en 1996 en la zona alpina.

- c) escasa magnitud del banco de semillas más allá del LAS: la lenga no formó banco de semillas persistente a ninguna altitud. De todas maneras, de existir el potencial de formación, la escasa densidad de semillas viables dispersadas hacia la zona alpina evitaría que pudiera acumularse un banco de magnitud apreciable. También las características del suelo y vegetación de la zona alpina prevendrían el implante y mantención de estas semillas.
- d) limitada germinación de las semillas en la zona alpina: se detectó una emergencia casi nula en la zona alpina, lo cual está de acuerdo con lo esperado.
- e) escasa sobrevivencia de las plántulas más allá del LAS en comparación con las altitudes inferiores dentro del bosque: los resultados confirman que en la zona alpina la sobrevivencia de las plántulas es de mucho menor magnitud que en el LAS o dentro del bosque.

En suma, estos procesos hacen muy improbable que la lenga, sean plántulas o juveniles, pueda establecerse en la zona alpina alejada de la protección del dosel. Se configura de este modo un borde abrupto, donde el bosque crea su propio microambiente favorable para la regeneración.

IV.13. Contribución al campo de los límites arbóreos

Tradicionalmente los investigadores de los límites arbóreos se dividían entre aquellos que apoyaban las explicaciones ecofisiológicas (ej. Michaelis 1934 a, b; Tranquillini 1979, Cabrera 1996), y aquellos que daban mayor importancia al potencial demográfico reproductivo de los árboles en el LAS (ej. Black y Bliss 1980, Kearney 1982, Grace 1989). A través del esquema de la Fig. 2, se conceptualiza el problema enfatizando que las causales del fenómeno del LAS son los factores ambientales que actúan fisiológica o no fisiológicamente sobre los individuos. El menor potencial reproductivo en el LAS no es una causa, sino que sería una consecuencia de que los árboles del LAS posean un menor balance de carbono, y por lo tanto un menor presupuesto energético, que los árboles que crecen a menor altitud. La otra consecuencia de este balance de carbono disminuido es la mayor susceptibilidad al daño ante algunos de los factores directos (Fig. 3). El reducido número de individuos que entra al ciclo de vida más allá del LAS se ve enfrentado a severas presiones ambientales (más intensas que a bajas altitudes) que reducen su tamaño poblacional a niveles bajo los cuales difícilmente se podrá observar el establecimiento de adultos en la zona alpina. Es decir, aparte de las restricciones interpuestas por las condiciones ambientales adversas más allá del LAS, existe un problema de números.

Esta visión de los límites arbóreos enfatiza que en varios estadios del ciclo de vida se determinan los límites de la distribución. Esta concepción permitiría abordar preguntas tales como ¿qué factores demográficos determinan el límite superior de las formaciones arbustivas?, ¿o de las plantas en cojín? Claramente las causales directas variarán con res-

pecto a las que dan cuenta del LAS. Pero como son los individuos los que determinan las distribuciones de los organismos, en ellos deberán investigarse los patrones y procesos que determinan que en un sector haya establecimiento y en otro no. Nuevamente cobrarán importancia los aspectos de floración, fructificación, semillación, dispersión, germinación, emergencia y sobrevivencia de plántulas, juveniles y adultos.

V. CONCLUSIONES

Se estudió la dinámica del límite arbóreo superior (LAS) de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser en el sector Vicuña, Tierra del Fuego, Chile. En un gradiente altitudinal entre 450 y 740 m s.n.m. en el cerro Balseiro, se evaluaron diversas variables demográficas: producción de frutos y semillas (cantidad y calidad), dispersión de propágulos hacia la zona alpina, emergencia, densidad y sobrevivencia de las plántulas. Además se estudió el potencial de formación de banco de semillas y la dinámica a corto plazo de las plántulas y a largo plazo de los adultos.

Se concluyó que el LAS experimenta una combinación de restricciones espaciales y temporales sobre la regeneración de los árboles. Las primeras están dadas por una intensificación de los cuellos de botella en el ciclo de vida de los individuos a medida que la altitud se incrementa. Esto ocurre principalmente en la producción de semillas y en la emergencia de las plántulas. La especie no forma banco de semillas persistente, solamente un banco transitorio. La presencia de un banco de plántulas persistente por décadas podría suplir la ausencia del banco de semillas. Los diversos cuellos de botella actuando uno tras el otro hacen notablemente improbable el establecimiento de un individuo adulto hacia el LAS, más aún sobre él. Finalmente, se llega a un punto muerto demográfico donde

no hay establecimiento de adultos (zona alpina). Por otro lado, la regeneración en las cercanías del LAS requiere de la protección del dosel, ya que los procesos de emergencia y sobrevivencia de plántulas están muy limitados en la zona alpina. Lo anterior sumado a la escasa lluvia de frutos y semillas en esta zona, configuran a largo plazo un borde abrupto. Si bien la presencia de plántulas en la zona alpina sugiere un potencial de ascenso del LAS, su destino es incierto debido a la presión de ramoneo por parte del guanaco (*Lama guanicoe*).

