



Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco
Sede Esquel
Facultad de Ingeniería
Departamento de Ingeniería Forestal
Año 2020

SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO INICIAL DE RENOVALES DE
***Austrocedrus chilensis* Y *Nothofagus dombeyi* EN RELACIÓN**
A LA LUMINOSIDAD Y LA HUMEDAD DE SUELO



Alumno: Cristian E. Huisca

Director: Dr. Guillermo E. Defossé
Codirectora: Dra. Marina Caselli

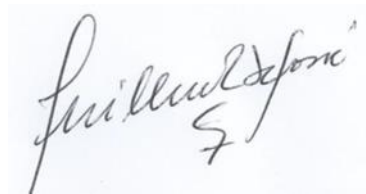
Trabajo Final.
Requerimiento para el otorgamiento del título de Ingeniero Forestal
Esquel, Chubut. Diciembre de 2020

Trabajo Final presentado como requisito parcial para el otorgamiento
del título de Ingeniero Forestal

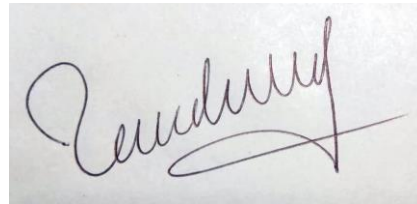
Título: “Supervivencia y crecimiento inicial de renovales de *Austrocedrus chilensis* y *Nothofagus dombeyi* en relación a la luminosidad y la humedad de suelo”

Aprobados por los profesores guías:

Dr. Guillermo E. Defossé (Director):



Dra. Marina Caselli (Codirectora):



Acepto que mi Trabajo Final sea parte de la colección de la biblioteca de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco y que esta universidad permita consultar mi trabajo a cualquier lector. También afirmo que el contenido del Trabajo es de mi autoría.



Cristian E. Huisca

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco a mi mamá por haberme dado la vida, por su amor y acompañamiento en cada paso que elijo seguir. Este trabajo va dedicado a esa persona tan maravillosa, quien es el sentido de mi vida. También agradezco a mis hermanas/os, nombro a Yoli en representación de todos, quien fue desde el primer momento esa compañía que necesité, para hoy estar llegando al fin de esta etapa tan importante en mi vida.

A mi codirectora Marina por la confianza desde el primer momento, por su permanente y excelente predisposición, por su ayuda, acompañamiento y guía en cada etapa de la tesina. Descubrí una hermosa persona y una enorme profesional. A mi director Guillermo, que tuvo el gran gesto de entender mi situación y aceptar la dirección de mi trabajo.

Al grupo administrativo de la facultad de ingeniería forestal, a Gaby por su permanente ayuda y su paciencia, gracias a ello hoy me llevo su bella amistad, gracias también a Jorge y Cecilia.

A Liliana Contardi por su permanente apoyo, a Virginia Alonso gracias por su gran colaboración. A Ezequiel Marcuzzi por su predisposición cuando requerí de su información. Y así a todos los profesionales que de alguna u otra manera contribuyeron en mi formación.

Muchas gracias también al señor Juan Arbeleche y a la señora Elizabeth Castelli por su gran colaboración. Y a mis amigos que me acompañaron en cada momento, a todos ellos, ¡MUCHAS GRACIAS!

CONTENIDOS

CONTENIDOS	3
INTRODUCCIÓN	5
OBJETIVO	9
Predicciones	9
METODOLOGÍA	10
Sitio de estudio	10
Material vegetal	11
Diseño experimental	11
Seguimiento del ensayo durante la segunda temporada de crecimiento y variables de medición	15
Análisis estadístico	19
RESULTADOS	21
Condiciones ambientales durante el ensayo	21
Variables evaluadas	21
Supervivencia	21
Volumen	22
Área foliar específica	23
Área foliar	24
Espesor foliar	25
Biomasa aérea	26
Biomasa radical	27
Distribución de raíces	28
Relación Tallo/Raíz	29
DISCUSIÓN	31
Supervivencia	31
	3

Crecimiento y caracteres funcionales	33
CONCLUSIONES	37
BIBLIOGRAFÍA	38
ANEXOS	45
Supervivencia	45
Volumen (<i>cm³</i>)	45
Biomasa aérea (g)	46
Área foliar total (<i>mm²</i>)	47
Área foliar específica (<i>mm²g</i>)	48

INTRODUCCIÓN

El ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. & Bizzarri) -en adelante “ciprés”- y el coihue (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.), son dos especies características de los Bosques Andino-Patagónicos (Dezzotti y Sancholuz 1991) que se distribuyen a ambos lados de la Cordillera de los Andes. El ciprés lo hace entre los 32° 39' S y los 43° 44' S (Pastorino *et al.* 2006), mientras que el coihue entre los 34°41' S y los 48°02' S (Villanueva 2007) (Figura 1). En ambientes húmedos, ambas especies se encuentran en formaciones mixtas, con estructuras estratificadas verticalmente (Amoroso *et al.* 2012) (Figura 2). En estas formaciones mixtas, ambas especies se regeneran luego de incendios, formando rodales de estructura diamétrica bimodal, dado a que coihue tiene un crecimiento absoluto mayor que ciprés (Veblen *et al.* 1995).

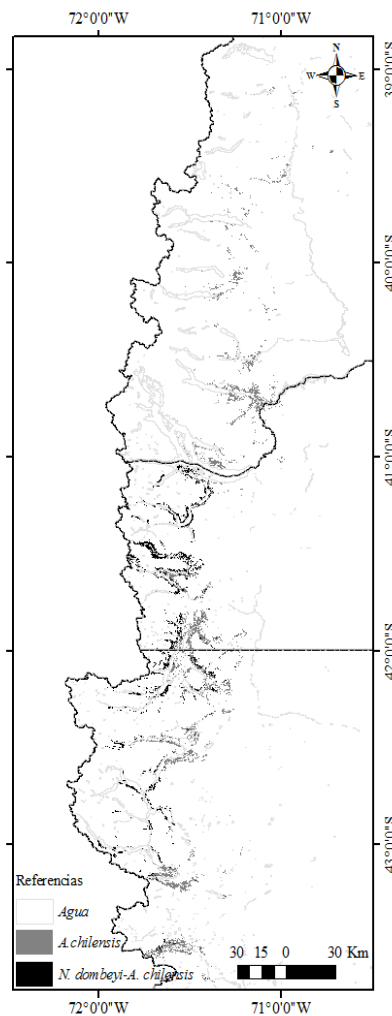


Figura 1. Distribución de los bosques de ciprés y de bosques mixtos de ciprés y coihue. Figura extraída de Caselli (2020).



Figura 2. “Bosques mixtos” de ciprés y coihue.

El ciprés posee un porte que en el bosque natural promedia entre 20 y 25 m de altura, según el sitio, aunque se han citado algunos ejemplares de hasta 37 m (Tortorelli 1956). Los diámetros a la altura del pecho habituales en árboles adultos varían entre los 30 y 50 cm, pero suelen encontrarse individuos de más de 1 m. Esto debido a que la mayoría de los ejemplares de ciprés se desarrollaron con posterioridad a los incendios de principios del 1900. Su fuste es recto, algo cónico, con una corteza delgada en individuos jóvenes y con grietas longitudinales a la madurez, de copa mayormente piramidal, compacta. Su follaje es perenne, con hojas escumiformes, imbricadas, opuestas, dimorfas (Rodríguez *et al.* 1983). Forma distintos tipos de bosques, mayormente determinados por las condiciones de humedad, ya que vegeta en un muy amplio rango de precipitaciones, desde menos de 400 mm a más de 2000 mm (Gyenge *et al.* 2005), con un límite altitudinal superior que llega a los 1000 - 1100 msnm. Los requerimientos de luz del ciprés pueden variar, ya que en su estado adulto es relativamente intolerante a la sombra, pero para germinar y sobrevivir en sus primeros años de vida, requiere protección de la radiación directa (Kitzberger *et al.* 2000; Urretavizcaya *et al.* 2012). En los bosques ecotonales y esteparios, donde esta protección no se da por la ausencia del propio dosel de la especie, el reclutamiento y establecimiento depende de arbustos que actúan como plantas “nodrizas” (Kitzberger *et al.* 2000).

El coihue por su parte, se encuentra en sitios con precipitaciones anuales que van de entre los 900 y más de 4000 mm, y en elevaciones que van desde el nivel del mar (en Chile) hasta los 1300 msnm. El coihue alcanza habitualmente los 30 m de altura y diámetros a la altura del pecho de hasta 2 m (Veblen 1989). Su fuste es cilíndrico y recto. La corteza es gris-oscura, lisa, adquiriendo fisuras longitudinales poco profundas con el tiempo; y su copa de ramas abiertas, estratificadas, termina en forma de peine. Es un árbol perenne, con hojas alternas, brevemente pecioladas, de 2-3,5 cm de largo por 1-1,5 cm de ancho; lámina lanceolada, algo romboidal, coriácea, verde oscura o amarillenta (Gut 2017).

El coihue es considerada una especie intolerante a la sombra, por lo que requiere altos niveles de luz para la supervivencia y crecimiento de sus plántulas (Read y Hill 1985). En claros de bosques muy abiertos es capaz de crecer rápidamente (Veblen y Lorenz 1987). Sin embargo, Donoso *et al.* (2007) mostró que los plantines de coihue pueden tener problemas de supervivencia en sitios abiertos, ya que pueden ser afectados por la falta de humedad o las heladas, lo que implica que en sitios con déficit hídrico estacional y en fondos de valle, requeriría cierta protección del dosel para poder establecerse.

Se ha demostrado que los regímenes de luz y humedad del suelo son factores microambientales que condicionan en gran medida la supervivencia, el crecimiento y los patrones de la regeneración de las especies forestales (Canham 1988, Kobe *et al.* 1995, Holmgren *et al.* 1997). Diversos estudios de campo han encontrado que los efectos de la disponibilidad de luz y agua interactúan, a veces combinándose en una forma compleja (Valladares *et al.* 2004), lo que dificulta la interpretación del rol específico de cada uno de estos factores. Sin embargo, la identificación de estos efectos es crucial para entender cómo afectan el establecimiento de las especies forestales (Aranda *et al.* 2004). Para interpretar los efectos de esta interacción en la distribución de las plantas dentro del rodal, es preciso estudiar lo que ocurre en condiciones naturales, pero en estas condiciones separar los efectos de cada factor resulta poco menos que imposible (Valladares *et al.* 2004). En cambio, llevar a cabo experimentos en condiciones de vivero bajo condiciones controladas, permite detectar interacciones entre los factores y separar los efectos de cada uno, para así poder interpretar las implicancias que tienen para la supervivencia y el crecimiento de las especies estudiadas (Valladares *et al.* 2004), así como los cambios en los caracteres funcionales de las mismas como adaptación a las variaciones de estos factores.

Un carácter funcional es toda característica morfológica, fisiológica o fenológica, medible a nivel de individuo, desde el nivel de célula al nivel de organismo, y con potencial para afectar su desempeño ecológico (McGill *et al.* 2006; Lavorel *et al.* 2007; Violle *et al.* 2007) así como de afectar al ambiente

donde se desarrolla ese individuo (Lavorel and Garnier 2002). Los principales caracteres funcionales son el área foliar específica (AFE), el área foliar total, el espesor foliar, y la biomasa aérea (hojas y tallo) y de raíces. El AFE, que se define como el área de una hoja fresca dividida por su peso seco, está relacionada también al espesor foliar, rasgo determinante de la resistencia física de las hojas. El área foliar total, se define como el área proyectada de una cara de la hoja individual DiverSus (2014), la biomasa aérea, que es el peso seco del conjunto tallo, ramas y hojas. Y por último la biomasa radical, la cual es el peso seco de la raíz. Letourneau (2006) registró en ciprés que los valores AFE en plantines bajo cobertura se reducían cuando la cobertura era menor, lo cual respondería a un cambio interno en el espesor de la lámina de la hoja, resultando en un mayor espesor foliar en las hojas más expuestas a la luz. En coihue Calabria y Puntieri (2008), reportaron una mayor AFE bajo sombra alcanzada gracias a una menor biomasa foliar pero sin cambios notables en el área foliar. En árboles adultos de bosques mixtos de ciprés-coihue Caselli (2020) registró una mayor AFE en coihue comparada a ciprés, lo que le conferiría una ventaja de crecimiento al tener mayor capacidad de captar luz (Dahlgren et al. 2006). Por otro lado, otra la relación tallo/raíz, la cual se define como el cociente entre el Peso seco aéreo (g) y el Peso seco radical (g), varía ampliamente entre especies vegetales, y es fuertemente modificada por los factores externos (Müller 2013). Quiroz Marchant (2009) recomienda valores cercanos a 1 para sitios secos, en el cual las plantas responderían de mejor manera al momento de ser plantada a campo.

Considerando que el ciprés y el coihue difieren en su tolerancia a la sombra y a la sequía, el desafío es encontrar la combinación adecuada de cobertura y disponibilidad de luz, así como también las condiciones óptimas de humedad de suelo, ya que el rango de precipitaciones anuales en que ambas especies se desarrollan es variado. Para aportar a este conocimiento se hizo el seguimiento de la segunda temporada de crecimiento de un ensayo de vivero instalado con plantines de ciprés y coihue bajo diferentes condiciones de luz y humedad, analizando la supervivencia, el crecimiento y las variaciones en los caracteres funcionales de ambas especies asociadas. Esta información es de suma importancia para comprender en qué condiciones se puede promover la supervivencia y crecimiento de ambas especies, información que servirá de base para la planificación de tareas de forestación, enriquecimiento y restauración forestal de rodales mixtos.

