

Producción diferencial de biomasa en plántulas de *Nothofagus pumilio* bajo gradientes de luz y humedad del suelo

Differential biomass productivity of *Nothofagus pumilio* seedlings under light and soil moisture gradients

María Vanessa Lencinas^{a*}, Guillermo Martínez Pastur^a, Alicia Moretto^a, Emilce Gallo^a, Carlos Busso^b

*Autor de correspondencia: ^aCADIC-CONICET, Cc 92, (9410) Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina, Tel: +54-2091-422310 int 111, fax: +54-2901-430644, vlencinas@cadic.gov.ar

^bUNSur-CERZOS-CONICET, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina.

SUMMARY

Silvicultural proposals modify the canopy openness to stimulate seedling growth through the changes in light and soil moisture availability. Their survival depends on their adaptation to these new stand conditions. The objective of this study was to evaluate seedling productivity in light and soil moisture gradients, along one growing season, under light, soil moisture and air temperature controlled conditions. Forest seedlings (2-3 years old) in plastic pots were placed in a greenhouse, where three light levels were assayed: 4%, 26% and 64% of the natural incident light; and two soil moisture levels: 40-60% and 80-100% of field capacity. Foliar area, total and each component biomass (leaves, stems, thin and thick roots), above/belowground biomass rate and foliar area/biomass rate were monthly measured. Total and compartmentalized biomass, foliar area and their rates significantly varied among months, soil moisture and light gradients. Towards the end of the growing season, biomass was higher in high light and low soil moisture (1.58 g plant⁻¹) compared to high soil moisture levels (0.49 g plant⁻¹). Aboveground biomass was significantly higher under medium light treatment (0.30 g plant⁻¹ vs. 0.12-0.26 g plant⁻¹), while belowground biomass increased with light (0.20 g plant⁻¹ vs. 0.07-0.16 g plant⁻¹). Seedlings modified their above- and below-ground biomass according to soil moisture and light conditions, producing lower rates of biomass and foliar area under the higher light treatments. The different silvicultural proposals must consider their influence over both factors (light and soil moisture) to maximize the above- and below-growth potential of the natural regeneration.

Key words: forest management, silviculture, ecophysiology, compartmentalization, regeneration.

RESUMEN

Las propuestas silviculturales disminuyen la apertura del dosel, estimulando el crecimiento de las plántulas al modificar la disponibilidad de luz y humedad del suelo. La supervivencia dependerá de su adaptación a estas nuevas condiciones ambientales. El objetivo fue evaluar la producción de biomasa de plántulas bajo gradientes de luz y humedad del suelo en condiciones controladas de luz, riego y temperatura. Se emplearon plántulas de 2-3 años en macetas bajo invernáculo, estudiándose tres niveles de luz: 4%-26%-64% de luz natural incidente; y dos niveles de humedad del suelo: 40-60% y 80-100% de capacidad de campo. Mensualmente se evaluaron área foliar y biomasa, de hojas, tallos, raíces gruesas y finas. La biomasa total y compartimentada, el área foliar y sus relaciones variaron entre meses y niveles, de humedad y de luz. Al finalizar la temporada de crecimiento, la biomasa fue mayor en alta luminosidad y menor humedad del suelo (1,58 g planta⁻¹), respecto de alta humedad (0,49 g planta⁻¹). La biomasa aérea fue mayor bajo luminosidad media (0,30 g planta⁻¹ vs. 0,12-0,26 g planta⁻¹), mientras que la subterránea aumentó con la luz (0,20 g planta⁻¹ vs. 0,07-0,16 g planta⁻¹). Las plántulas modificaron su producción de biomasa aérea y/o subterránea según las condiciones hídrico/lumínicas, generando menores relaciones de biomasa y área foliar bajo mayores niveles de luz. Los distintos sistemas silvícolas deben tener en cuenta los cambios que producen sobre ambos factores (luz y humedad del suelo) para maximizar el potencial de crecimiento aéreo y/o subterráneo de la regeneración natural.

Palabras clave: manejo forestal, silvicultura, ecofisiología, compartimentación, regeneración.

INTRODUCCIÓN

Los bosques templados de Patagonia Sur son reconocidos como una de las áreas más prístinas del mundo (Mittermeier *et al.* 2002, Rozzi *et al.* 2006). Es por ello que la generación de estrategias efectivas de manejo forestal

y comprensión de la dinámica de la regeneración son de gran importancia, tanto para la conservación a nivel local como global. En estos bosques, las plántulas de *Nothofagus* usualmente sobreviven y crecen lentamente por largos períodos de tiempo formando parte del sotobosque bajo la sombra del dosel (Rebertus y Veblen 1993). Esto genera

un banco de plántulas (Cuevas y Arroyo 1999) con una ventaja potencial para el restablecimiento del bosque luego de ocurrido un disturbio antropogénico o natural (Rebertus y Veblen 1993, Heinemann *et al.* 2000, Martínez Pastur *et al.* 2000, Anderson *et al.* 2006).