Las restricciones temporales, por su parte, se producen por la regeneración episódica y masiva de la población a todos los niveles altitudinales, tanto a corto plazo (plántulas) como a largo plazo (adultos). Las primeras exhiben máximos establecimientos cada siete a ocho años, mientras que los adultos regeneraron masivamente, por última vez, hace 160 años. Solamente cuando las restricciones temporales se liberan en períodos separados por más de 160 años, las limitaciones espaciales pueden expresarse a través de un corto avance altitudinal del LAS. En los períodos con escaso o nulo establecimiento, la población arbórea se mantiene en virtud de su longevidad que puede alcanzar los 400 años. El LAS en particular *mantiene* su estabilidad en el espacio y en el tiempo durante estos períodos de restricción espacio-temporal, hasta que un futuro máximo de establecimiento posibilita el *origen* de un nuevo LAS.

VI. BIBLIOGRAFÍA

- Alberdi, M. 1995. Ecofisiología de especies leñosas de los bosques higrófilos templados de Chile: resistencia a la sequía y a las bajas temperaturas. *En*: J. Armesto, C. Villagrán y M.T.K. Arroyo (eds.), *Ecología de los bosque nativos de Chile*. pp. 279-300. Vicerrectoría Académica, Universidad de Chile, Santiago.
- Allen, R.B. y Platt, K.H. 1990. Annual seedfall variation in *Nothofagus solandri* (Fagaceae), Canterbury, New Zealand. *Oikos* 57: 199-206.
- Álvarez, S. y Grosse, H. 1978. Antecedentes generales y análisis para el manejo de lenga (*Nothofagus pumilio* Poepp. et Endl. Krasser) en Alto Mañihuales, Aysén. Tesis, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile.
- Armesto, J.J., Casassa, I. y Dollenz, O. 1992. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile. *Vegetatio* 98: 13-22.
- Armstrong, D.P. y Westoby, M. 1993. Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* 74 (4): 1092-1100.
- Arno, S.F. 1966. Interpreting the timberline: An aid to help park naturalists to acquaint visitors with the subalpine-alpine ecotone of western North America. Masters thesis, University of Montana, Missoula. 206 pp.
- Arno, S.F. 1984. Timberline. *Mountain and Arctic Forest Frontiers*. Ed. The Mountaineers, Seattle, USA. 305 pp.
- Arroyo, M.T.K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. *En*: R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.), *Advances in Legume Systematics*. pp. 723-769. Royal Botanic Gardens, Kew, England.
- Arroyo, M.T.K. 1995. Flora y vegetación. *En*: *Estudios de Línea de Base*, Comité Científico Proyecto Río Cóndor. 377 pp.

Arroyo, M.T.K. 1998. Los bosques de lenga de Chile. ¿Qué debemos hacer para asegurar su adecuada preservación y uso sustentable?. *En*: La Tragedia del Bosque Chileno. pp. 110-116. Defensores del Bosque Chileno. Ocho Libros Editores, Santiago, Chile.

Arroyo, M.T.K. y Squeo, F. 1990. Genetic self-incompatibility in the endemic patagonian genus *Benthamiella* (Solanaceae). *Gayana (Botánica)* 47 (1-2): 51-55.

Arroyo, M.T.K. y Uslar, P. 1993. Breeding systems in a temperate mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society* 111: 83-102.

Arroyo, M.T.K., Armesto, J.J. y Primack, R. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution* 149: 187-203.

Arroyo, M.T.K., Donoso, C., Murúa, R.E., Pisano, E.E., Schlatter, R.P. y Serey, I.A. 1996. Toward an ecologically sustainable forestry project. Concepts, Analysis and Recommendations. Universidad de Chile. Departamento de Investigación y Desarrollo. 256 pp.

Baig, M.N. 1972. Ecology of timberline vegetation in the Rocky Mountains of Alberta. Dissertation University of Calgary.

Baig, M.N. y Tranquillini, W. 1976. Studies on upper timberline: morphology and anatomy of Norway spruce (*Picea abies*) and stone pine (*Pinus cembra*) needles from various habitat conditions. *Canadian Journal of Botany* 54: 1622-1632.

Baker, H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53 (6): 997-1010.

Barclay, A.M. y Crawford, R.M. 1984. Seedling emergence in the rowan (*Sorbus aucuparia*) from an altitudinal gradient. *Journal of Ecology* 72: 627-636.

Bazzaz, F.A., Carlson, R.W. y Harper, J.L. 1979. Contribution to the reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature (Lond.)* 279: 554-555.

Becker, J. 1981. Estudio de producción de litter en bosques latifoliados del sur de Chile. Tesis, Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile. 114 pp.

Benecke, U. 1972. Wachstum, CO₂-Gaswechsel und Pigmentgehalt einiger Baumarten nach Ausbringung in verschiedene Höhenlagen. *Angew. Bot.* 46: 117-135.