OBJETIVO

El objetivo del presente trabajo fue evaluar en condiciones semicontroladas de vivero, la supervivencia y el crecimiento de plantines de ciprés y coihue en diferentes condiciones de luminosidad y humedad de suelo, de manera de poder determinar las condiciones óptimas para el desarrollo de ambas especies asociadas.

Predicciones

Se espera encontrar diferencias en la supervivencia y crecimiento de los plantines bajo las distintas condiciones experimentales. En particular, respecto a la cantidad de agua, los plantines con mayor riego se espera que presenten mayor sobrevivencia, esperando registrar más mortalidad en los plantines con bajo nivel de riego, acentuándose más en coihue que en ciprés. Con relación a la cantidad de luz, se espera que el coihue tenga mayor supervivencia y crecimiento que el ciprés a alta disponibilidad de luz. También que el coihue tenga baja supervivencia y crecimiento con poca luz, mientras que el ciprés tenga en estas condiciones alta supervivencia y bajo crecimiento. Se espera además que ambas especies muestren efectos negativos en la supervivencia y crecimiento, cuando son sometidas a baja humedad del suelo.

METODOLOGÍA

Sitio de estudio

El ensayo fue realizado en el vivero del Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico (CIEFAP), que se encuentra ubicado a los 42° 55' S y 71° 21' O, a 564 metros sobre el nivel del mar. Situado a 4 km de la ciudad de Esquel, Chubut (Figura 3). El seguimiento de la segunda temporada de crecimiento de los plantines bajo ensayo se realizó desde el 5 de octubre de 2016 al 4 abril de 2017.



Figura 3. Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico donde se realizó este experimento.

La región en la que el ciprés y el coihue crecen naturalmente, así como el predio donde se realizó el estudio, presenta un clima de tipo Mediterráneo, con inviernos fríos y lluviosos y veranos cálidos y secos (Defossé *et al.* 2015). La pluviometría media anual del sitio de estudio es de 576 mm, concentrándose entre los meses de mayo y junio. La temperatura media anual es de 9,0 °C, presentando 15,2 °C como temperatura media del mes más cálido (enero) y de 2,9 °C en el mes más frío (julio). No hay período libre de heladas (Climate-Data.org, 1982-2012).

Los datos tomados en la Estación meteorológica Aeropuerto Esquel, estación más cercana al sitio de estudio, está ubicada a 25 km de dicho lugar. Los cuales indican que en la primera semana de octubre se registraron algunas heladas, que no fueron mayores a -3,3 °C, los restantes meses todas las temperaturas estuvieron por encima de 0 °C.

Material vegetal

El material de estudio fueron 171 plántulas de ciprés de 3 años, que tenían diámetro promedio de 4,54 cm y 16,7 cm de altura, y 150 plántulas de coihue de 2 años, con un diámetro promedio de 4,7 cm y una altura promedio de 26,2 cm (Figura 4). Las mismas estaban en macetas de 5 litros, en sustrato de tierra negra y arena volcánica en una proporción 4:1.



Figura 4. Plantines de coihue y ciprés utilizado en el ensayo.

Diseño experimental

Dando seguimiento al ensayo, en la segunda temporada de crecimiento, a partir del establecimiento del ensayo, las plántulas se mantuvieron en el interior de estructuras rectangulares de madera de 2 m² de superficie y 1 m de altura, aproximadamente (Figura 5). En la cual las plántulas fueron numeradas y distribuidas al azar dentro de cada una de ellas.

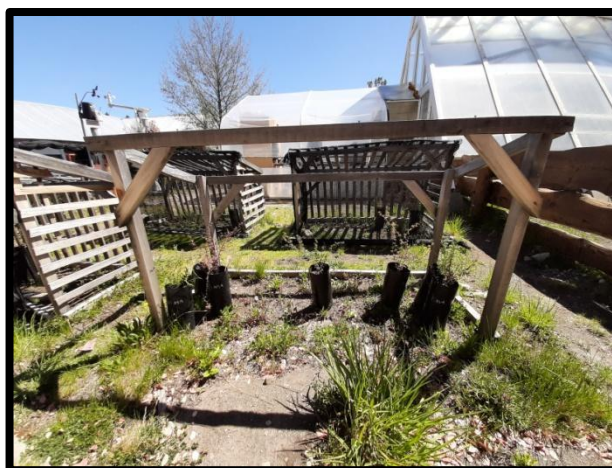


Figura 5. Estructura de madera donde se ubicaron las plántulas.

Dando seguimiento al ensayo, en la segunda temporada de crecimiento los factores evaluados fueron luz, humedad del suelo y las especies. El diseño del ensayo fue de parcelas partidas, siendo el factor principal la luz, y los factores secundarios la humedad y la especie. Los tratamientos a evaluar para ambas especies fueron nueve, los cuales surgieron de la combinación de tres niveles de luz y tres de humedad (Tabla 1), con dos repeticiones cada uno.

Para lograr los distintos niveles de luz, tres estructuras se cubrieron completamente con una capa de malla media sombra de 50% de transmitancia, otras tres fueron cubiertas con una doble capa de malla media sombra con 20% de transmitancia, y las tres estructuras restantes quedaron sin ninguna cobertura (Figura 6). Cada nivel de luz se definió como porcentaje de radiación fotosintética activa (PAR), recibida bajo un cielo abierto a horas del mediodía, bajo cielo completamente despejado, el cual se estableció como 100 % de luz. Para las mediciones a cielo abierto se utilizó un ceptómetro de flujo de fotones fotosintético, que mide PAR a través de 80 sensores integrados en su longitud de un metro (Ceptómetro Cavadevises Modelo BAR-RAD100). Por otro lado, la luz entrante dentro de cada estructura se determinó mediante el uso de un sensor puntual (Apogee Quatum meter Modelo MQ-200). Se realizaron 3 pares de mediciones para cada estructura (medición interior y medición a cielo abierto) y se promediaron para determinar el porcentaje total del tratamiento. De esta manera, respecto al cielo abierto: el nivel de luz alta (SC) representa un promedio de 95% de luz respecto a cielo abierto, el nivel de luz intermedia (S50) representa un promedio de 46% respecto a cielo abierto y el nivel de luz baja (D80) representa un promedio de 9% respecto a cielo abierto.



Figura 6. Estructuras de maderas con los tres tipos distintos de cobertura según niveles de luminosidad.

Respecto a los distintos niveles de humedad edáfica, como primer paso se calculó el contenido de humedad a capacidad de campo del sustrato utilizado en las macetas. Para esto se recurrió al método clásico propuesto por Richards (1965), el cual consiste en la extracción de agua de una muestra de suelo saturado. En primer lugar, la muestra de suelo fue secada al aire, y tamizada a 2 mm. Posteriormente se la saturó con agua destilada para humedecer por capilaridad durante 24 h. Se la colocó en una placa de presión extractora (olla de Richards), y luego se la sometió a una presión de 0,5 atm durante aproximadamente 72 horas. Pasado ese tiempo, se retiró la muestra y se pesó, para determinar el peso del suelo más el agua retenida a capacidad de campo. Posteriormente se llevó a estufa (105 °C) hasta alcanzar un peso constante, eliminando toda el agua de la muestra para luego volver a pesarla, y determinar el peso del suelo sin agua. Así el contenido de humedad de la muestra fue gravimétricamente calculado.

Seguidamente se establecieron tres niveles de humedad respecto a la capacidad de campo determinada sobre el sustrato utilizado. El primero en un rango que va de 80 a 100 % de humedad (R1), un segundo nivel con un rango de 50 a 70 % de humedad (R2) y un tercer nivel que estaba entre 20 a 40 % de humedad (R3). Finalmente, para evitar que el aporte de agua de lluvia interfiera con los tratamientos, cada estructura de madera se cubrió con nylon transparente, con un 95 % de transmitancia (Tabla 1).

Tabla 1. Tratamientos aplicados a las especies: tres niveles de luz y tres niveles de humedad.

		Humedad (%)		
		80-100 Mas riego (R1)	50-70 Riego intermedio (R2)	20-40 Menos riego (R3)
Luz (%)	9 (D80) Luz baja	D80-R1	D80-R2	D80-R3
	46 (S50) Luz intermedia	S50-R1	S50-R2	S50-R3
	95 (SC) Luz alta	SC-R1	SC-R2	SC-R3

En la primera temporada de crecimiento las plantas eran 20 por tratamiento, y al principio de la segunda temporada la cantidad de plantas varió debido a la mortalidad durante el primer año (Tabla 2).

Tabla 2. Cantidad de plantas al inicio de la temporada 1 y temporada 2.

Especie	Tratamiento		Cantidad de plantas	
	Luz	Riego	Temporada 1	Temporada 2
Ciprés	D80	R1	20	19
		R2	20	19
		R3	20	18
	S50	R1	20	20
		R2	20	20
		R3	20	20
	SC	R1	20	19
		R2	20	19
		R3	20	17
Coihue	D80	R1	20	18
		R2	20	17
		R3	20	17
	S50	R1	20	20
		R2	20	19
		R3	20	17
	SC	R1	20	19
		R2	20	15
		R3	20	8

Seguimiento del ensayo durante la segunda temporada de crecimiento y variables de medición

Previo al inicio del ensayo, para determinar cuándo regar y qué cantidad a fin de mantener los niveles de riego establecidos, se determinó el peso de las macetas a capacidad de campo. Para esto los plantines fueron regados abundantemente y se dejaron escurrir. Luego de dos días, en una muestra al azar de plantas por especie y tratamiento (un ciprés y un coihue de cada tratamiento y repetición), se midió el contenido de humedad con un reflectómetro de dominio del tiempo (TDR) para asegurarse de que estaban a capacidad de campo, y se registró el peso. Conociendo la relación de peso del suelo y el peso del agua a capacidad de campo, determinado previamente con el método de Richards, se calculó el peso del agua de la maceta a capacidad de campo. Durante el desarrollo del ensayo, cada 2 o 3 días, se pesó la muestra de macetas previamente seleccionadas, para detectar cambios en el peso debidos a la pérdida de humedad, mediante el método gravimétrico (con una balanza Ohaus Modelo IS-45, capacidad: 45 x 0,002 kg) (Figura 7). Luego en base a una planilla de cálculo en Excel, que contiene los tres niveles de humedad establecidos respecto a capacidad de campo, y el rango de cada nivel de humedad se obtuvo que para R1 (que tiene un rango de 100 a 80 %), el 80 % de la CC es 32 % de

humedad, es decir cuando la humedad cae a 32 %, hay que llevarlo de nuevo a 41% de humedad, que es el límite superior. Se usó el mismo mecanismo para R2 y R3. De esta manera, de ser necesario, se repuso manualmente el agua perdida para mantener el valor de humedad edáfica fijada para cada tratamiento.



Figura 7. Peso de maceta en balanza.

Al inicio de la segunda estación de crecimiento, en el mes de octubre de 2016, se midió altura (cm) y diámetro a la altura del cuello (DAC) (mm) de la totalidad de los plantines. La altura se la tomó desde el nivel del sustrato, hasta su ápice en ciprés, y hasta la yema apical de la rama dominante en coihue (Figura 8). El diámetro se midió sobre la base de la planta, donde se notaba un cambio de coloración sobre el tallo. Esta medida fue tomada con un calibre digital de 0-150 mm con una precisión de 0,01 mm (Figura 9).



Figura 8. Registro de altura.



Figura 9. Registro del DAC.

Además, semanalmente se registró la vitalidad y supervivencia de todas las plantas. Para esto se estableció una clasificación: 0 (planta verde en su totalidad), 1 (hojas marchitas, pero más del 60% de hojas verde), 2 (hojas marchitas que ocupan más del 40% de la copa), 3 (planta completamente marchita), y 4 (planta muerta).

Al finalizar el ensayo, se registró altura, DAC y supervivencia de todas las plantas de cada tratamiento. El registro de altura y DAC, tanto al inicio de la segunda temporada, como al final de ella, se usó para obtener el volumen del tallo de cada planta, considerándolo como un cono y aplicando la siguiente fórmula; $\text{Volúmen} = (\pi \cdot r^2 \cdot h) / 3$. La supervivencia por tratamiento se determinó como porcentaje de plantas vivas al final de la segunda temporada, sobre el total de plantas vivas en el inicio de dicha temporada.

Luego una planta por especie de cada tratamiento con su respectiva repetición, fue llevada al laboratorio de CIEFAP para realizar una caracterización morfológica destructiva. En esta se determinó: el crecimiento en volumen, la biomasa aérea, la biomasa radical, el área foliar, el área foliar específica y el espesor foliar. Para ello cada plantín fue acondicionado, retirándolo de su maceta cuidadosamente para no perder material vegetal y se le eliminó el suelo adherido a sus raíces lavándolo en agua corriente.

