

Cambios en patrones de asignación de biomasa en *Pinus radiata* en respuesta a tratamientos silvícolas, una explicación desde la teoría del conducto.

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires,
Área Recursos Naturales*

Ferrere Paula

Ingeniera Forestal - Universidad Nacional de La Plata - 1997

Lugar de trabajo: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria
UEEA 9 de Julio - EEA Pergamino

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano

Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Tomás Miguel Schlichter

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Forestales (Universidad Georg-August)

Consejero de Estudios

Federico Jorge Letourneau

Ingeniero Forestal (Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco)
Doctor en Biología (Universidad Nacional del Comahue)

Asesor de Tesis

Rosa Teresa Boca

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)
Master Science en Biometría (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Agrarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Tomás Miguel Schlichter

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Forestales (Universidad Georg-August)

Pablo Luis Peri

Ingeniero Forestal (Universidad Nacional de La Plata)
PhD en Plant Science Agroforestry (Lincoln University)

Juan Janakiram Haridas Gowda

Ingeniero Forestal (Swedish University of Agricultural Sciences)
Master of Science in Forestry (Swedish University of Agricultural Sciences)
Doctor of Forestry in Animal Ecology (Swedish University of Agricultural Sciences)

Corina Graciano

Ingeniera Forestal (Universidad Nacional de La Plata)
Doctor en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata)

Fecha de defensa de la tesis: 4 de diciembre de 2017

Dedicatoria

A mis soles Hugo, Fermín, Pedro y Clara

Y -también- a las estrellas papá, mamá, María y Julieta

*En la vida no se gana ni se pierde
ni se fracasa ni se triunfa
en la vida se aprende,
se crece
se describe, se escribe
se borra, se reescribe
se hila, se deshila
y se vuelve hilar*

Agradecimientos

Esta tesis fue posible de realizar gracias al financiamiento del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria a través de su programa de becas y cartera de proyectos y al apoyo recibido por una gran cantidad de personas.

Agradezco profundamente a Tomas Schlichter por el apoyo brindado desde mi ingreso a la institución que se prolongó durante todos estos años. A Federico Letourneau y Teresa Boca por su constante dedicación y guía. A Sebastián Mussel y su equipo por la colaboración en las tareas de campo. A Alejandro Conti, Javier Cordero y personal de la Ea. San Gabriel. A Ana Lupi, por su colaboración, apoyo y sostén durante el desarrollo de la tesis. A mis amigos, por su constante aliento.

Quiero agradecer especialmente a Hugo Fassola (personal de la Estación Experimental Agropecuaria Montecarlo) por iniciarme en el campo de la investigación con generosidad y esmero.

Por supuesto, esta tesis no podría haber llegado a concretarse sin el apoyo y el amor incondicional de mi marido Hugo y nuestros retoños Fermín, Pedro y Clara, quienes iluminan nuestros días con increíble luz. Y también, gracias al aporte de las estrellas que me guiaron y acompañaron en las noches más oscuras: mis padres, Elena y Eduardo y mis maravillosas hermanas y amigas María y Julieta.

A todos gracias y esto que es el fruto de un denodado esfuerzo.

Declaración

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros) y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Paula Ferrere

INDICE GENERAL

1. Introducción	1
1.1 Generalidades	1
1.2 Contexto	2
1.3 Motivo de la investigación	2
1.4 Antecedentes bibliográficos y marco conceptual.....	3
1.4 Hipótesis	5
1.5 Predicciones	5
1.6 Objetivo General:	6
1.7 Objetivos específicos:	6
2. Materiales y Métodos	6
2.1. Caracterización de la zona de estudio	7
2.2 Ensayos	8
2.2.1 Diseño experimental y descripción de los tratamientos	8
2.2.2 Mediciones efectuadas	9
Determinación de biomasa aérea (kgs) de árboles: biomasa del fuste, hojas y ramas	9
Conductividad hidráulica específica (m ²)	12
Disponibilidad lumínica (%)	13
2.3 Análisis estadísticos	14
Modelo 1: Variables dasométricas (dap medio y dominante, altura media y dominante, diámetro en la base de la copa viva medio y dominante, altura del diámetro de la copa viva media y dominante) ~ tratamiento + bloques	14
Modelo 2: Densidad de la madera ~ altura + tratamiento	15
Modelo 3: Biomasa aérea de árbol individual ~ d ² h + edad	15
Modelo 4: Biomasa aérea de rodal ~ tratamientos	15
Modelo 5. Biomasa aérea por componente (hojas, ramas y fuste) para árboles individuales dominantes~ tratamientos	16
Modelo 6: Distribución de biomasa aérea (hojas, ramas y fuste) para árboles individuales dominantes ~ tratamientos y altura.....	16
Modelo 7: disponibilidad lumínica~ tratamientos y biomasa foliar acumulada	17
Modelo 8: Largo de ramas ~ diámetro de rama y tratamiento	18
Modelo 9: Cociente total (biomasa hojas vs biomasa de ramas y/o fuste) ~ tratamientos	20
Modelo 10: Cociente de ramas ~ tratamientos y altura.....	20
Modelo 11: Biomasa de hojas ~ sección transversal del fuste y tratamientos	21