- Benecke, U. y Nordmeyer, A.H. 1982. Carbon uptake and allocation by *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides* (Hook. f.) Poole and *Pinus contorta* Douglas ex Loudon ssp. *contorta* at montane and subalpine altitudes. *En: Ecology of subalpine zones*. pp. 9-21. Proceedings of IUFRO Workshop August 1982, Oregon State University, Corvallis, Oregon. Forest Research Laboratory, Oregon State University.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *American Naturalist* 11: 838-840.
- Billings, W.D. y Mooney, H.A. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review* 43: 481-529.
- Black, J.N. 1958. Competition between plants of different initial seed size in swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Australian Journal of Agricultural Research* 8: 1-14.
- Black, R.A. y Bliss, L.C. 1978. Recovery sequence of *Picea mariana*-*Vaccinium uliginosum* forests after burning near Inuvik, Northwest Territories, Canada. *Canadian Journal of Botany* 56: 2020-2030.
- Black, R.A. y Bliss, L.C. 1980. Reproductive ecology of *Picea mariana* (Mill.) BSP., at treeline near Inuvik, Northwest Territories, Canada. *Ecological Monographs* 50: 331-354.
- Bonino, N. y Pelliza, A. 1991. Composición botánica de la dieta del guanaco (*Lama guanicoe*) en dos ambientes contrastantes de Tierra del Fuego, Argentina. *Ecología Austral* 1: 97-102.
- Boninsegna, J.A., Keegan, J., Jacoby, G.C., D'Arrigo, R.D. y Holmes, R.L. 1990. Dendrochronological studies in Tierra del Fuego, Argentina. *Quat. S. Am. Antarct. Penin.* 7: 315-326.
- Brown, J.S. y Venable, D.L. 1986. Evolutionary ecology of seed-bank annuals in temporally varying environments. *American Naturalist* 127: 31-47.
- Burns, B. 1991. Regeneration dynamics of *Araucaria*. Ph.D. dissertation, University of Colorado, Boulder.
- Burschel, P., Gallegos, C., Martínez, O. y Moll, W. 1976. Composición y dinámica regenerativa de un bosque virgen mixto de raulí y coigüe. *Bosque* 1(2): 55-74.
- Cabello, A. 1987. Proyecto de protección y recuperación de especies arbóreas y arbustivas amenazadas de extinción. Santiago, Chile Forestal. Documento Técnico 21, 18pp.

- Cabrera, H. M. 1996. Temperaturas bajas y límites altitudinales en ecosistemas de plantas superiores: respuestas de las especies al frío en montañas tropicales y subtropicales. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 309-320.
- Campbell, D.R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: competition for pollination. *Ecology* 66: 544-553.
- Castro, S.A., Figueroa, J. y Armesto, J. 1996. Sobrevivencia de plántulas de *Amomyrtus luma* y *Podocarpus nubigena* en relación a su edad. *Noticiero de Biología* 4 (3): 241-242.
- Cavers, P.B. y Harper, J.L. 1966. Germination polymorphism in *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. *Journal of Ecology* 54: 367-382.
- CONAF. 1997. Catastro y Evaluación. Recursos Vegetacionales Nativos de Chile. Resultados Finales. Síntesis. CONAF-CONAMA-BIRF.
- Conover, W.J. 1980. Practical nonparametric statistics. Second edition. John Wiley and Sons, New York, USA.
- Cottam, G. y Curtis, J.T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37: 451-460.
- Chambers, J. 1989. Seed viability of alpine species: variability within and among years. *Journal of Range Management* 42 (4): 304-308.
- Chiariello, N.R. y Gulmon, S.L. 1991. Stress effects on plant reproduction. *En*: H.A. Mooney, W.E. Winner y E.J. Pell (eds.), *Response of plants to multiple stresses*. Academic Press.
- Crawford, R.M.M. 1989. Studies in Plant Survival (Ecological case histories of plant adaptation to adversity). *Studies in Ecology* 11: 76-103. Blackwell Scientific Publishing, London.
- Day, R.J. 1963. Spruce seedling mortality caused by adverse summer microclimate in the Rocky Mountains. Department of Forestry Publications No. 1003.
- Denslow, J.S. 1980. Notes on the seedling ecology of a large-seeded species of Bombacaceae. *Biotropica* 12: 220-222.
- Diggle, P. 1995. Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 531-552.