Para obtener el área foliar específica (AFE), se seleccionaron 6 hojas jóvenes sanas (presumiblemente más activas fotosintéticamente), que estuvieran totalmente expandidas y endurecidas. Se evitaron hojas con signos de ataque de herbívoros o patógenos, o con una cobertura importante de líquenes, musgos, etc. Se retiraron de la planta, se escanearon en una impresora multifunción HP PSC 1200, ordenadas linealmente sin que se superpongan. Teniendo especial cuidado en cipsés que no queden huecos cerrados entre las hojas, para un mejor procesamiento. Se guardó la imagen con el código de identificación de cada planta, para su posterior procesamiento con el programa portable ImageJ, que permite determinar el área foliar (cm^2). Luego, al sacar las hojas del escáner, se las colocó en un sobre de papel madera rotulado de igual forma que la imagen. Se las llevó a estufa por 48 h a 100°C . Transcurrido ese tiempo se pesaron en una balanza de precisión (precisión de 0,0001 g), y se obtuvo el peso seco (g). Luego, dividiendo el área foliar (cm^2) sobre el peso seco (g), se obtuvo el área foliar específica (cm^2/g).

Para obtener el área foliar total de la planta, se seleccionaron tres submuestras de aproximadamente 80 hojas, una de la parte superior de la planta, una de la parte media y una de la parte baja y se escanearon por separado con la impresora multifunción HP PSC 1200 (Figura 10). Luego se siguió el mismo procedimiento que para el AFE (medición con ImageJ, secado en estufa y pesado en seco), para obtener el área foliar en cm^2 y el peso seco.

Además se retiraron el resto de las hojas de la planta, se secaron en estufa y se pesaron. Conociendo la relación entre el área foliar y el peso seco de las submuestras, y el peso seco de las hojas que no se escanearon, se determinó el área foliar de las hojas que no se escanearon. Sumando las áreas foliares de las 6 hojas de la muestra para determinación del AFE y la del resto de hojas, se determinó el área foliar total de la planta. Sumando los pesos secos de todas las hojas, se determinó la biomasa foliar, que fue utilizada posteriormente para el cálculo de la biomasa aérea.

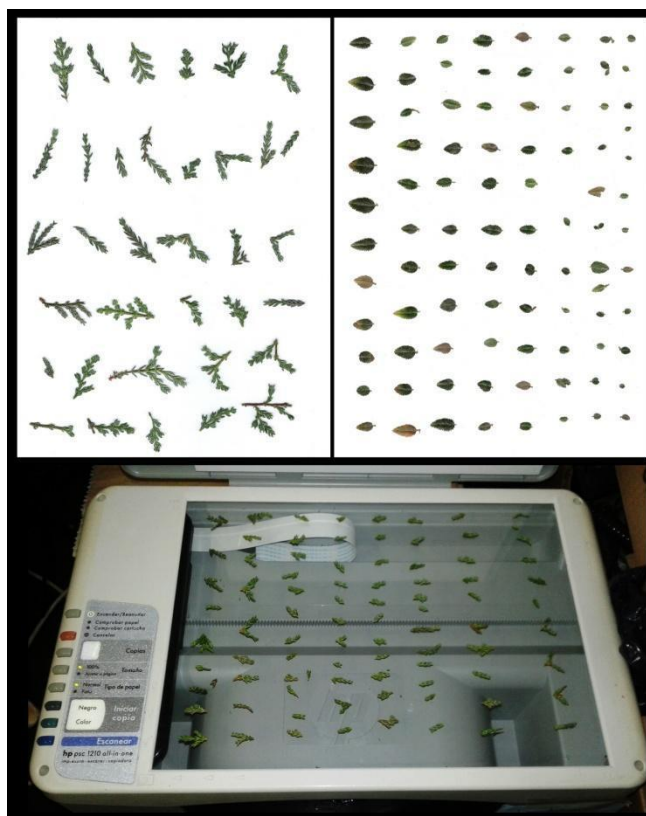


Figura 10. Escaneo de hojas: hojas de ciprés (arriba izq.), hojas de coihue (arriba der.) y escáner (abajo).

Seguidamente, las plantas sin hojas y con sus raíces lavadas, fueron cortadas a la altura del cuello, separando por un lado la parte aérea (tallo más ramas) y por otro la parte radical, en dos secciones: de más de 10 cm de profundidad y de menos de 10 cm de profundidad, cada una separada en raíces de más de 2 mm de diámetro y raíces de menos de 2 mm. A todas estas fracciones se las colocó en sobres de papel madera por separado y se llevó a estufa por 48 h a 100 °C. Luego fueron pesadas en una balanza granataria (dos decimales). Así se sumó el peso seco (g) de hojas, tallo y ramas, determinando el peso seco total de la parte aérea (biomasa aérea). Por otro lado, se obtuvo el peso seco de las raíces (biomasa radical). Además, se determinó la relación

tallo/raíz (ITR), que es el cociente entre el peso seco aéreo (g) y el peso seco radical (g).

Otra de las variables medida en el laboratorio fue el espesor foliar (mm). Este fue tomado en las mismas seis hojas seleccionadas para calcular el área foliar específica, en una posición intermedia de la hoja, evitando las nervaduras (Figura 11). Para esto se utilizó un Micrómetro Digital Mitutoyo, con un rango de lectura: 0-25 mm, tipo: Milesimal.

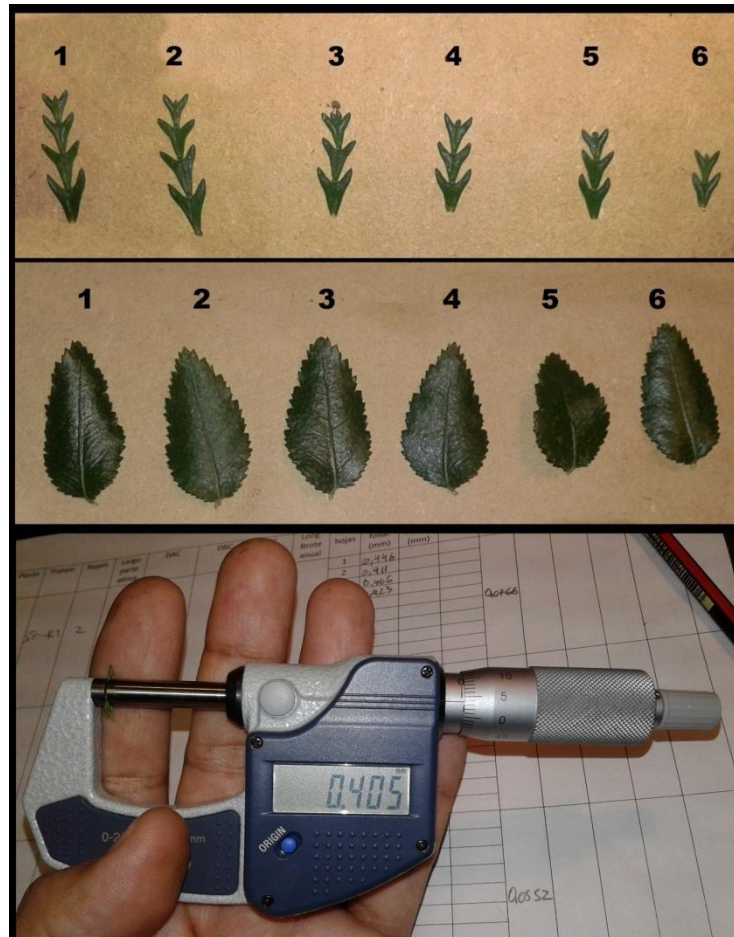


Figura 11. Medición del espesor foliar: hojas de ciprés (arriba), hojas de coihue (centro) y calibre de precisión (abajo).

Análisis estadístico

El análisis del experimento se hizo con modelos lineales generales y mixtos, tomando especies, luz y humedad del suelo como efectos fijos y las estructuras de maderas como un efecto aleatorio (parcela principal). Para estos análisis, se utilizaron valores de probabilidad ajustados por Bonferroni con un

nivel de significancia de $p \leq 0,05$. Cuando el nivel de significación fue positivo, se hizo una comparación de medias mediante el uso de la prueba de diferencia menos significativa (LSD) con el ajuste de Bonferroni. También se verificó que los modelos cumplieren con los supuestos de normalidad mediante el uso de la prueba de Shapiro-Wilk y de homocedasticidad a través de análisis de residuales. Se hicieron correcciones a estos modelos cuando estos supuestos no se cumplieron. Se realizó la comparación de los modelos alternativos estimados con la prueba de razón de probabilidad (LRT), para determinar cuál era el mejor. Para los casos en que los supuestos al no cumplirse, no pudieron ser corregidos, se hizo un análisis con modelos lineales generalizados mixtos (MLGM). En el caso de interacciones significativas entre factores, se realizó el contraste entre los diferentes niveles de un factor, con cada nivel del otro factor para detectar cuál era significativamente diferente. Todos los análisis se realizaron utilizando el software estadístico InfoStat (Di Renzo *et al.* 2017, www.infostat.com.ar).

RESULTADOS

Condiciones ambientales durante el ensayo

Con los datos registrados en la Estación meteorológica Aeropuerto Esquel, en el periodo de octubre de 2016 a abril de 2017, se obtuvo el gráfico de temperaturas registradas durante el ensayo (Figura 12). Siendo ésta, una temporada relativamente fresca y húmeda.

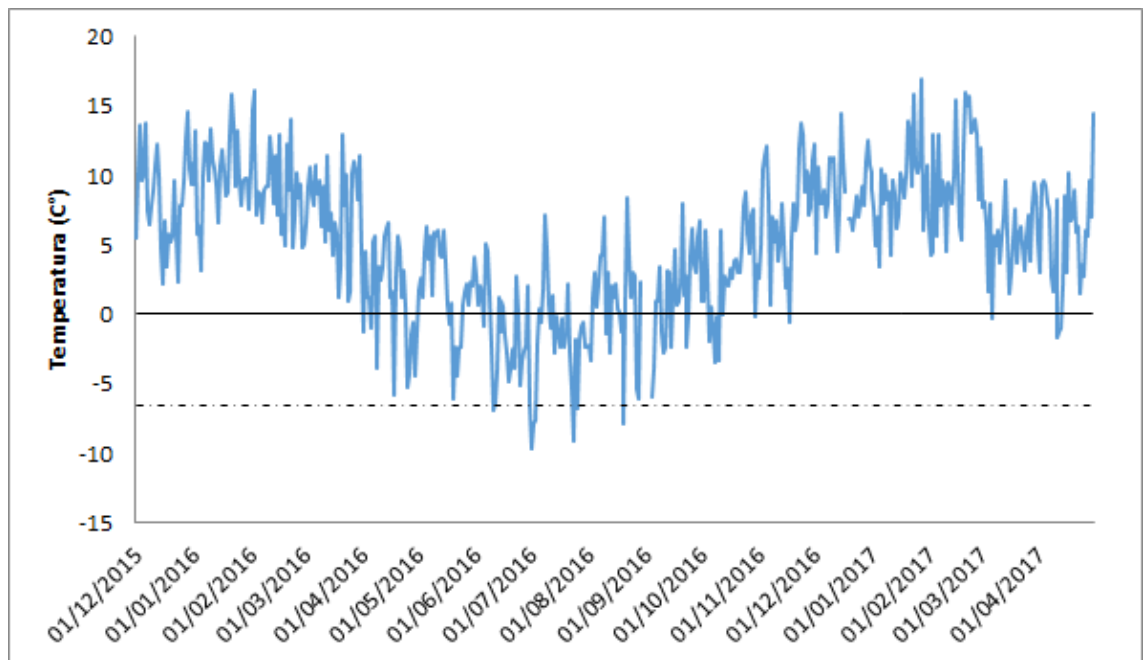


Figura 12. Temperaturas mínimas registradas entre los meses de diciembre-2015 y abril-2017. Línea punteada indica temperatura mínima soportada por coihue.

VARIABLES EVALUADAS

Supervivencia

La supervivencia se vio afectada solo por la interacción luz-especie ($p = 0,0415$) (Figura 13). Cuando ambas especies tienen más luz (SC), el ciprés es el que sobrevivió más (media: 100%), y el coihue menos (media: 71%).