Las propuestas silvícolas para *Nothofagus pumilio* (Poepp. *et* Endl.) Krasser (lenga) se basan en abrir lo suficiente el dosel como para estimular el crecimiento de las plántulas (Martínez Pastur *et al.* 2000), modificando la disponibilidad hídrica y lumínica ambiental, siendo los factores más críticos para el crecimiento de las mismas (Heinemann *et al.* 2000). Luego del aprovechamiento forestal, la supervivencia del banco de plántulas y su rápido crecimiento dependen de la aclimatación a las nuevas condiciones microclimáticas (Tognetti *et al.* 1998). Sin embargo, el éxito de un sistema silvícola dependerá de la respuesta ecofisiológica que desarrolla la regeneración preexistente frente a las diferentes condiciones ambientales (Martínez Pastur *et al.* 2007). El objetivo de este trabajo fue evaluar la producción de biomasa de plántulas de *N. pumilio* en gradientes lumínicos e hídricos del suelo, a lo largo de una temporada de crecimiento bajo condiciones controladas de luz, riego y temperatura.

MÉTODOS

Se trabajó con plántulas de 2-3 años de edad y 6-7 cm de altura, colectadas del sotobosque de un bosque primario de *Nothofagus pumilio* (54°06' S, 68°37' O) con alta cobertura de dosel (94% ± 5% desviación estándar-DE) al comienzo de la estación de crecimiento antes de la brotación de las mismas. Las plántulas se colocaron en macetas plásticas (14 cm de diámetro y 15 cm de alto) que contenían un sustrato compuesto por turba, arena y mantillo del bosque (1:1:1) con un contenido final de arena/limo/arcilla de 36%-24%-40%, con 7% de materia orgánica, un pH 4,99 y un contenido de capacidad de campo de 81%. La capacidad de

campo se determinó gravimétricamente mediante la medición del contenido de agua luego de dos días de haber saturado el suelo.

Las macetas se colocaron en un invernáculo con cubierta de nylon de 100 µm para evitar el aporte de lluvia, estando ubicado en la ciudad de Ushuaia (Tierra del Fuego) (54°46' S, 68°12' O). En el invernáculo se simuló tres intensidades lumínicas (4%, 26% y 64% de la luz incidente natural) usando una o dos capas de media-sombra comercial. La radiación solar incidente durante el verano fue de 2085 µmol m⁻² s⁻¹ ± 534 µmol m⁻² s⁻¹ DE, con un valor máximo de 2702 µmol m⁻² s⁻¹. La intensidad lumínica se midió mediante un luxímetro (Modelo Extech, Waltham, MA - USA).

La temperatura fue controlada forzando la ventilación hasta obtener una temperatura máxima inferior a 24°C a nivel de las hojas de las plántulas. La temperatura del aire y del suelo, así como la humedad ambiental fueron monitoreadas mediante el uso de data loggers (ONSET Computer Corporation - USA) (cuadro 1). El riego se realizó manualmente, manteniendo la mitad de las plántulas a una capacidad de campo del 40-60%, mientras que la otra mitad se mantuvo a 80-100% de capacidad de campo. Los montos de irrigación se determinaron gravimétricamente cada tres días.

Mensualmente, desde octubre a marzo, se muestrearon seis plantas por tratamiento en forma aleatoria. De las mismas se obtuvieron el área foliar total por individuo y la biomasa en peso seco total y compartimentada en hojas, tallos, raíces gruesas y finas. Asimismo, se definieron relaciones de biomasa aérea/subterránea (BA/BS) (g g⁻¹) y área foliar/biomasa total (AF/BT) (cm² g⁻¹). Los datos se analizaron por medio de un ANOVA trifactorial, considerando la fecha, el gradiente lumínico y el hídrico como factores principales. Por otra parte, se llevaron a cabo ANOVAs simples para comparar los distintos niveles de cada gradiente para cada fecha en particular. En todos los casos se utilizó la prueba de Tukey para la comparación de medias (*P* < 0,05).

Cuadro 1. Temperatura y humedad del aire y temperatura del suelo en macetas del invernáculo bajo los tres niveles de luz ensayados a lo largo de una estación de crecimiento.

Air temperature and humidity, and soil temperature in plastic pots in greenhouse under the three light assayed conditions along the growing season.

Mes	Temperatura del aire (°C)			Humedad del aire (%)			Temperatura del suelo (°C)		
	L	M	O	L	M	O	L	M	O
Oct	8,5 ± 2,7	9,1 ± 2,4	9,5 ± 2,3	66 ± 8	66 ± 7	65 ± 7	9,1 ± 2,1	8,1 ± 1,3	8,0 ± 1,4
Nov	11,4 ± 2,5	12,5 ± 2,4	12,5 ± 2,3	67 ± 8	66 ± 7	66 ± 6	12,2 ± 1,8	11,2 ± 1,3	11,0 ± 1,3
Dic	11,9 ± 3,2	12,9 ± 3,1	13,0 ± 3,0	67 ± 6	66 ± 5	67 ± 5	12,1 ± 2,1	11,4 ± 1,7	11,3 ± 1,8
Ene	16,3 ± 1,2	16,9 ± 1,5	16,9 ± 1,4	65 ± 2	65 ± 2	64 ± 2	16,6 ± 1,0	14,4 ± 0,6	14,3 ± 0,8
Feb	13,1 ± 2,1	13,6 ± 1,9	13,4 ± 1,8	66 ± 10	66 ± 9	68 ± 9	13,6 ± 1,3	12,4 ± 0,7	12,1 ± 0,9
Mar	10,9 ± 2,4	11,2 ± 2,4	10,8 ± 2,3	67 ± 7	68 ± 7	69 ± 7	11,2 ± 1,7	10,4 ± 1,2	10,1 ± 1,3

Medias ± desviación estándar. L: 64% luz natural incidente; M: 26% luz natural incidente; O: 4% luz natural incidente.