- Dolukhanov, A.G. 1978. The timberline and the subalpine belt in the Caucasus Mountains, USSR. *Arctic and Alpine Research* 10 (2): 409-422.
- Dollenz, O. 1995. Los árboles y bosques de Magallanes. Ediciones Universidad de Magallanes. 124 pp.
- Donoso, C. 1979. Variación y tipos de diferenciación en poblaciones de roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst.). *Bosque* 3 (1): 1-14.
- Donoso, C. 1981. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Investigación y desarrollo forestal. CONAF/PNUD/FAO. Santiago. Documento de trabajo No. 38. 82 pp.
- Donoso, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 488 pp.
- Donoso, C. 1995. Ecología Forestal. *En: Estudios de Línea de Base, Comité Científico Proyecto Río Cóndor*. 110 pp.
- Donoso, C. y Landrum, L.R. 1979. *Nothofagus leoni*, a natural hybrid between *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. and *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser. *New Zealand Journal of Botany* 1 (17): 353-360.
- Duncan, R.P. 1989. An evaluation of error in tree age estimates based on increment cores in kahikatea (*Dacrycarpus dacrydioides*). *New Zealand Natural Sciences* 16: 31-37.
- Enright, N.J. y Cameron, N.K. 1988. The soil seed bank of a kauri (*Agathis australis*) forest remnant near Auckland, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 26: 223-236.
- Espejo, G. 1996. Desarrollo de la regeneración inicial de lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) bajo corta de protección en la XII Región. Tesis Ing. Forestal, Universidad de Chile. 57 pp.
- Faegri, K. y Van der Pijl, L. 1979. Principles of Pollination Ecology. Pergamon, Oxford, U.K.
- Fischer, F., Schmid, P. y Hughes, B.R. 1959. Anzahl und Verteilung der in der Schneedecke angesammelten Fichtensamen. *Mitteilungen Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes.* 35: 459-479.
- Foster, S.A. 1986. On the adaptative value of large seeds for tropical moist forests trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52: 260-299.

- Frangi, J.L., Richter, L.L., Barrera, M.D. y Aloggia, M. 1997. Decomposition of *Nothofagus* fallen woody debris in forests of Tierra del Fuego, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1095-1102.
- Fritts, H. 1976. *Tree-rings and climate*. Academic Press, London.
- Fuenzalida, H. 1967. Clima. *En*: H. Fuenzalida (ed.), *Geografía Económica de Chile*. pp. 99-152. Texto refundido, Corfo, Chile.
- Gajardo, D. y Cabello, A. 1997. Propagation of *Nothofagus pumilio* by seeds. II Southern Connection Congress, Valdivia, Chile. *Noticiero de Biología* 5 (1): 151.
- Godeas, A.M., Arambarri, A.M. y Gamundi, I. 1993. Micosociología en los bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego. I. Diversidad, abundancia y fenología. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 45: 291-302.
- Goodall, R.N.P. 1979. *Tierra del Fuego*. Ediciones Shanamaim, Argentina. 329 pp.
- Grace, J. 1989. Tree lines. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 324: 233-245.
- Gross, K.L. 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72: 369-387.
- Gross, K.L. y Werner, P.A. 1982. Colonizing abilities of "biennial" plant species in relation to ground cover: implications for their distribution in a successional sere. *Ecology* 63: 921-931.
- Grosse, H. 1995. Chile's boreal forests. *En*: *International Boreal Forest Genetic Resources Workshop*, Toronto, Canada. 11 pp.
- Habeck, J.R. 1969. A gradient analysis of a timberline zone at Logan Pass, Glacier Park, Montana. *Northwest Science* 43: 65-73.
- Hadley, J.L. y Smith, W.K. 1983. Influence of wind exposure on needle desiccation and mortality for timberline conifers in Wyoming, U.S.A. *Arctic and Alpine Research* 15 (1): 127-135.
- Haig, D. y Westoby, M. 1988. On limits to seed production. *American Naturalist* 131 (5): 757-759.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.

- Harper, J.L. y Wallace, H.L. 1987. Abortion and the costs of fecundity in *Epilobium montanum* L. *Oecologia* 74: 31-38.
- Harper, J.L., Lovell, P.H. y Moore, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327-356.
- Harper, J.L., Clatworthy, J.N., McNaughton, J.H. y Sagar, G.R. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* 15: 209-227.
- Hendrix, S.D. 1984. Variation in seed weight and its effect on germination in *Pastinaca sativa* L. (Umbelliferae). *American Journal of Botany* 71: 795-802.
- Henríquez, C., Bustamante, R., Serey, I. y Chacón, P. 1997. Regeneration of *Nothofagus pumilio* in southern temperate forests: ecological correlates. II Southern Connection Congress, Valdivia, Chile. *Noticiero de Biología* 5 (1): 159.
- Hewitt, G.M. 1993. Postglacial distribution and species substructure: lessons from pollen, insects and hybrid zones. *En: D.R. Lees y D. Edwards (eds.), Evolutionary patterns and processes.* pp. 97-123. Academic Press. U.S.A.
- Hoffmann, A.A. y Blows, M.W. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 223-227.
- Holtmeier, F. K. 1980. Influence of wind on tree-physiognomy at the upper timberline in the Colorado Front Range. *En: U. Benecke y M.R. Davis (eds.), Mountain Environments and Subalpine Tree Growth.* pp. 247-261. Wellington: New Zealand Forest Service, Technical Paper No. 70, New Zealand Forest Service.
- Holtmeier, F. K. 1981. What does the term "krummholz" really mean? Observations with special reference to Alps and the Colorado Front Range. *Mountain Research and Development* 1: 253-260.
- Holzer, K. 1967. Das Wachstum des Baumes in seiner Anpassung an zunehmende Seehöhe. *Mitteilungen Forstl. Bundesversuchsanst. Wien*: 75: 427-456.
- Holzer, K. 1973. Die Vererbung von physiologischen und morphologischen Eigenschaften der Fichte. II. Mutterbaummerkmale. Unveröffentlichtes Manuskript.
- Howe, H.F. y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.

- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist* 145 (2): 153-191.
- Kaufmann, M.R. y Eckard, A.N. 1977. Water potential and temperature effects on germination of Engelmann spruce and Lodgepole pine seeds. *Forest Science* 23: 27-33.
- Kearney, M.S. 1982. Recent seedling establishment at timberline in Jasper National Park, Alberta. *Canadian Journal of Botany* 60: 2283-2287.
- Kloet, S.P. y Hill, N.M. 1994. The paradox of berry production in temperate species of *Vaccinium*. *Canadian Journal of Botany* 72: 52-58.
- Kullman, L. 1983. Short-term population trends of isolated tree-limit stands of *Pinus sylvestris* L. in central Sweden. *Arctic and Alpine Research* 15(3): 369-382.
- Kullman, L. 1990. Dynamics of altitudinal tree-limits in Sweden: a review. *Norsk Geografisk Tidsskrift* 44: 103-116.
- Kullman, L. 1996. Recent cooling and recession of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in the forest-alpine tundra ecotone of the Swedish Scandes. *Journal of Biogeography* 23: 843-854.
- Kuoeh, R. 1965. Der Samenanfall 1962/63 an der oberen Fichtenwaldgrenze im Sertigtal. *Mitteilungen Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes.* 41: 63-85.
- LaMarche, Jr. V.C., Holmes, R.L., Dunwiddie, P.W. y Drew, L.G. 1979. Tree-ring chronologies of the Southern Hemisphere. *Chronology Series V. Vol. 2: Chile*. Lab. of Tree-Ring Research, U. of Arizona, Tucson.
- Lanner, R.M. y Vander Wall, S.B. 1980. Dispersal of limber pine seed by Clark's Nutcracker. *Journal of Forestry* 78: 637-639.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Third edition, Springer.
- Ligon, J.D. 1978. Reproductive interdependence of piñon jays and piñon pines. *Ecological Monographs* 48: 111-126.
- Little, E.L. Jr. 1979. *Checklist of United States trees (native and naturalized)*. USDA Forest Service, Agriculture Handbook 541. 375 pp.

- Louda, S.M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. *En*: M. Allesio, V.T. Parker y R.L. Simpson (eds.), *Ecology of Soils Seed Banks*. pp. 25-51. Academic Press, San Diego.
- Manson, B.R. 1974. The life history of silver beech (*Nothofagus menziesii*). *Proceedings of the New Zealand Ecological Society* 21: 27-31.
- Marchand, P.J. y Chabot, B.F. 1978. Winter water relations of tree-line plant species on Mt. Washington, New Hampshire. *Arctic and Alpine Research* 10: 105-116.
- Marr, J. 1977. The development and movement of tree islands near the upper limit of tree growth in the Southern Rocky Mountains. *Ecology* 58: 1159-1164.
- Marshall, D. 1986. Effects of seed size on seedling success in three species of *Sesbania* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 73: 457-464.
- Marticorena, C. y Quezada, M. 1985. Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana (Botánica)* 42 (1-2): 1-157.
- Maruyama, K., Yanagisawa, T. y Kanai, C. 1972. Ecological studies on natural beech forest. 24. Rates of photosynthesis of detached sun-leaves in some Japanese deciduous broad-leaved tree species growing at beech zone. *Niigata Agric. Science* 24: 13-21.
- Mascareño, A. 1987. Evaluación de ensayos de semillación y regeneración de Lengua (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) bajo diferentes tratamientos a la cama de semillas en la reserva forestal Trapananda, Coyhaique, XI Región. Tesis, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. xii + 105 pp.
- McGraw, J.B. y Vavrek, M.C. 1989. The role of buried viable seeds in arctic and alpine plant communities. *En*: M. Allesio, V.T. Parker y R.L. Simpson (eds.), *Ecology of Soils Seed Banks*. pp. 91-105. Academic Press, San Diego.
- Meeuse, B. y Morris, S. 1984. *The sex life of flowers*. Rainbird, London, U.K.
- Mella, J. E. 1995. El guanaco (*Lama guanicoe*) en Tierra del Fuego, Chile: distribución, abundancia e impacto sobre el bosque. *En*: Estudios de Línea de Base, Comité Científico Proyecto Río Cóndor. Subproyecto 94-14. 56 pp.
- Michaelis, P. 1934 a. Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze. II. Die Schichtung der Windgeschwindigkeit, Lufttemperatur und Evaporation über einer Schneefläche. *Beih. Bot. Zentralbl.* 52B: 310-332.