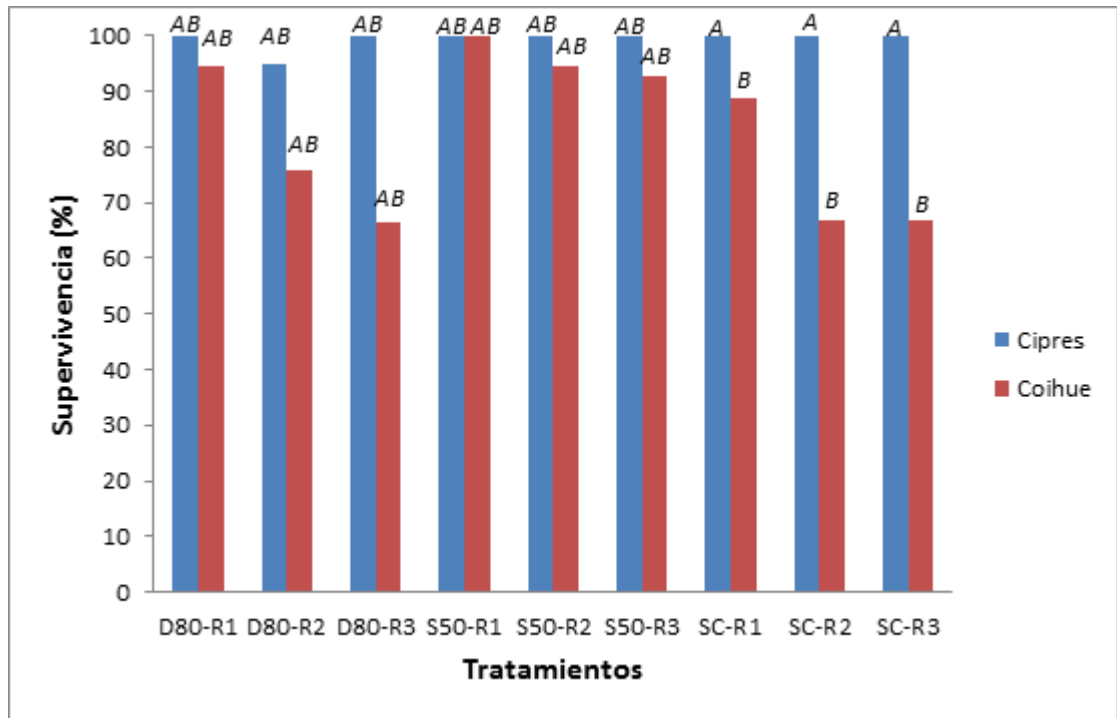


Figura 13. Supervivencia (%). Luz: porcentaje relativo al cielo abierto, 9 % (D80), 46 % (S50) y 95 % (SC). Nivel de humedad: porcentaje relativo a la capacidad de campo, 80–100 % (R1), 50–70 % (R2) y 20–40 % (R3). Las diferentes letras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$): efecto de la interacción luz-especie.

Volumen

El volumen acumulado en la segunda temporada de crecimiento para cada tratamiento, se vio afectado solo por la interacción luz-especie ($p = 0,0001$) (Figura 14). En donde los coihues del nivel de luz intermedia (S50), fueron los que presentaron mayor volumen acumulado (media: 1,88; E.E. (error estándar): 0,07), respecto a los coihues que estaban en el nivel de luz alta (SC) (media: 1,11; E.E.: 0,10) y de luz baja (D80) (media: 0,90; E.E.: 0,08), y a todos los tratamientos del ciprés. El ciprés tuvo un volumen similar en todos los niveles de luz.

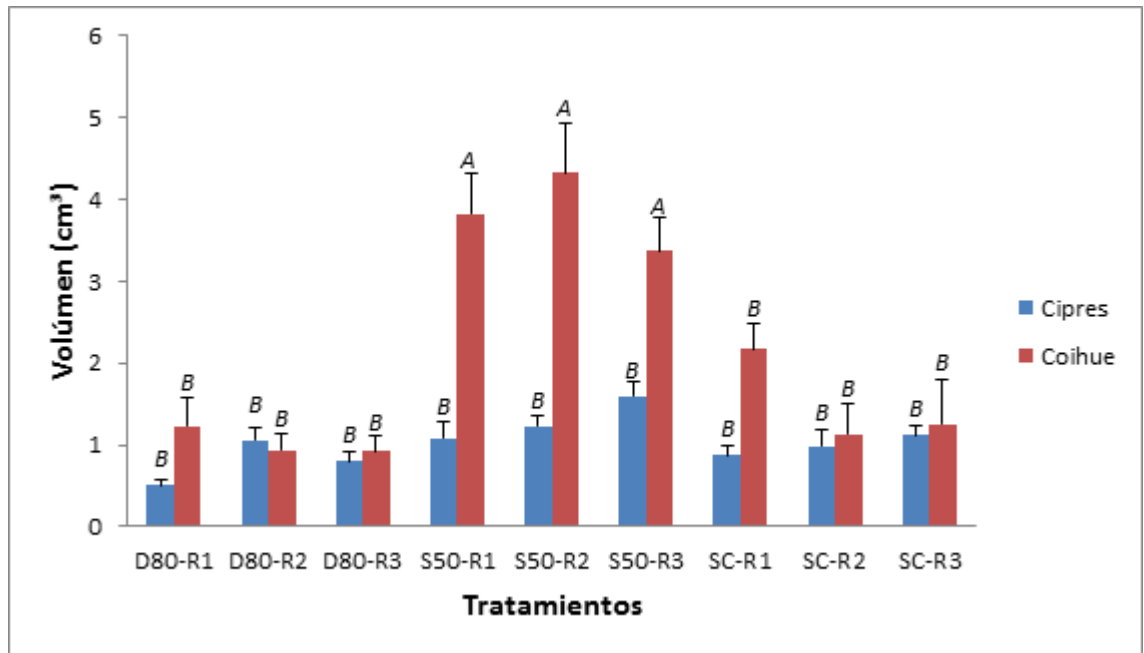


Figura 14. Volumen acumulado (cm³) y error estándar. Luz: porcentaje relativo al cielo abierto, 9 % (D80), 46 % (S50) y 95 % (SC). Nivel de humedad: porcentaje relativo a la capacidad de campo, 80–100 % (R1), 50–70 % (R2) y 20–40 % (R3). Las diferentes letras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$): efecto de la interacción luz-especie.

Área foliar específica

El área foliar específica se vio influenciada sólo por la interacción luz-riego ($p = 0,0043$) (Figura 15). En los tres niveles de luz, los diferentes niveles de riego no se diferenciaron en su área foliar específica, pero el tratamiento D80-R3 (media: 142,8, E.E.: 8,9) y D80-R2 (media: 127,3; E.E.: 8,0) tuvieron significativamente mayor área foliar específica que todos los niveles de riego de los niveles de luz S50 y SC.

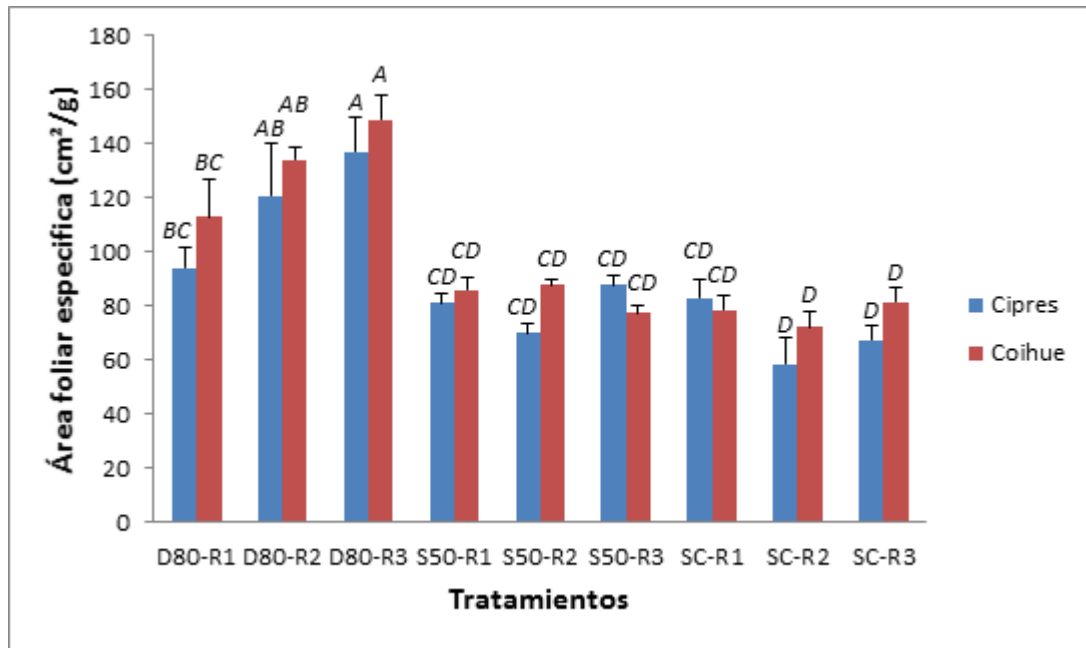


Figura 15. Área foliar específica (cm²/g) y error estándar. Luz: porcentaje relativo al cielo abierto, 9 % (D80), 46 % (S50) y 95 % (SC). Nivel de humedad: porcentaje relativo a la capacidad de campo, 80–100 % (R1), 50–70 % (R2) y 20–40 % (R3). Las diferentes letras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$): corresponden al efecto de interacción luz-riego.

Área foliar

El área foliar se vio influenciada por la interacción luz-especie ($p = 0,0004$), y por la interacción luz-riego ($p = 0,0001$) (Figura 16). Para la interacción luz-especie, el ciprés en el nivel de luz baja (D80) (media: 274,4; E.E.: 25,6), el coihue en el mismo nivel de luz (media: 224,2; E.E.: 21,0), y en el nivel de luz intermedia (S50) (media: 191,1; E.E.: 17,8) mostraron diferencias significativas respecto a los demás niveles.

Con respecto a la interacción luz-riego, hubo diferencias significativas en los tratamientos de menor luz con riego intermedio (D80-R2) (media: 368,8; E.E.: 42,1) y menor riego (D80-R3) (media: 285,9; E.E.: 32,7), presentando estos mayor área foliar con respecto a los demás tratamientos.

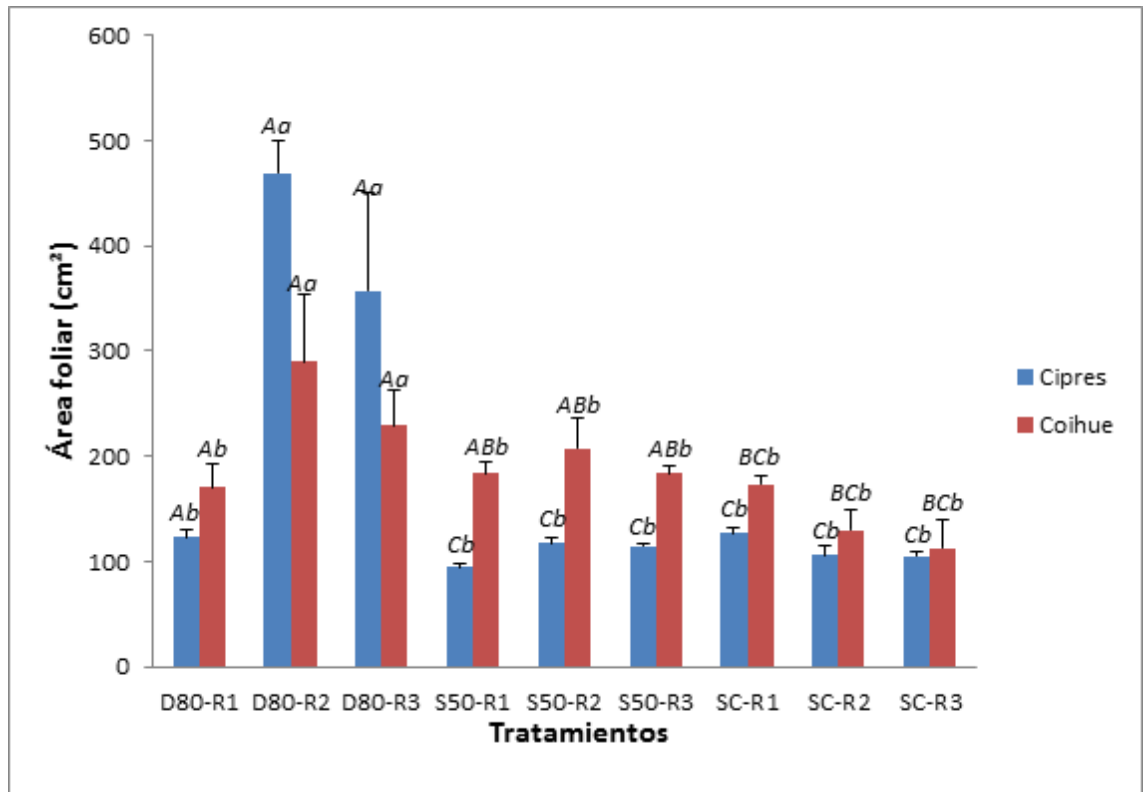


Figura 16. Área foliar total (cm²) y error estándar. Luz: porcentaje relativo al cielo abierto, 9 % (D80), 46 % (S50) y 95 % (SC). Nivel de humedad: porcentaje relativo a la capacidad de campo, 80–100 % (R1), 50–70 % (R2) y 20–40 % (R3). Las diferentes letras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$): las letras mayúsculas corresponden al efecto de interacción luz-especie. Y las letras minúsculas corresponden al efecto de interacción luz-riego.

Espesor foliar

El espesor foliar tuvo una triple interacción luz-riego-especie ($p = 0,0207$) (Figura 17). El ciprés mostró mayor espesor foliar en el tratamiento de mayor luz con riego intermedio (SC-R2) (media: 0,47; E.E.: 0,04), pero solo fue significativamente diferente al del nivel de menor luz para los tres niveles de humedad (D80-R1, D80-R2 y D80-R3)) y al de luz intermedia con riego intermedio (S50-R2). Por otro lado, el coihue tuvo su menor espesor foliar en el tratamiento de menor luz con menor riego (D80-R3), y presentó diferencias significativas respecto a todos los niveles de riego de S50 y SC.