RESULTADOS

La biomasa total y compartimentada, el área foliar y sus relaciones variaron significativamente entre meses y gradientes de humedad del suelo y lumínicos analizados (cuadro 2), excepto para las relaciones BA/BS y AF/BT al comparar distintos niveles de humedad del suelo. Todos los compartimientos, el área foliar y la relación AF/BT aumentaron a medida que transcurrió la estación de crecimiento. La relación BA/BS aumentó hasta un máximo que se alcanzó durante los meses de diciembre y enero (máxima expansión foliar), comenzando luego a disminuir progresivamente. Las interacciones observadas correspondieron mayormente a cambios en las tasas de incremento de las distintas variables entre meses, que fueron más atenuados en el tratamiento de menor luminosidad y mayor humedad en el suelo (cuadro 2).

Dentro de los compartimientos en los que se separó la biomasa, las hojas y los tallos fueron más pesados bajo una intensidad de luz media, mientras que las raíces presentaron mayor biomasa en altos niveles de luz (cuadro 2). Al considerar la humedad del suelo, el tratamiento de menor humedad siempre superó en biomasa total al tratamiento

de mayor humedad, siendo mayor la diferencia en altos niveles de luz. Los mayores valores de biomasa total se observaron en los tratamientos con baja humedad en el suelo (0,44 g planta⁻¹) y en intensidades de luz media y alta (0,46 g planta⁻¹), independientemente de la fecha de muestreo considerada (figura 1). La relación BA/BS fue significativamente mayor con baja intensidad lumínica, superando la parte aérea en 2,5 veces a la subterránea (figura 2). Asimismo, con niveles intermedios de luz se obtuvieron mayores relaciones BA/BS que en tratamientos de alta intensidad lumínica.

El área foliar fue mayor en los tratamientos con baja humedad del suelo y luminosidad media, independientemente de la fecha de muestreo considerada (cuadro 1 y figura 1), estando directamente relacionada con el peso seco de las hojas que se obtuvo para cada tratamiento y fecha de muestreo. La relación AF/BT fue mayor en el tratamiento con menor luminosidad que con alta luminosidad, sin que se observaran diferencias significativas bajo distintos regímenes de humedad del suelo (figura 2).

Las diferencias en la producción de biomasa entre tratamientos se manifestaron en distintas fechas de acuerdo al compartimiento considerado. Las hojas respondieron rápida-

Cuadro 2. Biomasa compartimentada y total, área foliar y relaciones biomasa aérea/subterránea y área foliar/biomasa total en plántulas de *Nothofagus pumilio* de 2-3 años de edad creciendo en invernáculo bajo gradientes de luz y humedad del suelo a lo largo de una estación de crecimiento.

Total and compartmentalized biomass, foliar area and rates above- and below-ground biomass for 2-3 years old *Nothofagus pumilio* seedlings, growing in a greenhouse under light and soil moisture gradients along one growth season.

Factores		Hojas (g)	Tallo (g)	RG (g)	RF (g)	BT (g)	BA/BS (g g ⁻¹)	AF (cm ²)	AF/BT (cm ² g ⁻¹)
A: Fecha	Octubre	0,02 a	0,05 a	0,03 a	0,01 a	0,10 a	1,6 a	12,8 a	133,5 a
	Noviembre	0,04 b	0,05 a	0,04 a	0,03 ab	0,15 a	1,8 a	32,1 a	171,2 a
	Diciembre	0,08 c	0,07 ab	0,06 a	0,04 b	0,25 b	1,9 ab	59,6 b	229,8 b
	Enero	0,09 c	0,10 b	0,06 a	0,04 b	0,29 b	2,3 bc	74,8 b	234,6 b
	Febrero	0,14 d	0,23 c	0,14 b	0,08 c	0,59 c	2,4 c	115,1 c	282,4 c
	Marzo	0,17 d	0,32 d	0,23 c	0,12 d	0,84 d	2,4 c	120,3 c	285,1 c
	F	72,23 ***	106,66***	98,78***	47,42***	162,90***	10,91***	79,41***	33,29***
B: Luz	Oscuridad	0,05 a	0,07 a	0,05 a	0,02 a	0,19 a	2,5 c	61,5 b	335,5 c
	Medio	0,12 c	0,18 c	0,10 b	0,06 b	0,46 b	2,2 b	96,5 c	214,8 b
	Luz	0,09 b	0,16 b	0,12 b	0,08 c	0,45 b	1,5 a	49,3 a	118,0 a
	F	57,46***	53,00***	47,39***	47,05***	96,39***	25,99***	50,63***	216,60***
C: Humedad	Húmedo	0,07 a	0,11 a	0,08 a	0,04 a	0,30 a	2,1 a	56,6 a	216,5 a
	Seco	0,11 b	0,16 b	0,11 b	0,06 b	0,44 b	2,1 a	81,6 b	229,0 a
	F	47,71***	27,32***	25,32***	14,73***	55,60***	0,42 ns	39,63***	2,13 ns
Interacciones	AxB	7,55***	12,63***	9,09***	8,53***	17,34***	4,96***	7,21***	8,54***
	AxC	7,93***	7,31***	6,47***	5,00**	13,07***	3,44**	5,93***	1,28 ns
	BxC	20,46***	13,10***	13,24***	13,57***	28,49***	4,88**	7,57***	0,84 ns
	AxBxC	10,14***	10,61***	10,43***	8,38***	15,12***	3,80***	3,50***	1,51 ns

RG: raíces gruesas; RF: raíces finas; BT: biomasa total; BA/BS: relación biomasa aérea/subterránea; AF: área foliar; AF/BT: relación área foliar/biomasa total. F: prueba de Fisher. El nivel de significancia de las pruebas estadísticas se indica como ** = $P < 0,01$; *** = $P < 0,001$; ns = no significativo. Las letras en una misma columna indican diferencias significativas entre las medias por la prueba de Tukey al 5%.