- Michaelis, P. 1934 b. Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze. III. Über die winterlichen Temperaturen der pflanzlichen Organe, insbesondere der Fichte. Beih. Bot. Zentralbl. 52B: 333-377.
- Montaldo, P. 1974. La bioecología de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch. Instituto Forestal Latino-Americano, Bol. Técn. 46.
- Mooney, H.A., Wright, R.D. y Strain, B.R. 1964. The gas exchange capacity of plants in relation to vegetation zonation in the White Mountains of California. American Midland Naturalist 72: 282-297.
- Moore, R.P. 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality. En: N. Heydecker (ed.), Seed Ecology. pp. 10- 25. The Butterworth Group, London.
- Mork, E. 1960. On the relationship between temperature, leading shoot increment and the growth and lignification of the annual ring in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). (Norwegian) Medd. Nors. Skogforsöksves. 56: 229-261.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. Trends in Ecology and Evolution 10 (2): 58- 62.
- Nather, H. 1958. Zur Keimung der Zirbensamen. Zentralbl. Gesamte Forstwes. 75: 61-70.
- Norton, D.A. y Schönenberger, W. 1984. The growth forms and ecology of *Nothofagus solandri* at the alpine timberline, Craigieburn Range, New Zealand. Arctic and Alpine Research 16 (3): 361-370.
- Norton, D.A., Palmer, J.G. y Ogden, J. 1987. Dendroecological studies in New Zealand. 1. An evaluation of tree age estimates based on increment cores. New Zealand Journal of Botany 25: 373-383.
- Oswald, H. 1969. Conditions forestières et potentialité de l'épicéa en haute ardèche. Ann. Sci. For. 26: 183-224.
- Ott, E. 1978. Über die Abhängigkeit des Radialzuwachses und der Oberhöhen bei Fichte und Lärche von der Meereshöhe und Exposition im Lötschertal. Schweiz. Z. Forstwes. 129: 169-193.
- Parrish, J.A.D. y Bazzaz, F.A. 1979. Difference in pollination niche relationships in early and late successional plant communities. Ecology 60 (3): 597-610.

- Parsons, P.A. 1993. Stress, metabolic cost and evolutionary change: from living organisms to fossils. *En*: D.R. Lees y D. Edwards (eds.), *Evolutionary patterns and processes*. pp. 139-156. Academic Press, U.S.A.
- Pickett, S.T.A. y White, P.S. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Pisano, E. 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia chilena. I: Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. *Anales Instituto de la Patagonia* 8: 121-150.
- Pisano, E. 1995. Clima. *En*: *Estudios de Línea de Base*, Comité Científico Proyecto Río Cóndor. 8 pp.
- Pisek, A. y Winkler, E. 1958. Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* LINK) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. *Planta* 51: 518-543.
- Pisek, A., Larcher, W., Moser, W. y Pack, I. 1969. Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. III. Temperaturabhängigkeit und optimaler Temperaturbereich der Netto-Photosynthese. *Flora (Jena)* B 158: 608-630.
- Platter, W. 1976. Wasserhaushalt, cuticuläres Transpirationsvermögen und Dicke der Cutinschichten einiger Nadelholzarten in verschiedenen Höhenlagen und nach experimenteller Verkürzung der Vegetationsperiode. *Dissertation Univ. Innsbruck*.
- Poole, A.L. 1948. The flowering of beech. *New Zealand Journal of Forestry* 5: 422-442.
- Poole, A.L. 1950. Studies of the New Zealand *Nothofagus* species. 2. Nut and cupule development. *Transactions of the Royal Society of New Zealand*. Vol. 78, Part 1: 502-508.
- Poole, A.L. 1965. The flowering, seeding and hybridization of beeches. *En*: *Beech forestry in New Zealand*, Vol.2. pp. 70-71. New Zealand Forestry Service, Forestry Research Institute Symp. 5.
- Raedecke, K. 1978. El guanaco en Magallanes, Chile. Su distribución y biología. Santiago, Chile, CONAF, Publicación Técnica No. 4. 182 pp.
- Raedecke, K. 1980. Food habits of the guanaco (*Lama guanicoe*) of Tierra del Fuego, Chile. *Turrialba* 30 (2): 177-181.