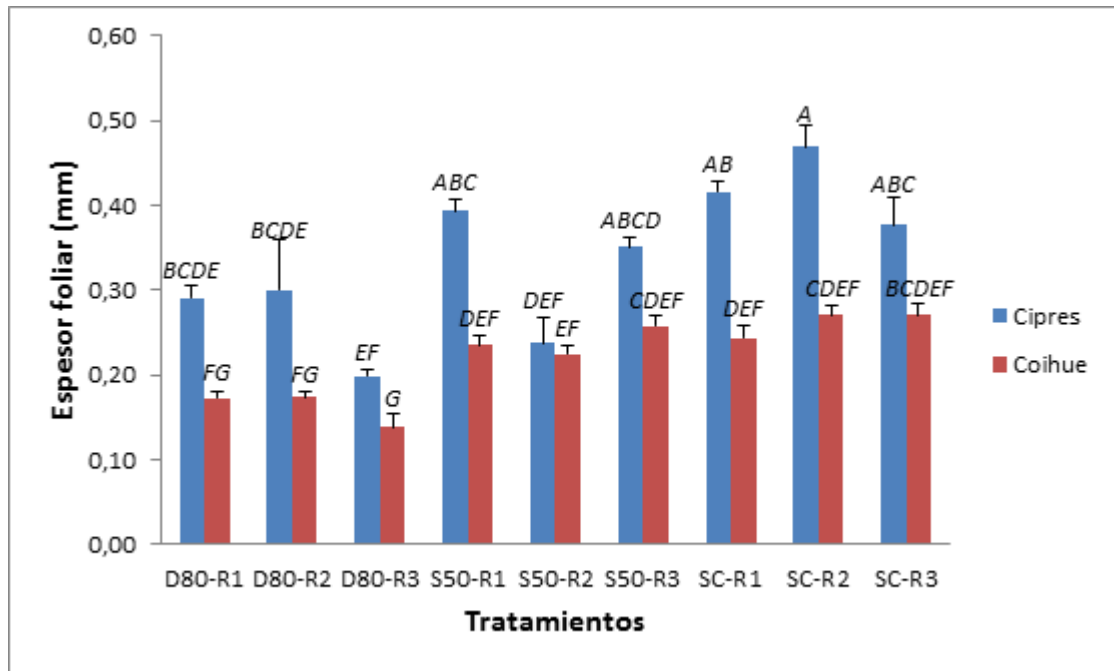


Figura 17. Espesor foliar (mm) y error estándar. Luz: porcentaje relativo al cielo abierto, 9 % (D80), 46 % (S50) y 95 % (SC). Nivel de humedad: porcentaje relativo a la capacidad de campo, 80–100 % (R1), 50–70 % (R2) y 20–40 % (R3). Las diferentes letras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$): las letras mayúsculas corresponden al efecto de la triple interacción luz-riego-especie.

Biomasa aérea

La biomasa aérea fue afectada por la especie ($p = 0,0007$) y la luz ($p = 0,0002$) (Figura 18). El ciprés acumuló mayor biomasa aérea (media: 8,81; E.E.: 0,35) que el coihue (media: 6,75; E.E.: 0,36). En el nivel de luz intermedia (S50), la biomasa aérea de ambas especie fue la mayor (media: 10,82, E.E.: 0,43), y en el nivel de luz baja (D80) fue la menor (media: 5,07, E.E.: 0,43).

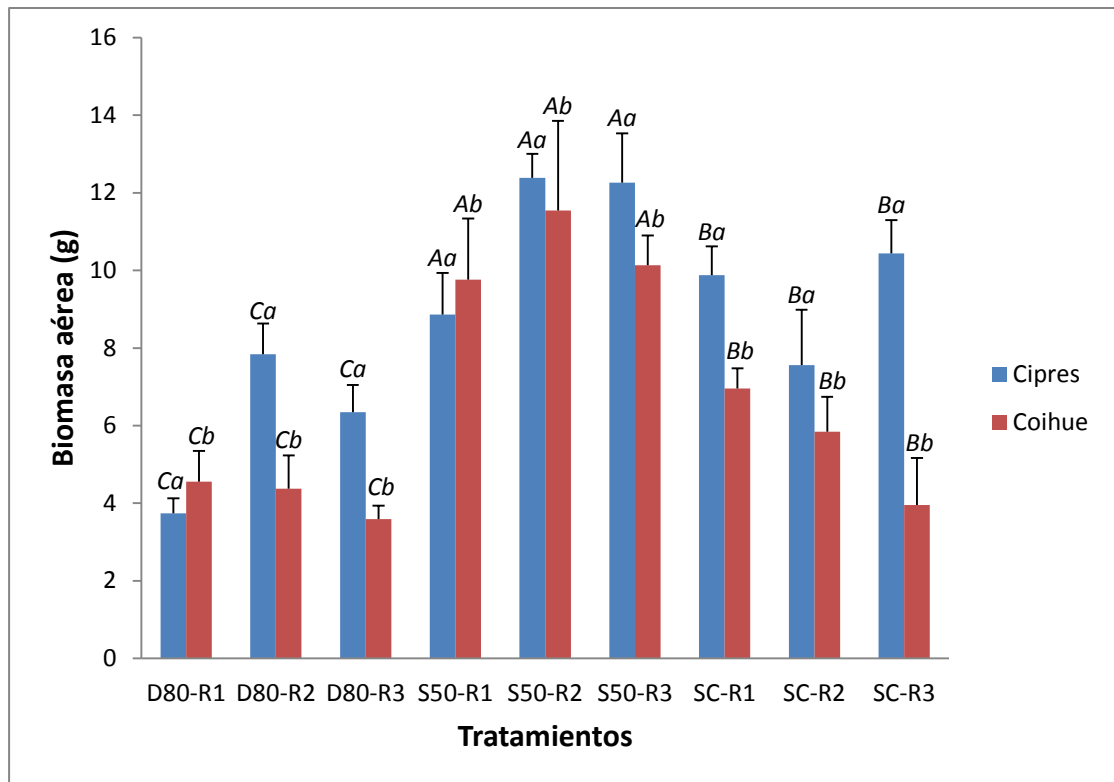


Figura 18. Biomasa aérea (g) y error estándar. Luz: porcentaje relativo al cielo abierto, 9 % (D80), 46 % (S50) y 95 % (SC). Nivel de humedad: porcentaje relativo a la capacidad de campo, 80–100 % (R1), 50–70 % (R2) y 20–40 % (R3). Las diferentes letras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$): las letras mayúsculas corresponden al efecto de la luz y las minúsculas de la especie.

Biomasa radical

La biomasa radical estuvo afectada sólo por el factor luz ($p = 0,0001$) (Figura 19). El nivel de luz intermedia (S50) mostró la mayor biomasa radical (media: 9,02; E.E.: 0,43), en tanto que el nivel de luz baja (D80) mostró la menor (media: 2,03; E.E.: 0,43) en ambas especies.

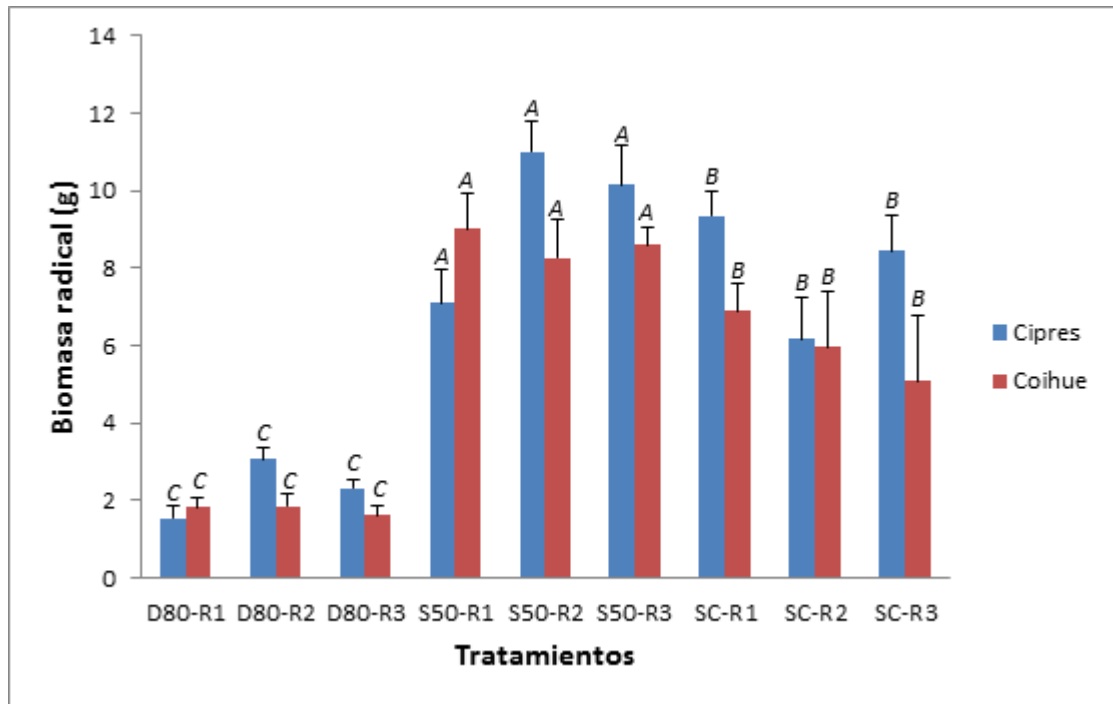


Figura 19. Biomasa radical (g) y error estándar. Luz: porcentaje relativo al cielo abierto, 9 % (D80), 46 % (S50) y 95 % (SC). Nivel de humedad: porcentaje relativo a la capacidad de campo, 80–100 % (R1), 50–70 % (R2) y 20–40 % (R3). Las diferentes letras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$): efecto de la interacción de la luz.

Distribución de raíces

La figura 20 muestra la distribución de las raíces a más de 10 cm de profundidad en ambas especies, particionado en raíces finas (<2 mm) y gruesas (>2 mm) del segundo año de crecimiento. En el ciprés se observó una gran producción de raíces finas en el nivel de humedad menor (R3) en plantas bajo los niveles de luz intermedia y alta, mientras que en el nivel de luz baja la producción de raíces a más de 10 cm de profundidad fue nula. En coihue se observó una mayor producción de raíces finas en el nivel de humedad más favorable (R1) para todos los niveles de luz, mientras que el nivel de humedad más bajo del tratamiento D80 y SC, la producción de raíces fue nula.

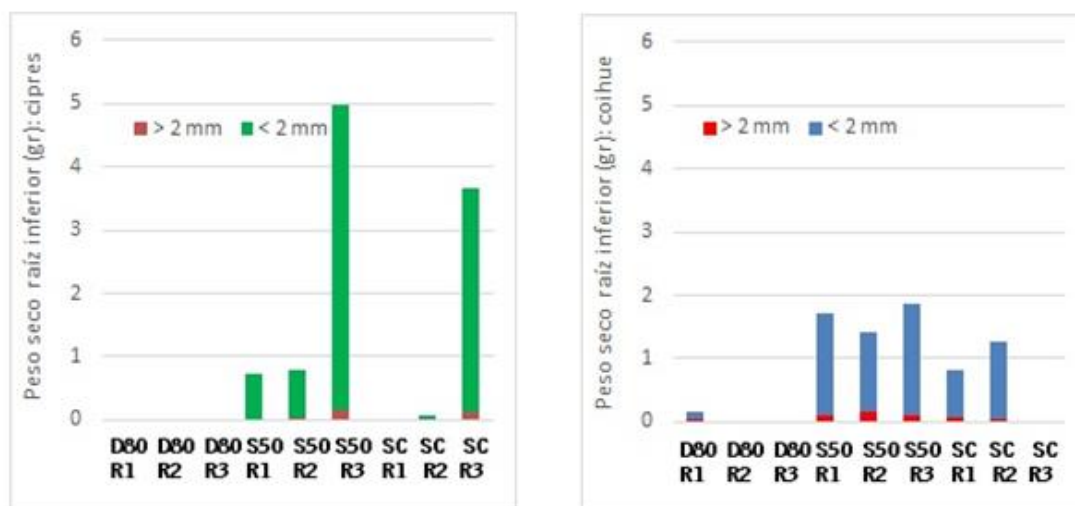


Figura 20. Peso seco de raíz inferior (g) a más de 10 cm de profundidad de la raíz particionado en raíces finas (<2 mm) y gruesas (>2 mm) ciprés (izquierda) y coihue (derecha) al final de la segunda temporada de crecimiento para los niveles de luz: 95 % (SC), 46 % (S50) y 9 % (D80) en relación con cielo abierto; y de humedad de suelo: 80-100 % (R1), 50-70 % (R2) y 20-40 % (R3) en relación a capacidad de campo.

Relación Tallo/Raíz

En la tabla 3 se puede ver que los valores de esta relación son mayores en el nivel de menor luz para ambas especies, producto de la mayor proporción del peso seco aéreo respecto al peso seco radical.

Tabla 3. Relación Tallo/Raíz (ITR) promedio de las combinaciones de luz y riego.