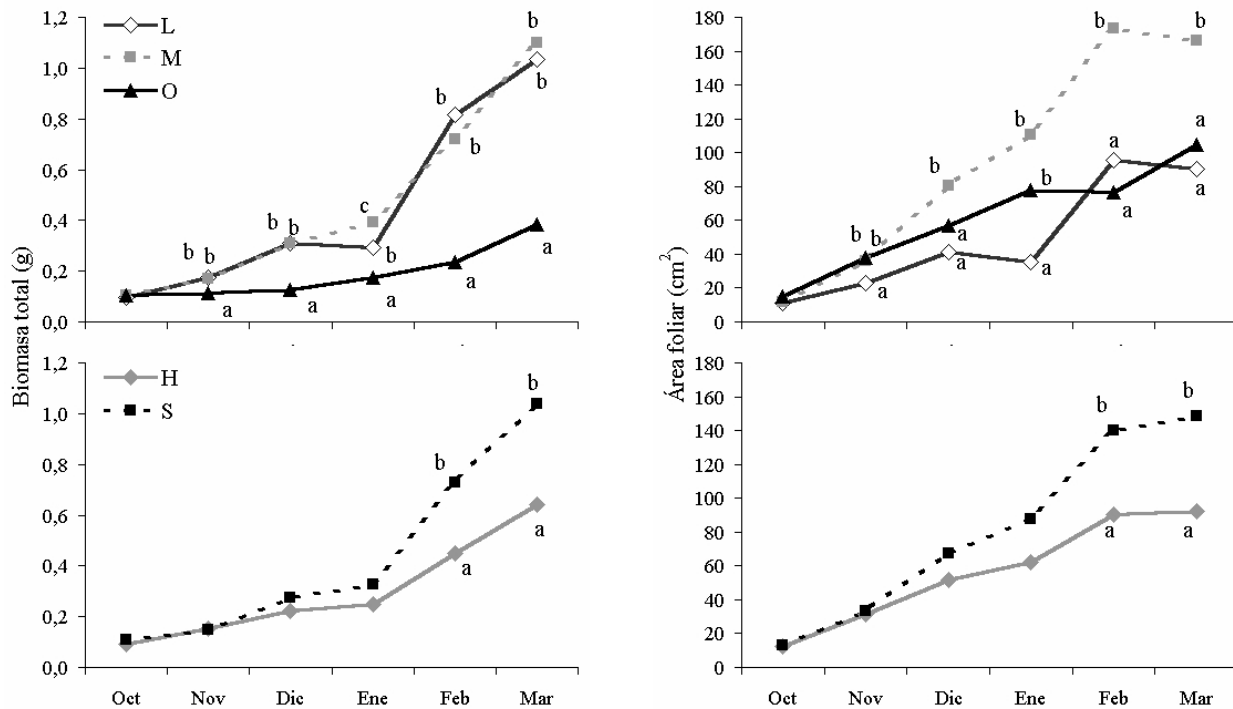


Figura 1. Biomasa total y área foliar bajo distintos regímenes lumínicos e hídricos, a lo largo de la estación de crecimiento. L: 64% de la luz natural incidente; M: 26%; O: 4%; H: 80-100% de capacidad de campo; S: 40-60%. Letras diferentes para un mismo mes indican diferencias significativas entre tratamientos por Tukey ($P < 0,05$).

Total biomass and foliar area under different light and soil moisture conditions along one growth season. L: 64% of de natural incident light; M: 26%; O: 4%; H: 80-100% field capacity; S: 40-60%. Different letters for the same month indicate significant differences among treatments by Tukey test ($P < 0.05$).