- Raedecke, K. 1982. Habitat uses by guanaco and sheep on common range, Tierra del Fuego, Chile. *Turrialba* 32: 309-314.
- Rebertus, A.J. y Veblen, T.T. 1993. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 4: 641-654.
- Rebertus, A.J., Veblen, T.T. y Kitzberger, T. 1993. Gap formation and dieback in Fuego-Patagonian *Nothofagus* forests. *Phytocoenologia* 23: 581-599.
- Rebertus, A.J., Kitzberger, T., Veblen, T.T. y Roovers, L.M. 1997. Blowdown history and landscape patterns in the Andes of Tierra del Fuego, Argentina. *Ecology* 78 (3): 678-692.
- Reekie, E.G. y Bazzaz, F.A. 1987 a. Reproductive effort in plants. 1. Carbon allocation to reproduction. *American Naturalist* 129 (6): 876-896.
- Reekie, E.G. y Bazzaz, F.A. 1987 b. Reproductive effort in plants. 3. Effect of reproduction on vegetative activity. *American Naturalist* 129 (6): 907-919.
- Rees, M. 1994. Delayed germination of seeds: A look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. *American Naturalist* 144: 43-64.
- Rees, M. 1996. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 351: 1299-1308.
- Riveros, M., Cárdenas, E., Erazo, S., O'Reilly, S. y Palma, B. 1994. Flujo de polen y reproducción en dos especies del género *Nothofagus*. *En: Libro de Resúmenes IX Reunión Nacional de Botánica, Valdivia, Chile.* p. 174.
- Rodríguez, G. 1990. Propagación de *Nothofagus* chilenos por medio de semillas. *Agrociencia* 6 (2): 123-129.
- Rodríguez, R., Matthei, O. y Quezada, M. 1983. Flora arbórea de Chile. Editorial de la Universidad de Concepción, Chile. 408 pp.
- Rojas, L. 1997 a. Seed size in *Guindilia trinervis* (Sapindaceae): its effect on germination and granivory in the montane matorral, Central Chile. II Southern Connection Congress, Valdivia, Chile. *Noticiero de Biología* 5 (1): 185.
- Rojas, L. 1997 b. Regeneración de *Guindilia trinervis* Gill. ex H. et A. (SAPINDACEAE), en el matorral Esclerófilo Montano de Chile Central. Efecto de la

- Variación en el Tamaño de las Semillas. Tesis de Magister en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. xii + 60 pp.
- Ronco, F. 1970. Influence of high light intensity on survival of planted Engelmann spruce. *Forest Science* 16: 331-339.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63: 1533-1546.
- Scheirer, C.J., Roy, W.S. y Hare, N. 1976. The analysis of ranked data derived from completely randomized factorial designs. *Biometrics* 32: 429-434.
- Schmidt, H. y Cruz, G. 1990. Diferenciación de unidades estructurales en el bosque virgen de lenga (*Nothofagus pumilio*) en Magallanes. *Ciencias Forestales*, Vol. 6, No. 2.
- Schmidt, H. y Urzúa, A. 1982. Transformación y manejo de los bosques de Lenga en Magallanes. *Ciencias Agrícolas* No. 11, CONAF-U. de Chile.
- Schmidt, H., Caldentey, J. y Peña, K. 1997. Seguimiento forestal y ambiental del uso de los bosques de lenga. XII Región. CONAF, Intendencia de la XII Región Magallanes y Antártida Chilena.
- Schmidt-Vogt, H. 1964. Die Zapfen- und Samenreifung im Hochgebirge. *En: H. Schmidt-Vogt (ed.), Forstsamengewinnung und Pflanzenanzucht für das Hochgebirge.* pp. 168-177. München: BLV.
- Sievert, H. 1995. Estudio de crecimiento para un bosque multietáneo de lenga. Tesis Ing. Forestal, Universidad de Chile. 60 pp.
- Slatyer, R.O. 1976. Water deficits in timberline trees in the Snowy Mountains of southeastern Australia. *Oecologia* 24: 357-366.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. Third edition. W.H. Freeman and Company, New York. xix + 887 pp.
- Soto, N. 1994. Proyecto Conservación y Manejo del Guanaco *Lama guanicoe* en Isla Tierra del Fuego. Estimación poblacional- 1993. Corporación Nacional Forestal (CONAF), Punta Arenas.
- Squeo, F.A., Rada, F., Azócar, A. y Goldstein, G. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia* 86: 378-382.

- Stanton, M.L. 1984. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65: 1105-1112.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- Stephenson, A.G. 1984. The regulation of maternal investment in an indeterminate flowering plant (*Lotus corniculatus*). *Ecology* 65: 113-121.
- Stevens, G.C. y Fox, J.F. 1991. The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 177-191.
- Stöcklin, J. y Bäumler, E. 1996. Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. *Journal of Vegetation Science* 7: 45-56.
- Stöcklin, J. y Favre, P. 1994. Effects of plant size and morphological constraints on variation in reproductive components in two related species of *Epilobium*. *Journal of Ecology* 82: 735-746.
- Szeicz, J.M. y MacDonald, G.M. 1995. Recent white spruce dynamics at the subarctic alpine treeline of north-western Canada. *Journal of Ecology* 83: 873-885.
- Tanai, T. 1986. Phytogeographic and phylogenetic history of the genus *Nothofagus* Bl. (Fagaceae) in the southern Hemisphere. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University ser. IV, vol. 21 (4)*: 505-582.
- Thompson, K. y Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.
- Tomback, D.F. 1978. Foraging strategies of Clark's nutcrackers. *Living Bird* 16: 123-160.
- Tranquillini, W. 1969. Photosynthese und Transpiration einiger Holzarten bei verschieden starkem Wind. *Zentralbl. Gesamte Forstwes.* 86: 35-48.
- Tranquillini, W. 1974. Der Einfluß von Seehöhe und Länge der Vegetationszeit auf das cuticuläre Transpirationsvermögen von Fichtensämlingen im Winter. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 87: 175-184.
- Tranquillini, W. 1979. *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. Springer-Verlag, Berlin, 137 pp.