Tratamiento	ITR (gr)	
	Coihue	Ciprés
Luz-riego		
D80-R3	2,44	2,74
D80-R2	2,31	2,57
D80-R1	2,49	3,04
S50-R3	1,18	1,23
S50-R2	1,37	1,26
S50-R1	1,06	1,27
SC-R3	0,78	1,27
SC-R2	1,11	1,29
SC-R1	1,05	1,06

DISCUSIÓN

Este estudio aporta conocimientos sobre los efectos de la luz y la humedad sobre la supervivencia, el crecimiento en volumen y biomasa, y los caracteres funcionales de plantines de ciprés y coihue. Este conocimiento sirve de base para entender cómo estos factores afectan el establecimiento de las especies forestales a campo y aportar a la planificación de actividades de forestación, enriquecimiento y restauración forestal. Los resultados muestran que los regímenes de luz y humedad de suelo son factores que afectan de manera similar el comportamiento de ciprés y coihue. El ciprés tuvo mayor supervivencia que el coihue en condiciones de mayor luz, y el coihue creció más bajo un nivel de luz intermedia en comparación al ciprés, que tuvo un crecimiento similar en todos los niveles. Respecto a los caracteres funcionales, ambas especies mostraron patrones similares para todos los niveles de humedad y sólo se destacaron diferencias en el nivel de luz baja, donde para ambas especies el área foliar específica y el área foliar fue mayor, mientras que el espesor foliar, y la biomasa aérea y radical tendieron a ser menores.

Supervivencia

Al final de la segunda temporada de crecimiento de los plantines de ciprés y coihue, la luz no pareció afectar la supervivencia de cada especie. Sí se pueden apreciar diferencias de supervivencia al comparar ambas especies cuando ambas tienen más luz, siendo el ciprés el que mayor supervivencia mostró (Figura 13). Si bien para cada especie las diferencias de supervivencia entre los niveles de luz no fueron significativas, era esperable que coihue tuviera una buena respuesta a los altos niveles de luz y un peor desempeño en la luz baja, y una tendencia contraria en ciprés. Los resultados de este estudio no coinciden con la afirmación que indica que el coihue es una especie intolerante a la sombra, por lo cual requeriría altos niveles de luz para la supervivencia y crecimiento de sus plántulas (Read y Hill 1985). Por un lado, el coihue muestra que es capaz de sobrevivir a intensidades de luz baja y por el otro, que las condiciones sin cobertura pueden tender a perjudicar su desempeño. Esto nos hace pensar que su condición de especie de alta demanda de luz no se cumple para cualquier sitio abierto. Puesto que en nuestro lugar de estudio las condiciones son más desecantes en comparación al lugar donde dicha especie usualmente se desarrolla, las plantas expuestas a mayor radiación pueden haber tenido altas tasas de evapotranspiración y haber sufrido sobrecalentamiento de tejidos, ya que el coihue no posee estrategias para evitar el estrés (Scholz et al. 2014). El

coihue en condiciones desecantes incrementando la conductancia estomática (Read y Hill 1985, Zúñiga et al. 2006, Jiménez-Castillo et al. 2011), lo que sumado a la alta vulnerabilidad a la cavitación de las hojas de coihue, resulta en su deshidratación (Scholz et al. 2014). Asimismo, las altas temperaturas del suelo que pueden ser alcanzadas sin cobertura, pueden haber sido responsables de la mortalidad por sobrecalentamiento al nivel del cuello de los plantines (Caselli 2020). Este mecanismo también ha sido reportado para ciprés (Gyenge et al. 2007) y otras especies (Kolb y Robberecht 1996).

Por otro lado, la falta de cobertura podría afectar la capacidad de tolerar las bajas temperaturas de las plantas (Donoso et al. 2007). Se informa que el coihue, en plantas de tamaño similar a este ensayo, es altamente resistente a las bajas temperaturas con un LT50 (temperatura letal para el 50% de su tejido) entre -8 y -10,5 °C durante el invierno, y entre -1 y -3 °C durante el verano (Alberdi et al. 1985; Alberdi 1995). Sin embargo, se ha registrado que temperaturas iguales o inferiores a -6,5 °C pueden implicar heladas graves para el coihue (Reyes-Díaz et al. 2005). En este estudio los datos corresponden a la Estación meteorológica Aeropuerto Esquel, donde se espera que la temperatura sea de hasta 2 °C menor que en el predio de estudio. Durante este experimento en los meses de junio a agosto de 2016, en casi todos los días hubo temperaturas menores a 0 °C e inclusive temperaturas que alcanzaron los -9 °C. Esto podría haber comprometido la vitalidad de las plantas más expuestas (muchas mostraron luego la rama principal muerta) y su supervivencia posterior. A su vez, durante octubre, también se registraron temperaturas mínimas de hasta -3°C. Es decir que según los datos meteorológicos recabados (Figura 4), al comienzo de la segunda temporada de crecimiento, al menos siete heladas pueden haber sido de gravedad alta para coihue.

A su vez, si bien la supervivencia de coihue en los tratamientos de D80 y SC fue similar, se pudo observar una tendencia (si bien no significativa) de mayor supervivencia en los tratamientos más regados, lo que podría estar marcando una posible modificación a nivel absorción de las raíces, a la vez que permitió el mantenimiento del estatus hídrico de las plantas. Esto además se vio reflejado en la biomasa radical mayor a 10 cm de profundidad, donde los tratamientos con mayor riego siempre tenían raicillas menores a 2 mm de grosor a diferencia del menos regado (R3), por lo que estos tratamientos hídricos afectaron la arquitectura radical.

Por otro lado, la alta supervivencia de ciprés sin cobertura (SC) no condice con lo reportado por Kitzberger et al. (2000) y por Urretavizcaya et al. (2012), quienes afirman que para germinar y sobrevivir, el ciprés, en sus primeros años de vida, requiere protección de la radiación directa. Tal divergencia podría deberse a que en este estudio las plantas fueron regadas, a diferencia de las plantas de los mencionados estudios, que estaban en condiciones de humedad

de campo. Estos resultados coinciden, sin embargo, con los de Pafundi *et al.* (2014), quienes también mostraron que las plantas de ciprés creciendo en vivero pueden tener alta supervivencia a cielo abierto. Distinto fue en el primer año del ensayo, donde no se detectaron efectos de ninguna de las interacciones entre los factores ni de los factores evaluados individualmente (luz, humedad, especie). La supervivencia al final de la primera temporada fue 98 % para el ciprés y 94 % para el coihue.

Crecimiento y caracteres funcionales

La modificación del ambiente lumínico induce cambios en las plantas, que se manifiestan a nivel fisiológico, morfológico y/o anatómico de sus raíces, tallos y hojas (Waring y Schlesinger 1985; Ballaré *et al.* 1991; Fullbright *et al.* 1997; Bond *et al.* 1999; Uemura *et al.* 2000; Vanninen y Mäkelä 2000; Evans y Poorter 2001; Drever *et al.* 2001; Mizunaga y Umeki 2001). Estos cambios que suceden a nivel de individuo, hoja y/o célula, permiten maximizar el crecimiento o supervivencia, dependiendo de su tolerancia a la sombra (Bond *et al.* 1999). No obstante, especies que no toleran la sombra, pueden crecer más en altura, en ocasiones a costa de la inversión en el sistema radical, comprometiendo a corto plazo su supervivencia (Chen *et al.* 1996). En el final de la segunda temporada de crecimiento, ambas especies presentaron el menor volumen de tallo bajo condiciones de menor luz (D80). Los antecedentes indican que la minimización del crecimiento en zonas de sombreo intenso, aumenta la probabilidad de supervivencia a la espera de la apertura de un claro en el dosel (Messier y Nikinmaa 2000). Esto se observó claramente en el ciprés, en donde su crecimiento fue mínimo pero la supervivencia se mantuvo igual comparado a niveles de luz mayores. Por otro lado, el coihue mostró mayor crecimiento en volumen con luz intermedia, probablemente porque en ese nivel de luz se disminuyen los efectos negativos de la sombra (falta de luz para la actividad fotosintética), y del exceso de radiación (mayor evapotranspiración y riesgo de shock térmico) (Müller-Using and Schlegel 1980), y la falta de protección (exposición a bajas temperaturas) que tiene lugar en la situación sin cobertura. En la primera temporada, el mayor crecimiento en volumen también se produjo en el coihue, y en el nivel de luz intermedia.

A nivel de planta, los bajos niveles de luz, pueden alterar la proporción de biomasa total que ésta invierte en hojas a costa de reducir el crecimiento de sus raíces, resultando en una compensación de la reducción lumínica a través de un aumento del área fotosintética (Waring y Schlesinger 1985; Fullbright *et al.* 1997). Es por esto que muchas especies de plantas a bajas intensidades lumínicas inducen un incremento en el área foliar (James y Bell 2000; Uemura *et al.* 2000;

Niinemets *et al.* 2004). Esto coincide con los resultados obtenidos en este ensayo. Aumentar el área foliar cuando la luz es mínima, es una estrategia de las plantas para incrementar la captación de la luz, debido a que este es el factor limitante para su desarrollo. Durante el segundo año del ensayo, también se pudo observar a simple vista, que el follaje de ambas especies era más verde y sus hojas más grandes en los tratamientos con menor luz, esto último respaldado por los resultados de área foliar, que mostraron ser mayores a menor luz en las dos especies. Por otro lado, cuando la luz fue mayor, se pudo observar un decrecimiento del área foliar total. Esto coincide con los antecedentes, ya que estos mencionan que se produce una disminución del área foliar en las plántulas que crecen bajo altas intensidades de luz, lo que está asociado a mecanismos de las plántulas para limitar la evapotranspiración (Lencinas *et al.* 2007). Esta reducción en la evapotranspiración mejora el nivel hídrico de la planta, mejora la actividad fotosintética y el crecimiento de la misma (Aussenac 2000). Por lo tanto, la estimación del área foliar puede ser usada como una herramienta de manejo de gran valor para monitorear y predecir el crecimiento de las plantas (Cherry *et al.* 2002). Estos resultados que disienten con los del primer año de crecimiento, donde el área foliar fue similar en todos los tratamientos de luz y humedad para ambas especies, y ciprés tuvo significativamente mayor área foliar que coihue.

De igual manera, el área foliar específica disminuyó al aumentar la cantidad de luz. Esta reducción del área foliar específica, en las hojas más expuestas, respondería a un cambio interno en el grosor de la lámina de la hoja debido a que estas presentarían una mayor cantidad de tejido del mesófilo en empalizada (Tucker y Emmingham 1977; Waring y Schlesinger 1985; Sharew *et al.* 1996; Uemura *et al.* 2000). Esto resulta en un mayor grosor en las hojas más expuestas a la luz en comparación con las de sombra (Sprugel *et al.* 1996); y por ello, en las primeras, se genera un incremento en el volumen interno de aire en la hoja, lo cual fue evidenciado en el espesor foliar. Esto podría tener un efecto positivo sobre la eficiencia del uso de agua (Mediavilla *et al.* 2001), ya que aumentaría la conductividad de CO₂ desde los estomas hasta los sitios de fotosíntesis. A su vez, no solo existen cambios intraespecíficos con la disponibilidad de luz, sino que también las especies muestran diferencias entre sí. En este estudio, el ciprés tuvo mayor espesor foliar que el coihue. Lo que coincide con trabajos que indican que las hojas de especies más tolerantes a la sombra suelen ser más robustas que las de especies intolerantes, esto es, de menor área foliar específica, requiriendo más biomasa por unidad de superficie para su construcción (Walters y Reich 1999). Por el contrario, las especies intolerantes tienden a destinar los recursos adquiridos a nuevo crecimiento, asignando poco a almacenamiento, pues en los ambientes de alta luminosidad donde ellas suelen establecerse, la reposición de tejido perdido es fácilmente realizable a partir de altas tasas fotosintéticas (Walters y Reich 1999). En este estudio se obtuvieron valores de AFE que fueron similares a los reportados por

Caselli (2020) en árboles adultos: en ciprés registró en promedio 60,6 cm²/g y en coihue 84,6 cm²/g. En ambos estudios siempre el AFE fue mayor en coihue y a su vez, se mantuvo la tendencia de mayor AFE a mayor sombra, ya que los árboles adultos de ambas especies expuestos a la luz (del estrato superior, ciprés: 54,4 cm²/g, coihue: 79 cm²/g) mostraron menor AFE que los árboles bajo sombra (del estrato inferior, ciprés: 70,8 cm²/g, coihue: 92 cm²/g).

A su vez, los cambios en la luz disponible para las plantas se reflejaron en la distinta proporción de biomasa aérea y radical. En este caso hubo una menor producción de raíces y menor proporción respecto a la biomasa total en las plantas de las dos especies creciendo en la luz baja, ya que se asigna más biomasa a la parte aérea. Esta tendencia es similar a la observada por Letourneau (2006) y por Pafundi *et al.* (2014) en experimentos de sombreado con ciprés. Por su parte, Quiroz Marchant (2009) recomendó una proporción entre biomasa aérea y radical de 1:1 (ITR \approx 1) para sitios secos. Esto indicaría que las plántulas del tratamiento sin cobertura serían más óptimas para sitios secos, lo que es producto de la adaptación morfológica que hicieron las condiciones de crecimiento. Por lo contrario, las plántulas del tratamiento de mayor luz serían más vulnerables a la sequía. Un nivel de luz intermedio parecería favorecer la producción de biomasa aérea y radical en ambas especies.