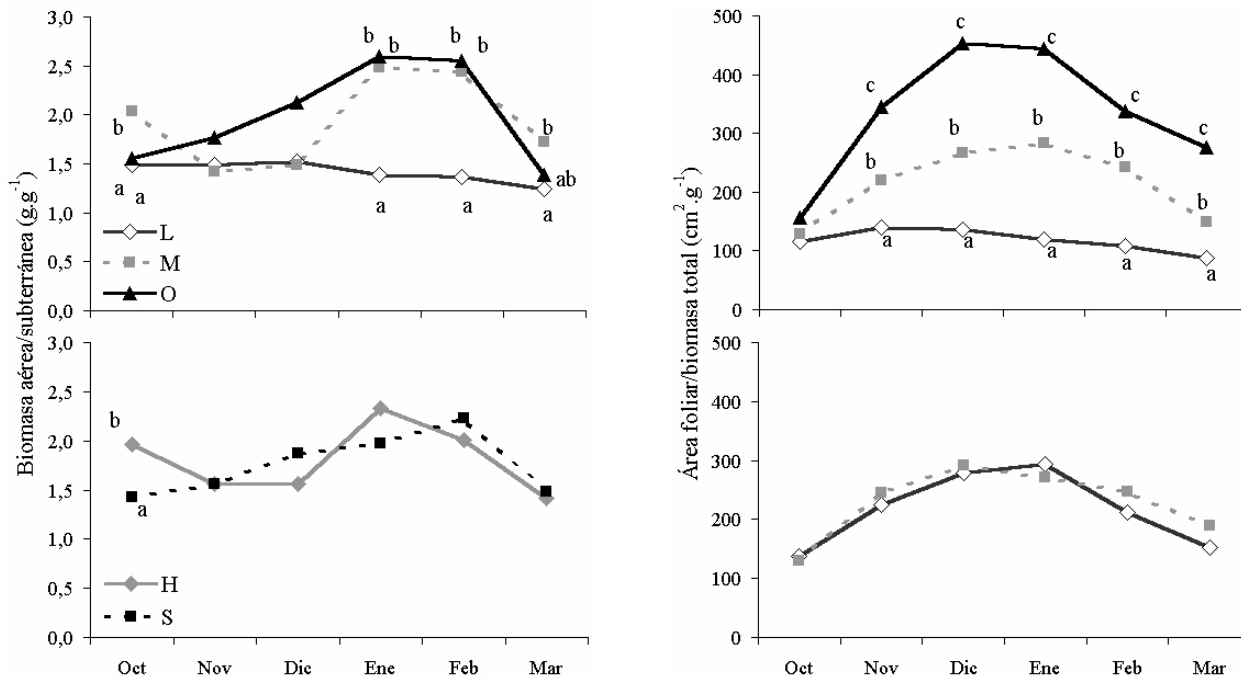


Figura 2. Relaciones de biomasa aérea/biomasa subterránea y área foliar/biomasa total bajo distintos regímenes lumínicos e hídricos, a lo largo de una estación de crecimiento. L: 64% de la luz natural incidente; M: 26%; O: 4%; H: 80-100% de capacidad de campo; S: 40-60%. Letras diferentes para un mismo mes de muestreo indican diferencias significativas entre tratamientos por Tukey ($P < 0,05$).

Above- and below-ground biomass and foliar area/total biomass rates under different light and soil moisture gradients along one growth season. L: 64% of de natural incident light; M: 26%; O: 4%; H: 80-100% field capacity; S: 40-60%. Different letters for the same month indicate significant differences among treatments by Tukey test ($P < 0.05$).

mente, encontrándose mayor materia seca en luminosidades medias y con baja humedad del suelo desde la primera fecha de muestreo en octubre. El desarrollo diferencial de las raíces comenzó a ser significativo para las raíces gruesas a partir de enero, y para las raíces finas a partir de febrero. Los tallos mostraron diferencias significativas en el peso seco para distintos tratamientos de luminosidad y humedad del suelo sólo al final de la estación de crecimiento. Si bien algunos compartimientos presentaron diferencias al final de la estación de crecimiento, la biomasa total y el área foliar difirieron desde el segundo mes de muestreo para distintos niveles de luminosidad (figura 1). Sin embargo, al considerar diferentes niveles de humedad del suelo, sólo se encontraron diferencias para los dos últimos meses de la temporada de crecimiento.

La relación BA/BS fue significativamente mayor en el tratamiento con luminosidad media al comienzo de la temporada de crecimiento (figura 2), equiparándose con el tratamiento de baja intensidad lumínica durante los meses siguientes. El tratamiento con alta intensidad lumínica mantuvo una baja relación BA/BS (1,211,5) durante toda la estación de crecimiento. Los diferentes niveles de humedad ensayados sólo se diferenciaron en la relación BA/BS al comienzo de la estación de crecimiento, donde el tratamiento con mayor nivel de humedad presentó una mayor relación (1,9 vs. 1,4).

Se encontraron diferencias significativas en la relación AF/BT entre niveles de luminosidad a lo largo de la estación de crecimiento a partir del mes de noviembre (figura 2). En el tratamiento de baja luminosidad la relación fue siempre mayor que en el tratamiento con luminosidad media y que en el tratamiento de alta luminosidad. En los tratamientos de luminosidad baja y media, la relación AF/BT aumentó hasta los meses de diciembre y enero, para luego disminuir, mientras que en el tratamiento con alta luminosidad, la relación AF/BT tendió a disminuir. En el caso de los niveles de humedad ensayados, esta relación presentó un comportamiento similar entre sí a lo largo de toda la estación de crecimiento.

Al finalizar la temporada de crecimiento, la mayor biomasa se obtuvo en las plantas que crecieron en el tratamiento de alta luminosidad y menor humedad en el suelo (1,58 g planta⁻¹). Los tratamientos con mayor humedad en el suelo presentaron 38% menos biomasa (1,04 g planta⁻¹ en bajos niveles de humedad vs. 0,64 g planta⁻¹ en alta humedad), mientras que aquellos con mayor luminosidad fueron 273% mayores que en la menor luminosidad (1,07 g planta⁻¹ vs. 0,39 g planta⁻¹, respectivamente). Por otra parte, los mayores valores de área foliar se observaron en el tratamiento con luminosidad media y baja humedad del suelo (205,6 cm² planta⁻¹). Sin embargo, el mayor peso seco de hojas por planta se obtuvo en el tratamiento de luminosidad alta y baja humedad del suelo (0,30 g planta⁻¹) (figura 3). El compartimiento aéreo fue significativamente más pesado bajo luminosidad media, mientras que el subterráneo aumentó con la intensidad de la luz, principalmente en las raíces finas.