- Traverso, G. 1982. Estudio de competencia en renovales de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser en la XI Región. Tesis Ing. Forestal, 95 pp.
- Tschermak, L. 1950. Waldbau auf pflanzengeographisch-ökologischer Grundlage. Wien: Springer.
- Tuhkanen, S. 1992. The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. *Acta Botanica Fennica* 145: 1-65.
- Uriarte, A. 1987. Crecimiento y calidad de la regeneración de lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) en bosques secundarios de la provincia de Última Esperanza, XII Región. Tesis Ing. Forestal, Universidad de Chile. 94 pp.
- Vander Wall, S.B. y Balda, R.P. 1977. Coadaptations of the Clark's nutcracker and the pinon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecological Monographs* 47: 89-111.
- Veblen, T.T. 1979. Structure and dynamics of *Nothofagus* forests near timberline in South-Central Chile. *Ecology* 60 (5): 937-945.
- Veblen, T.T. 1985. Stand dynamics in Chilean *Nothofagus* forests. *En: S.T.A. Pickett y P.S. White (eds.), The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* pp. 35-51. Academic Press, Orlando, FL, U.S.A.
- Veblen, T.T. y Ashton, D. 1978. Catastrophic influences on the vegetation of the valdivian Andes, Chile. *Vegetatio* 3: 149-167.
- Veblen, T.T. y Lorenz, D.C. 1987. Post-fire development of *Austrocedrus-Nothofagus* forests in northern Patagonia. *Vegetatio* 71: 113-126.
- Veblen, T.T., Donoso, C., Kitzberger, T. y Rebertus, A.J. 1996. Ecology of southern Chilean and southern Argentinian *Nothofagus* forests. *En: T.T. Veblen, R.S. Hill y J. Read (eds.), Ecology and biogeography of Nothofagus forests.* pp. 293-353. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Villalba, R. 1995. Climatic influences on forest dynamics along the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. Ph.D. Thesis, University of Colorado, Boulder. xvi + 288 pp.
- Villalba, R. y Veblen, T.T. 1997. Improving estimates of total tree ages based on increment core samples. *Ecoscience* 4 (4): 534-542.
- Villalba, R., Boninsegna, J.A., Veblen, T.T., Schmelter, A. y Rubulis, S. 1997 a. Recent trends in tree-ring records from high elevation sites in the Andes of northern Patagonia. *Climate Change* 36: 425-454.

- Villalba, R., Cook, E.R., D'Arrigo, R.D., Jacoby, G.C., Jones, P.D., Salinger, M.J. y Palmer, J. 1997 b. Sea-level pressure variability around Antarctica since A.D. 1750 inferred from subantarctic tree-ring records. *Climate Dynamics* 13: 275-390.
- Walter, H. 1968. *Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Band II.* Jena VEB Gustav Fischer.
- Wardle, J. 1970. Ecology of *Nothofagus solandri*. *New Zealand Journal of Botany* 8: 494-646.
- Wardle, J. 1984. *The New Zealand beeches. Ecology, Utilisation and Management.* New Zealand Forest Service. 447 pp.
- Wardle, P. 1965. A comparison of alpine timberlines in New Zealand and North America. *New Zealand Journal of Botany* 3: 113-135.
- Wardle, P. 1971. An explanation for alpine timberline. *New Zealand Journal of Botany* 9: 549-554.
- Wardle, P. 1977. Japanese timberlines and some geographic comparisons. *Arctic and Alpine Research* 9: 249-258.
- Wardle, P. 1981. Is the alpine timberline set by physiological tolerance, reproductive capacity, or biological interactions? *Proceedings of Ecological Society of Australia* 11: 53-66.
- Wardle, P. 1985 a. New Zealand timberlines. 1. Growth and survival of native and introduced tree species in the Craigieburn Range, Canterbury. *New Zealand Journal of Botany* 23: 219-234.
- Wardle, P. 1985 b. New Zealand timberlines. 2. A study of forest limits in the Crow Valley near Arthur's Pass, Canterbury. *New Zealand Journal of Botany* 23: 235-261.
- Wardle, P. 1998. Comparison of alpine timberlines in New Zealand and the Southern Andes. *En: Ecosystems, Entomology and Plants.* Royal Society of New Zealand Miscellaneous Series 48. pp. 69-90.
- Wardle, P. y Coleman, M. 1992. Evidence for rising upper limits of four native New Zealand forest trees. *New Zealand Journal of Botany* 30: 303-314.
- Webb, C.J. y Kelly, D. 1993. The reproductive biology of the New Zealand flora. *Trends in Ecology and Evolution* 8 (12): 442-447.

Willson, M.F. y Price, P.W. 1980. Resource limitation of fruit and seed production in some *Asclepias* species. *Canadian Journal of Botany* 58: 2229-2233.

Winn, A.A. 1988. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology* 69 (5): 1537-1544.

Woodward, F.I. 1986. Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. *Oecologia* 70: 580-586.

Wright, R.D. 1963. Some ecological studies on Bristlecone pine in the White Mountains of California. Dissertation University of California, Los Angeles.