En ambas especies la humedad del suelo no tuvo un efecto significativo sobre la supervivencia y el crecimiento, aunque sí sobre el AFE. Si bien una mayor inversión en raíz puede tener consecuencias favorables para el crecimiento y supervivencia en condiciones de sequía en el campo, no suponen ninguna ventaja en macetas donde la cantidad de agua en el suelo no suele aumentar con la profundidad (Valladares 1997). Esto se muestra en este estudio, ya que la biomasa radical no varió por el nivel de riego, así como tampoco el crecimiento en volumen y la supervivencia. Esto podría deberse a los niveles de humedad utilizados, pero el rango utilizado es amplio, variando entre 20 y 100% de la capacidad de campo. Caselli *et al.* (2018) determinaron en un ensayo de estrés hídrico que el 20% de la capacidad de campo (8% de humedad) es el umbral para la supervivencia de estas especies, por lo que al menos en el nivel R3 era esperable que las plantas mostraran al menos algún estrés. Sin embargo, al examinar la distribución de las raíces en los distintos niveles de riego, se observó que a pesar de tener biomasa radical similar, el nivel R3 tenía las raíces concentradas en los primeros 10 cm, mientras que en los demás niveles las raíces se distribuían hasta mayor profundidad. Esto muestra que las plantas pudieron adaptar su sistema radical a las condiciones en las que reciben humedad (desde arriba), ubicando una mayor proporción de las raíces en la parte superior cuando el riego fue más escaso, aprovechando de mejor manera el agua disponible. Es posible que en estas condiciones y bajo riego semanal, las

plantas puedan mantener su estatus hídrico, aún a niveles bajos de humedad, mostrando que los efectos negativos aparecerían cuando el período de baja de humedad es más prolongado. Futuros ensayos podrían ahondar en esta hipótesis, variando el intervalo de tiempo entre los riegos y observando las consecuencias en el crecimiento y la supervivencia de estas especies. Esto permitiría entender más acabadamente el efecto de las sequías prolongadas que pueden tener lugar en el área donde crecen los bosques naturales de ciprés y coihue. A su vez, se hubiera esperado que independientemente del nivel de riego el AFE fuera alta para el tratamiento de menor luz, debido a que en tal condición, el recurso limitante es la luz. Sin embargo, en luz baja, en el nivel de riego más alto el AFE fue menor que en los demás. Eso podría deberse a que teniendo mayor riego haya habido un mayor lixiviado de elementos nutrientes, sobre todo nitratos, lo que se pudo haber reflejado en un menor crecimiento.

CONCLUSIONES

El ciprés se mostró como una especie más plástica que el coihue, ya que alcanzo una mayor supervivencia aún en las condiciones de luz y humedad más extremas probadas en el ensayo. Sin embargo, esta mayor supervivencia fue alcanzada a costa de un menor crecimiento en comparación con el coihue.

El coihue se vio favorecido por niveles intermedios de luz, bajo los cuales puede obtener la radiación suficiente para crecer y a su vez, no se expuso a los efectos negativos de la radiación (exceso de evapotranspiración, estrés por calentamiento excesivo de los tejidos), de la falta de cobertura (mayor exposición a bajas temperaturas) y de la sombra intensa. El ciprés en cambio, al ser una especie más resistente en el comportamiento ante distintas situaciones, no vió afectado significativamente su crecimiento por la luz o la humedad, aunque puede acumular más biomasa cuando la intensidad de luz no es baja. A su vez, a través de los caracteres funcionales se pudo observar la plasticidad de ambas especies, las cuales pueden adaptar la distribución de su biomasa para optimizar la captación de los recursos disponibles. El riego por su parte parece no tener grandes efectos, al menos en estas condiciones de vivero y con los niveles de humedad y periodicidad del riego utilizado en este ensayo.

BIBLIOGRAFÍA

- Alberdi M, Romero M, Ríos D, Wenzel H (1985) Altitudinal gradients of seasonal frost resistance in *Nothofagus* communities of Southern Chile. *Acta Oecol.* 6: 21-30.
- Alberdi M (1995) Ecofisiología de especies leñosas de los bosques hidrófilos templados de Chile: resistencia a la sequía y bajas temperaturas. In Armesto JJ, Villagrán C, Arroyo MK (Eds.) *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*. Universitaria. Santiago, Chile. pp. 279-300.
- Amoroso MM, Suarez ML, Daniels LD (2012) *Nothofagus dombeyi* regeneration in declining *Austrocedrus chilensis* Forests: *Effects of overstory mortality and climatic events*. *Dendrochronologia* 30:105-112.
- Aranda I, Gil L, Pardos JA (2004) Improvement of growth conditions and gas exchange of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted below a recently thinned *Pinus sylvestris* L. stand. *Trees* 18(2):211-220. doi:10.1007/s00468-003-0296-5.
- Aussenac G. 2000 Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* 57:287-301.
- Ballare CL, Scopel AL, Sánchez RA (1991). Photocontrol os stem elongation in plant neighbourhoods: effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. *Plant, Cell and Environment* 14, 57-65.
- Bond BJ, Farnsworth BT, Coulombe RA (1999) El follaje en respuesta a gradientes de luz en las coníferas con mayor o menor tolerancia a la sombra. *Oecologia* 120: 183-192.
- Canham CD (1988) Growth and canopy architecture of shade- tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69:786-795. doi:10.2307/1941027.
- Caselli M, Urretavizcaya MF, Loguercio GÁ, Defossé GE. 2018. Light and moisture conditions suitable for establishing Andean cypress and coihue beech seedlings in Patagonia: a nursery approach. *Forest Science* 65(1):27-39. doi:10.1093/forsci/fxy032.
- Climate-Data.org. 1982-2012. *Clima Esquel*. Obtenido de Climate-Data.org: <https://es.climate-data.org/americas-del-sur/argentina/chubut/esquel-23408/>.

- Cherry M, Macfarlane C, Smethurst P, Beadle C (2002) Visual guide to leaf area index of Eucalypt plantations. Hobart, Australia. Cooperative Research Centre for Sustainable Production Forestry. 24 p.
- Chen JM, Klinka K. & Kayahara GJ (1996) Effects of light on growth, crown architecture, and specific leaf area for naturally established *Pinus contorta* and *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* saplings. Can. J. For. Res. 26: 1149-1157.
- Dahlgren JP, Eriksson O, Bolmgren K, Strindell M, Ehrlén J (2006) Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. Journal of Vegetation Science 17:577-582.
- Defossé GE, Godoy MM, Bianchi LO, Lederer NS, Kunst C (2015) Fire history, fire ecology and management in Argentine Patagonia: from ancient times to nowadays. In B. Leblon, ME Alexander eds. Current International Perspectives on Wildland Fires, Mankind and the Environment. New York, USA. Nova Science Publishers. p. 177–209.
- Dezzotti A. y Sancholuz L. 1991 Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. Bosque, 12(2), 43-52.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, González L, Tablada M, Robledo C (2017) InfoStat versión 2017. Disponible en <http://www.infostat.com.ar>.
- DiverSus. (2014). *Núcleo DiverSus de Investigaciones en Diversidad y Sustentabilidad*. Obtenido de DiverSus: <http://www.nucleodiversus.org/index.php>
- Donoso PJ, Gerding V, Uteau D, Soto DP, Thiers O, Donoso C (2007) Efecto de fertilización y cobertura de malezas en el crecimiento inicial y la mortalidad de una plantación de *Nothofagus dombeyi*. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. Bosque 28(3): 249-255.
- Drever CR, Lertzman K (2001) Light-growth responses of Coastal Douglas-Fir and western redcedar saplings under different regime of soil moisture and nutrients. Canadian Journal of Forest Research. 31:2124-2133.
- Evans JR, Poorter H (2001) Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. Plant, Cell and Environment, Vol (24), pp 755-767.
- Fullbright TE, Kuti JO, Tipton AR (1997) Effect of nurse-plant canopy light intensity on shrub seedling growth. Journal of Range Management 50(6) 607-610.

- Gut Bernardo (2017) SIB, Sistema de información de biodiversidad, *Nothofagus dombeyi*, Parques Nacionales. Argentina. Obtenido de <https://sib.gob.ar/especies/nothofagus-dombeyi>.
- Gyenge JE, Fernandez ME, Dalla Salda G, Schlichter T (2005) Leaf and whole-plant water relations of the Patagonian conifer *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizzarri: implications on its drought resistance capacity. INTA Estación Experimental Agropecuaria Bariloche, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Gyenge JE, Fernández ME, Schlichter T (2007) Influence of radiation and drought on gas exchange of *Austrocedrus chilensis* seedlings. *Bosque* 28:220-225.
- Holmgren M, Scheffer M, Huston MH (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966-1975.
- Iverson R D (1984) Planting stock selection: Meeting biological needs and operational realities. *Forestry Nursery Manual*. Oregon State University. Corvallis, Oregon. USA. pp. 261-262.
- James SA, Bell DT (2000) Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances. *Tree Physiology* 20, 1007-1018.
- Jiménez-Castillo M, Lobos-Catalán P, Aguilera-Betti I, Rivera R (2011) Tasas diarias de transpiración y relaciones hídricas en especies arbóreas con distinto nivel de sombra tolerancia en un bosque templado chileno. *Gayana Botánica* 68:155-162.
- Kitzberger T, Steinaker DF, Veblen TT (2000) Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81:1914-1924.
- Kobe RK, Pacala SW, Silander JA, Canham CD (1995) Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological applications* 5(2):517-532.
- Kolb PF, Robberecht R (1996) High temperature and drought stress effects on survival of *Pinus ponderosa* seedlings. *Tree Physiology* 16:665-672.
- Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545–556. doi:10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x.

- Lavorel S, Díaz S, *et al.* (2007) Plant functional types: are we getting any closer to the holy grail? In 'Terrestrial ecosystems in a changing world'. (Ed. PD Canadell JG, Pitelka L) pp. 149–160. (Springer-Verlag: Berlin).
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Moretto A, Gallo E, Busso C (2007) Producción diferencial de biomasa en plántulas de *Nothofagus pumilio* bajo gradientes de luz y humedad del suelo. Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina. BOSQUE 28(3): 241-248.
- Letourneau FJ (2006) Estudio de las interacciones positivas y negativas sobre el crecimiento de *Austrocedrus chilensis* durante una etapa inicial de desarrollo, en un matorral sucesional méxico. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Martinez Pastur GJ, Lencinas MV, Soler Esteban R, Ivancich H, Peri P, Moretto A, Hernández LF, Lindstrom I (2011) Plasticidad ecofisiológica de plántulas de *Nothofagus pumilio* frente a combinaciones de niveles de luz y humedad en el suelo. Ecología Austral 21(3):301-315. ISSN: 1667-782X.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution 21, 178–185. doi:10.1016/j.tree.2006.02.002.
- Mediavilla S, Escudero A, Heilmeyer H (2001) Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. Tree Physiology 21, 251-259.
- Messier C, Nikinmaa E (2000) Effects of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation, and crown morphology of understory sugar maple, yellow birch, and beech. Ecoscience 7: 345-356.
- Mizunaga H, Umeki T (2001) The relationships between tree size and spatial distribution of foliage mass within crowns of Japanese cedars (*Cryptomeria japonica*) in young plantation. Forest Ecology and Management, vol 149 (1-3): 129-140.
- Müller-Using B, Schlegel F (1980) The development of Chilean *Nothofagus* seedlings in a nursery shading experiment at the University of Valdivia. Allgemeine Forst-und Jagdzeitung 151:79-96.
- Müller MS (2013) Crecimiento y relación del tallo - raíz en plantones de cinco especies forestales durante la fase de vivero en Tingo María. Tesis de graduación. Universidad Nacional Agraria de la Selva, Tingo María (Perú).

- Ninemets Ü, Cescatti A & Christian R (2004) Constraints on light interception efficiency due to shoot architecture in broad-leaved *Nothofagus* species. *Tree Physiol.* 24: 617-630.
- Pafundi L, Urretavizcaya MF, Defossé GE (2014) Improving survival and growth of planted *Austrocedrus chilensis* seedlings in disturbed patagonian forests of Argentina by managing understory vegetation. *Environment Management* 54:1412–1420.
- Pastorino MJ, Fariña MM, Bran D y Gallo LA (2006) Extremos geográficos de la distribución natural de *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 41(3-4), 307-311.
- Quiroz Marchant I, INFOR (2009) Vivero forestal: producción de plantas nativas a raíz cubierta, Concepción, Chile: Instituto Forestal, (INFOR) Centro Tecnológico de la Planta Forestal. pp. 42 – 45.
- Read J, Hill RS (1985) Photosynthetic responses to light of Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rainforest dynamics. *New Phytologist* 101:731-742 doi:doi:10.1111/j.1469-8137.1985.tb02878.x.
- Reyes Díaz M, Alberdi M, Piper F, Bravo LA, Corcuera LJ (2005) Low temperature responses of *Nothofagus dombeyi* and *Nothofagus nitida*, two evergreen species from south central Chile. *Tree Physiol.* 25: 1389-1398.
- Richards L (1965) Physical condition of water in soil. En: Black CA (ed) *Methods of Soil Analysis, Part 1*, vol. 9. ASA, Madison, WI. Pp 1128-152.
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G (2014) Strong hydraulic segmentation and leaf senescence due to dehydration may trigger dieback in *Nothofagus dombeyi* under severe droughts: a comparison with the co-occurring *Austrocedrus chilensis*. *Trees* 28:1475-1487.
- Sharew H, Grace J, Legg C (1996) Response of two Afromontane coniferous tree species to light and nutrient supply. *Tree Physiology* 16, pp 617-626.
- Sprugel DG, Brooks JR, Hinckley TM (1996) Effects of light on shoot geometry and needle morphology in *Abies amabilis*. *Tree Physiology* 16, 91-98.
- Sun OJ, Sweet GB, Whitehead D, Buchan GD (1995) Physiological responses to water stress and waterlogging in *Nothofagus* species. *Tree Physiology* 15:629-638. doi:10.1093/treephys/15.10.629.
- Tortorelli LA (1956) *Maderas y bosques Argentinos*.