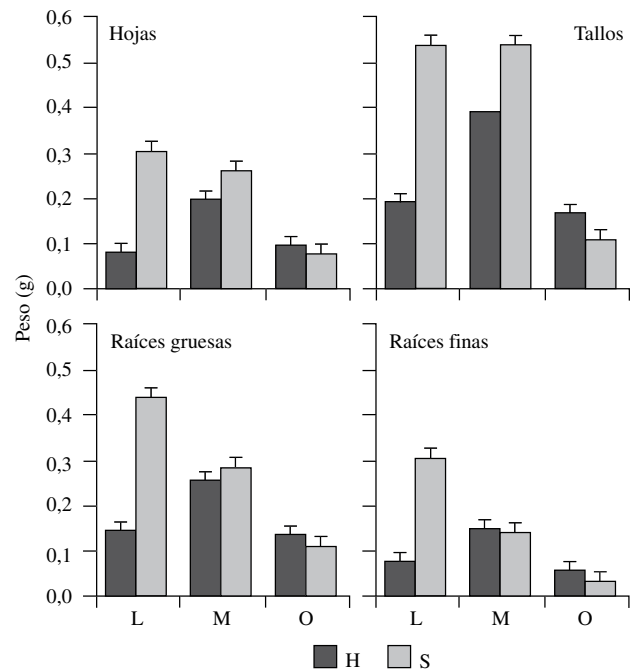


Figura 3. Biomasa de hojas, tallos, raíces gruesas y finas para el fin de la estación de crecimiento bajo distintos regímenes lumínicos e hídricos. L: 64% de la luz natural incidente; M: 26%; O: 4%; H: 80-100% de capacidad de campo; S: 40-60%. La barra indica el error estándar de la media.

Biomass of leaves, stems, thin and thick roots at the end of the growing season under different light and soil moisture gradients. L: 64% of de natural incident light; M: 26%; O: 4%; H: 80-100% field capacity; S: 40-60%.

DISCUSIÓN

Uno de los paradigmas de la sucesión forestal define a las especies como pioneras, no pioneras o clímax (Lusk y del Pozo 2002). Sin embargo, estudios en bosques templados del hemisferio norte confirman que el reemplazo de especies durante la sucesión secundaria puede asociarse con las tasas de crecimiento en condiciones de alta luminosidad y capacidad de supervivencia bajo condiciones de alto sombreado (Kobe *et al.* 1995, Lusk y del Pozo 2002). En el caso de *Nothofagus pumilio*, la especie ocupa ambas condiciones, pudiendo sobrevivir bajo el denso canopy durante largos períodos y pudiendo adaptarse a condiciones de alta luminosidad presentando altas tasas de crecimiento (Martínez Pastur *et al.* 2007).

Desde una perspectiva de planta entera, el interés se centra en la distribución de la biomasa, el desarrollo del follaje y los reemplazos en la producción de los tejidos como determinantes para la intercepción de la luz y el balance de carbono (Walters y Reich 1999, Lusk y Piper 2007). El balance de carbono juega un rol importante en la tolerancia de las plantas a la falta de luz (Lusk 2004), donde la adaptación a las diferentes condiciones ambien-

tales es determinante. Los cambios en la disponibilidad de luz pueden conducir a diferencias en las características fotosintéticas (Lusk y del Pozo 2002, Martínez Pastur *et al.* 2007), en la anatomía de las hojas, y consiguientemente, en el crecimiento de las plantas (Tognetti *et al.* 1998). Por otra parte, la compartimentación de la biomasa producida varía de acuerdo con la disponibilidad de luz (Aussenac 2000), como ocurre con la morfología de las plántulas de *Fagus sylvatica* (Ammer 2003, Reynolds y Frochot 2003). En las plántulas de *Nothofagus pumilio*, la biomasa total y compartimentada aumentó en forma diferencial según el régimen hídrico-lumínico al que estuvieron sometidas. Numerosos estudios demuestran que especies demandantes de luz maximizan su potencial de crecimiento al desarrollar una alta área foliar, destinando los fotosintatos principalmente al crecimiento, y poco de ellos a defensa o acumulación (Lusk y del Pozo 2002). Es por ello que en plantas con alta tolerancia a la sombra, el crecimiento se sacrifica en favor de la persistencia (Walters y Reich 1999, Lusk y del Pozo 2002).

La producción de fotosintatos de las plántulas está directamente relacionada con la intensidad lumínica (Larcher 2003). En bajos niveles de luz, las plántulas de *N. pumilio* produjeron una mayor relación de biomasa aérea/subterránea, aumentando la superficie de área foliar para incrementar la captación de luz, debido a que éste fue el factor limitante para su desarrollo. Aunque la tasa fotosintética aumenta con la disponibilidad de luz, alcanzando valores similares bajo una intensidad lumínica media y alta (Martínez Pastur *et al.* 2007), la disponibilidad de luz siguió siendo el factor limitante para el desarrollo de las plántulas en el tratamiento de luminosidad media. Debido a esto, la compartimentación también presentó una alta relación de biomasa aérea/subterránea en luminosidad media, pero alcanzó mayores valores de área foliar. Las plántulas desarrolladas en altos niveles de luminosidad y baja humedad del suelo produjeron una menor área foliar, pero una alta biomasa acumulada. Estas plantas destinaron una mayor proporción de fotosintatos a la producción de raíces, aumentando de esta manera la capacidad de absorción de agua, de modo de mantener la turgencia de las hojas frente a la mayor evapotranspiración a la que se ven sometidas las plántulas. Este mismo patrón de mayor reducción en la relación de biomasa aérea/subterránea fue también descrito para plántulas de *F. sylvatica* (Ammer 2003).

La disminución del área foliar observada en las plántulas creciendo bajo altas intensidades de luz está asociada a mecanismos de las plántulas para limitar la evapotranspiración. Esta reducción en la evapotranspiración mejora el nivel hídrico de la planta, y mejora la actividad fotosintética y el crecimiento de la misma (Aussenac 2000). Sin embargo, altos niveles de humedad en el suelo como los aquí ensayados (capacidad de campo 80%–100%) pueden llegar a limitar el crecimiento radicular de las plántulas, siendo suficiente una capacidad de campo del 40%-60% para lograr la máxima tasa de crecimiento potencial. Para

optimizar el crecimiento de las plántulas se deben combinar, al menos, los dos factores estudiados. Por un lado, altos niveles de luminosidad para alcanzar la máxima expresión de la tasa fotosintética potencial, y niveles adecuados de humedad, de modo de no limitar el crecimiento de las raíces pero sin llegar a producir problemas de evapotranspiración excesiva.

El grado de sombra que reciben las plántulas de especies leñosas puede, alternativamente, facilitar o inhibir la supervivencia de las mismas, dependiendo de las condiciones hídricas del suelo (Holmgren *et al.* 1997). Las plantas leñosas presentan marcadas diferencias en la respuesta y tolerancia al estrés hídrico. En general, el exceso de agua en el suelo produce una inadecuada aireación, que conduce a la rápida disminución del oxígeno disponible para las raíces que es capaz de inducir cambios fisiológicos y morfológicos de las mismas, afectando la mineralización y solubilidad de las sustancias minerales del suelo, pudiendo conducir a la formación de compuestos fitotóxicos en los tejidos (Sun *et al.* 1995). Es posible que la menor biomasa generada en las plántulas de *N. pumilio* creciendo bajo altos niveles de humedad y luminosidad se deba a que la especie no tolera suelos mal drenados ni niveles de agua fluctuantes (Roig 1998), y a que las raíces más finas no se desarrollan adecuadamente en suelos con altos niveles de humedad.

En los ecosistemas forestales, la capacidad de aclimatación de las plántulas a cambios en las condiciones de luz es uno de los principales factores que definen la tasa de incorporación y los procesos de competencia (Tognetti *et al.* 1998). En Tierra del Fuego, la estación de crecimiento es relativamente corta (Roig *et al.* 2002), por lo que la velocidad de respuesta de los distintos compartimientos de las plantas de *N. pumilio* frente al cambio en las condiciones hídrico-lumínicas debe ser rápida para lograr una exitosa adaptación al medio. Fue posible observar una temprana respuesta de crecimiento en las hojas, siendo este compartimiento el que se incrementó más rápidamente bajo las condiciones de crecimiento más apropiadas. Asimismo, el crecimiento de las raíces también comenzó a diferenciarse tempranamente, lo que se evidenció a partir de la disminución de la relación BA/BS durante los primeros meses de la estación de crecimiento. Esta respuesta fue máxima durante los meses de mayor temperatura media cuando la evapotranspiración y los requerimientos de agua fueron mayores (Mormeneo *et al.* 2004). La biomasa de los tallos difirió tardíamente entre tratamientos, siendo éste el compartimiento donde las plantas destinaron los productos asimilados antes de la caída de las hojas. Diferencias en las tasas de crecimiento relativas en distintos períodos de una estación de crecimiento fueron detectadas también para *Fagus sylvatica*, observándose, por ejemplo, que el crecimiento en altura es afectado por una menor cantidad de luz durante la segunda mitad del período de crecimiento (Ammer 2003).

Mejorar el entendimiento sobre la interacción del microclima y la ecofisiología de los árboles, especialmente en cuanto a la cantidad de luz y humedad del suelo disponible, permite generar prácticas silvícolas viables y útiles durante la formación y manejo de un rodal (Aussenac 2000). Los resultados observados para *N. pumilio*, con un máximo crecimiento y producción de biomasa aérea bajo condiciones de luminosidad media, coinciden con Aussenac (2000) que en general plantea un crecimiento óptimo de árboles jóvenes en bosques templados húmedos bajo condiciones de luminosidad relativa de 25-75% de la luz natural incidente. Sin embargo, en condiciones de alta luminosidad, se genera la mayor producción de biomasa subterránea, alcanzando los mismos valores de biomasa total que bajo condiciones de luminosidad media. Varios estudios evalúan el éxito del establecimiento durante los primeros años luego de las intervenciones, a partir del crecimiento y la biomasa aérea de las plántulas (Rosenfeld *et al.* 2006) sin tener en cuenta la biomasa radicular. Este último es uno de los factores determinantes que aseguran el éxito del establecimiento y supervivencia de la regeneración frente a factores ambientales extremos.