- Tucker GF, Emmingham WH (1977) Morphological changes in leaves of residual western hemlock after clear and shelterwood cutting. *For. Sci.* 23 (2): 195-203.
- Urretavizcaya MF, Defossé GE, Gonda HE (2012) Effect of sowing season, plant cover, and climatic variability on seedling emergence and survival in burned *Austrocedrus chilensis* forests. *Restoration Ecology* 20:131-140.
- Uemura A, Ishida A, Nakano T, Terashima I, Tanabe H, Matsumoto Y (2000) Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances. *Tree Physiology* 20, 945-951.
- Valladares F, Pearcy. RW (1997) Interactions between water stress, sunshade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment* 20: 25-36.
- Valladares F, Aranda I, Sánchez-Gómez D (2004) La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. Pp 335-369.
- Vanninen P, Makela A (2000) Needle and stem wood production in Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees of different age, size and competitive status. *Tree Physiology* 20, 527-533.
- Veblen TT, Lorenz DC (1987) Post fire stand development of *Austrocedrus* - *Nothofagus* forest in Patagonia. *Vegetatio* 73:113-126.
- Veblen TT (1989) *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research* 19:365-371.
- Veblen TT, Burns BR, Kitzberger T, Lara A, Villalba R (1995) The ecology of the conifers of southern South America. Pages 120-155 in N. J. Enright y R. S. Hill (ed.). *Ecology of Southern Conifers*. Melbourne University Press, Melbourne.
- Villanueva JLP. (2007). Reconstrucción de la historia de incendios en bosques de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst y *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. Et Mil. En el Parque Nacional Tolhuaca. Tesis de graduación. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.

- Walters MB, Reich PB (1999) Research review. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broadleaved evergreen species differ? *New Phytology* 143:143–154.
- Waring RH, Schlesinger WH (1985) *Forest ecosystems. Concepts and management. Analysis at multiples scales.* Academic Press, 55p.
- Zúñiga R, Alberdi M, Reyes-Diaz M, Olivares E, Hess S, Bravo LA, Corcuera LJ (2006) Seasonal changes in the photosynthetic performance of two evergreen *Nothofagus* species in south central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 79:489-504.

ANEXOS

Supervivencia

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Luz	2	18	1,31	0,2948
Riego	2	18	1,12	0,3491
Especie	1	18	21,84	0,0002
Riego:Especie	2	18	3,32	0,0591
Luz:Especie	2	18	3,82	0,0415
Luz:Riego	4	18	0,15	0,9613
Luz:Riego:Especie	4	18	0,51	0,7283

Medias ajustadas y errores estándares para luz-especie.

Inversa de la función de enlace con efecto aleatorio = 0

LSD Fisher (Alfa = 0,05)

Procedimiento de corrección de p-valores: Bonferroni

Luz	Especie	PredLin	E.E.	Media	E.E.
SC	cipres	4,61	0,08	100,25	7,85 A
S50	cipres	4,61	0,08	100,01	7,83 A B
D80	cipres	4,59	0,08	98,33	7,70 A B
S50	coihue	4,56	0,08	95,71	7,49 A B
D80	coihue	4,34	0,08	76,77	6,04 A B
SC	coihue	4,27	0,08	71,19	5,64 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Volumen (cm^3)

Pruebas de hipótesis marginales (SC tipo III)

	numDF	denDF	F-value	p-value	p-valor Bf	p-valor Sk	p-valor BH	p-valor BY
(Intercept)	1	265	973,55	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Luz	2	9	27,67	0,0001	0,0011	0,0011	0,0003	0,0008
Riego	2	9	3,6E-03	0,9964	>0,9999	>0,9999	0,9964	>0,9999
Especie	1	265	42,82	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Riego:Especie	2	265	5,27	0,0057	0,0456	0,0447	0,0091	0,0248
Luz:Especie	2	265	23,70	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Luz:Riego	4	9	0,97	0,4684	>0,9999	0,9936	0,5353	>0,9999
Luz:Riego:Especie	4	265	1,52	0,1957	>0,9999	0,8248	0,2609	0,7091

Medias ajustadas y errores estándares para luz-especie.

LSD Fisher (Alfa = 0,05)

Procedimiento de corrección de p-valores: Bonferroni

Luz	Especie	Medias	E.E.	
S50	Coihue	1,88	0,07	A
SC	Coihue	1,11	0,10	B
S50	Cipres	1,09	0,07	B
SC	Cipres	0,96	0,07	B
D80	Coihue	0,90	0,08	B
D80	Cipres	0,84	0,07	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p>0,05$)

Biomasa aérea (g)

Pruebas de hipótesis marginales (SC tipo III)

Pruebas de hipótesis marginales (SC tipo III)												
	numDF	denDF	F-value	p-value	p-valor	Bf	p-valor	Sk	p-valor	BH	p-valor	BY
(Intercept)	1	79	967,55	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Luz	2	9	45,77	<0,0001	0,0002	0,0002	0,0002	0,0001	0,0001	0,0002	0,0002	0,0002
Riego	2	9	1,27	0,3262	>0,9999	0,9575	0,3448	0,9370	0,3448	0,9370	0,9370	0,9370
Especie	1	79	17,06	0,0001	0,0007	0,0007	0,0007	0,0002	0,0002	0,0006	0,0006	0,0006
Riego:Especie	2	79	3,77	0,0273	0,2183	0,1986	0,0546	0,1484	0,0546	0,1484	0,1484	0,1484
Luz:Especie	2	79	3,05	0,0531	0,4247	0,3536	0,0849	0,2309	0,0849	0,2309	0,2309	0,2309
Luz:Riego	4	9	2,65	0,1031	0,8252	0,5814	0,1375	0,3738	0,1375	0,3738	0,3738	0,3738
Luz:Riego:Especie	4	79	1,14	0,3448	>0,9999	0,9660	0,3448	0,9370	0,3448	0,9370	0,9370	0,9370

Medias ajustadas y errores estándares para luz.

LSD Fisher (Alfa = 0,05)

Procedimiento de corrección de p-valores: Bonferroni

Luz	Medias	E.E.	
S50	10,82	0,43	A
SC	7,44	0,44	B
D80	5,07	0,43	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p>0,05$)

Medias ajustadas y errores estándares para especie.

LSD Fisher (Alfa = 0,05)

Procedimiento de corrección de p-valores: Bonferroni

Especie	Medias	E.E.	
Ci	8,81	0,35	A
Co	6,75	0,36	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p>0,05$)

Biomasa radical (gr) - Pruebas de hipótesis marginales (SC tipo III)

	numDF	denDF	F-value	p-value	p-valor Bf	p-valor Sk	p-valor BH	p-valor BY
(Intercept)	1	79	591,80	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Luz	2	9	71,46	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Riego	2	9	0,02	0,9847	>0,9999	>0,9999	0,9847	>0,9999
Especie	1	79	9,58	0,0273	0,2183	0,0216	0,0073	0,0198
Riego:Especie	2	79	2,16	0,1221	0,9766	0,6471	0,1953	0,5309
Luz:Especie	2	79	1,54	0,2203	>0,9999	0,8634	0,2518	0,6843
Luz:Riego	4	9	1,79	0,2144	>0,9999	0,8549	0,2518	0,6843
Luz:Riego:Especie	4	79	2,86	0,0286	0,2285	0,2069	0,0571	0,1553

Medias ajustadas y errores estándares para luz.

LSD Fisher (Alfa = 0,05)

Procedimiento de corrección de p-valores: Bonferroni

	Luz	Medias	E.E.	
S50	9,02	0,43	A	
SC	6,99	0,43	B	
D80	2,03	0,43	C	

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Área foliar total (mm^2)

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Luz	2	88	30,11	<0,0001
Riego	2	88	4,81	0,0104
Especie	1	88	5,94	0,0168
Luz:Especie	2	88	8,53	0,0004
Luz:Riego	4	88	7,71	<0,0001
Riego:Especie	2	88	2,55	0,0837
Luz:Riego:Especie	4	88	0,88	0,4789

Medias ajustadas y errores estándares para luz-especie.

Inversa de la función de enlace con efecto aleatorio = 0

LSD Fisher (Alfa = 0,05)

Procedimiento de corrección de p-valores: Bonferroni

Luz	Especie	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
D80	Ci	5,61	0,09	274,42	25,61	A
D80	Co	5,41	0,09	224,25	20,93	A
S50	Co	5,25	0,09	191,10	17,83	A B
SC	Co	4,92	0,10	136,45	13,75	B C
SC	Ci	4,72	0,09	111,97	10,45	C
S50	Ci	4,68	0,09	108,19	10,10	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Medias ajustadas y errores estándares para luz-riego.

Inversa de la función de enlace con efecto aleatorio = 0

LSD Fisher (Alfa = 0,05)

Procedimiento de corrección de p-valores: Bonferroni

Luz	Riego	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
D80	R2	5,91	0,11	368,79	42,15	A
D80	R3	5,66	0,11	285,93	32,68	A
S50	R2	5,05	0,11	155,76	17,80	B
SC	R1	5,00	0,11	148,01	16,92	B
D80	R1	4,98	0,11	144,77	16,55	B
S50	R3	4,98	0,11	144,76	16,54	B
S50	R1	4,88	0,11	131,86	15,07	B
SC	R2	4,76	0,11	117,07	13,38	B
SC	R3	4,69	0,13	108,98	13,93	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Área foliar específica ($\frac{mm^2}{g}$)

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Luz	2	88	57,25	<0,0001
Riego	2	88	1,98	0,1439
Especie	1	88	2,55	0,0837
Riego:Especie	2	88	1,01	0,3675
Luz:Especie	2	88	0,27	0,7660
Luz:Riego	4	88	4,10	0,0043
Luz:Riego:Especie	4	88	1,25	0,2977

Medias ajustadas y errores estándares para luz-riego.

Inversa de la función de enlace con efecto aleatorio = 0

LSD Fisher (Alfa = 0,05)

Procedimiento de corrección de p-valores: Bonferroni

Luz	Riego	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
D80	R3	4,96	0,06	142,76	8,93	A
D80	R2	4,85	0,06	127,28	7,96	A B
D80	R1	4,64	0,06	103,06	6,45	B C
S50	R1	4,42	0,06	83,45	5,22	C D
S50	R3	4,41	0,06	82,54	5,16	C D
SC	R1	4,39	0,06	80,74	5,05	C D
S50	R2	4,36	0,06	78,34	4,90	C D
SC	R3	4,31	0,07	74,13	5,18	D
SC	R2	4,17	0,06	64,96	4,06	D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Espesor foliar (mm)

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Luz	2	88	41,41	<0,0001
Riego	2	88	1,72	0,1850
Especie	1	88	167,34	<0,0001
Riego:Especie	2	88	3,20	0,0455
Luz:Especie	2	88	3,82	0,0257
Luz:Riego	4	88	6,17	0,0002
Luz:Riego:Especie	4	88	3,06	0,0207

Medias ajustadas y errores estándares para luz-riego-especie.

Inversa de la función de enlace con efecto aleatorio = 0

LSD Fisher (Alfa = 0,05)

Procedimiento de corrección de p-valores: Bonferroni

Luz	Riego	Especie	PredLin	E.E.	Media	E.E.							
SC	R2	Ci	-0,75	0,08	0,47	0,04	A						
SC	R1	Ci	-0,88	0,08	0,42	0,03	A	B					
S50	R1	Ci	-0,94	0,08	0,39	0,03	A	B	C				
SC	R3	Ci	-0,98	0,08	0,38	0,03	A	B	C				
S50	R3	Ci	-1,04	0,08	0,35	0,03	A	B	C	D			
D80	R2	Ci	-1,21	0,08	0,30	0,02		B	C	D	E		
D80	R1	Ci	-1,24	0,08	0,29	0,02		B	C	D	E		
SC	R3	Co	-1,31	0,09	0,27	0,03		B	C	D	E	F	
SC	R2	Co	-1,31	0,08	0,27	0,02			C	D	E	F	
S50	R3	Co	-1,36	0,08	0,26	0,02			C	D	E	F	
SC	R1	Co	-1,42	0,08	0,24	0,02				D	E	F	
S50	R1	Co	-1,45	0,08	0,23	0,02				D	E	F	
S50	R2	Ci	-1,45	0,08	0,23	0,02				D	E	F	
S50	R2	Co	-1,49	0,08	0,23	0,02					E	F	
D80	R3	Ci	-1,62	0,08	0,20	0,02					E	F	
D80	R1	Co	-1,75	0,08	0,17	0,01						F	G
D80	R2	Co	-1,75	0,08	0,17	0,01						F	G
D80	R3	Co	-1,97	0,08	0,14	0,01							G

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)