CONCLUSIONES

Las plántulas de *Nothofagus pumilio* redireccionan la producción de biomasa según las condiciones hídrico/lumínicas a las que son expuestas al cabo de una temporada de crecimiento. Las plántulas alcanzan la mayor producción de biomasa total con al menos un 26% de la luz incidente natural. Sin embargo, al incrementarse la cantidad de luz se genera una menor relación de biomasa total y área foliar, aumentando la proporción de raíces. Cuando los niveles de humedad a los que son expuestas las plantas superan el 80% de la capacidad de campo, la biomasa de las plántulas se ve perjudicada. Esta pérdida en el crecimiento se intensifica bajo altos niveles de luz, donde el crecimiento de las raíces disminuye significativamente. Los cambios en la compartimentación de la biomasa constituyen estrategias ventajosas para la supervivencia frente a cambios en las condiciones ambientales, como las generadas por la cosecha forestal.

REFERENCIAS

- Ammer C. 2003. Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Ann. For. Sci.* 60:163-171.
- Anderson CB, CR Griffith, AR Rosemond, R Rozzi, O Dollenz. 2006. The effects of invasive North American beavers on riparian plant communities in Cape Horn, Chile: Do exotic beavers engineer differently in sub-Antarctic ecosystems? *Biol. Conserv.* 128(4):467-474.
- Aussenac G. 2000. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* 57:287-301.
- Cuevas J, MK Arroyo. 1999. Ausencia de banco de semillas persistente en *Nothofagus pumilio* (Fagaceae) en Tierra del Fuego, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 72:73-82.
- Heinemann K, TH Kitzberger, TH Veblen. 2000. Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. *Can. J. For. Res.* 30:25-31.
- Holmgren M, M Scheffer, MA Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966-1975.
- Kobe RK, S Pacala, J Silander, C Canham. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade-tolerance. *Ecol. Appl.* 5:517-532.
- Larcher W. 2003. Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups. Germany. Springer-Verlag. 513 p.
- Lusk Ch, A del Pozo. 2002. Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: Gas exchange and biomass distribution correlates. *Aust. Ecol.* 27:173-182.
- Lusk Ch. 2004. Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light: species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. *Funct. Ecol.* 18:820-828.
- Lusk Ch, F Piper. 2007. Seedling size influences relationships of shade tolerance with carbohydrate-storage patterns in a temperate rainforest. *Funct. Ecol.* 21:78-86.
- Martínez Pastur G, JM Cellini, P Peri, R Vukasovic, MC Fernández. 2000. Timber production of *Nothofagus pumilio* forests by a shelterwood system in Tierra del Fuego (Argentina). *For. Ecol. Manage.* 134:153-162.
- Martínez Pastur, G; MV Lencinas; P Peri; M Arena. 2007. Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture. *For. Ecol. Manage.* 243(2):274-282.
- Mittermeier R, C Mittermeier, P Robles-Gil, J Pilgrim, G Fonseca, J Brooks, J Konstant. 2002. Wilderness: Earth's last wild places. Washington, EE.UU. Cemex and Conservation International. 573 p.
- Mormeneo I, G Martínez Pastur, A Moretto, MV Lencinas. 2004. Análisis de las deficiencias hídricas en bosques primarios e intervenidos de *Nothofagus pumilio*. X Reunión Argentina y IV Latinoamericana de Agrometeorología. Mar del Plata, 13-15 Octubre.
- Rebertus A, TH Veblen. 1993. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *J. Veg. Sci.* 4(5):641-654.
- Reynolds PE, H Frochet. 2003. Photosynthetic acclimation of beech seedlings to full sunlight following a major windstorm event in France. *Ann. For. Sci.* 60:701-709.
- Roig F. 1998. La Vegetación de la Patagonia. In Correa M ed. Flora Patagónica. Buenos Aires, Argentina. INTA Colección Científica. Tomo VIII, vol. I, pp. 48-174.
- Roig F, G Martínez Pastur, V Moyano, L Pinedo, MV Lencinas. 2002. Cambial activity, phenology and climate in *Nothofagus pumilio* forests of Tierra del Fuego, Argentina. Sixth International Conference on Dendrochronology. Quebec. Canadá.
- Rosenfeld JM, RM Navarro Cerrillo, JR Guzmán Alvarez. 2006. Regeneration of *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.)

- Krasser forests after five years of seed tree cutting. *J. Environ. Manage.* 78:44-51.
- Rozzi R, F Massardo, A Berghoefer, CB Anderson, A Mansilla, M Mansilla, J Plana. 2006. Reserva de Biósfera Cabo de Hornos. Punta Arenas, Chile. Ediciones de la Universidad de Magallanes. 274 p.
- Sun OJ, GB Sweet, D Whitehead. 1995. Physiological responses to water stress and waterlogging in *Nothofagus* species. *Tree Physiol.* 15:629-638.
- Tognetti R, G Minotta, S Pinzauti, M Michelozzi, M Borghetti. 1998. Acclimation to changing light conditions of long-term shade-grown beech (*Fagus sylvatica*) seedlings of different geographic origins. *Trees* 12:326-333.
- Walters MB, PB Reich. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: Do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytol.* 143:143-154.

Recibido: 12.04.07
Aceptado: 13.09.07