Modelo 12: Conductividad hidráulica ~ tratamientos y área de la rodaja	21
Modelo 13: Eficiencia de crecimiento ~ tratamientos	22
3.- Resultados	22
3.1 Descripción de variables dasométricas	22
3.2 Análisis de densidad de madera	23
• <i>E.largo</i>	23
• <i>E.corto</i>	24
3.3 Modelos de biomasa aérea de árboles por componente (hojas, ramas y fuste).....	24
3.2.3. Estimación de la biomasa aérea total por árbol individual.....	24
3.3 Asignación de la biomasa aérea por ensayo en los tratamientos estudiados.....	24
<i>E.corto</i>	25
<i>E.largo</i> :.....	25
3.4 Distribución de la biomasa aérea de árboles dominantes por componente (hojas, ramas y fuste) y por ensayo en los tratamientos estudiados	26
3.4.1 Biomasa foliar	26
3.4.2 Biomasa de ramas	26
3.4.3 Biomasa de fuste	27
3.5 Análisis de las fracciones de biomasa en función de la altura, según tratamientos y ensayos	28
3.5.1 Distribución de biomasa de hojas en <i>E.corto</i>	28
3.5.2 Distribución de biomasa de hojas en el <i>E.largo</i>	30
3.5.3 Distribución de biomasa de ramas en <i>E.corto</i>	32
3.5.4 Distribución de biomasa de ramas en el <i>E.largo</i>	34
3.5.5 Distribución de la biomasa de fuste en el <i>E.corto</i>	35
3.5.6 Distribución de la biomasa de fuste en el <i>E.largo</i>	36
3.6 Análisis de la disponibilidad lumínica y su efecto sobre la asignación de biomasa.	38
3.6.1 Efecto de la biomasa foliar acumulada sobre la disponibilidad lumínica.	39
3.6.2 Efecto de los tratamientos sobre la relación largo y diámetro de ramas	41
3.7. Cambios en los cocientes de componentes de biomasa.	44
3.7.1 Análisis entre los cocientes de las componentes de biomasa por tratamientos y ensayos	44
3.7.2 Cociente de la biomasa foliar y el área transversal de ramas en relación a los tratamientos aplicados.	45
3.7.3 Relación entre la biomasa foliar y la sección transversal del fuste de acuerdo a los tratamientos aplicados	47
3.7.4 Efecto de los tratamientos sobre la sección transversal de ramas en ambos ensayos	48
3.8 Efecto de los tratamientos sobre la conductividad hidráulica del fuste	49

3.8.1 Ensayo de corto plazo.	49
3.8.2 Ensayo de largo plazo.	49
3.9 Análisis de la eficiencia de crecimiento de los árboles bajo tratamiento de poda y raleo.....	50
3.9.1 Ensayo de corto plazo	50
3.9.2 Ensayo de largo plazo	51
4. Discusión.....	51
4.1 Efecto de tratamientos silvícolas sobre la asignación de biomasa aérea	51
4.2 Efecto de los tratamientos silvícolas sobre la distribución de la biomasa aérea	53
4.3 Efecto de tratamiento silvícola sobre el ambiente lumínico	53
4.4 Cocientes de biomasa foliar y sección transversal.....	55
4.5 Efecto de tratamientos silvícolas en la conductividad hidráulica del fuste.....	56
4.6 Eficiencia del crecimiento.....	56
5. Conclusiones	58
6. Bibliografía	60
ANEXO I	64

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Caracterización climática de la zona de estudio.....	7
Cuadro 2. Detalle de la instalación y aplicación de los tratamientos en los ensayos a través del tiempo.....	8
Cuadro 3. Descripción de los tratamientos silvícolas aplicados en los ensayos.	9
Cuadro 4. Caracterización dasométricas de la muestra de árboles empleada para la estimación de fracciones de biomasa (<i>E corto</i> y <i>E largo</i>).....	10
Cuadro 5. Caracterización de la muestra de árboles empleada para la estimación de fracciones de biomasa.	10
Cuadro 6. Descripción de variables dasométricas en ambos ensayos. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$). La ausencia de letras indica valores similares para distintos tratamientos dentro de cada ensayo.	23
Cuadro 7. Análisis de varianza para la densidad de la madera	23
Cuadro 8. Analisis de varianza para el <i>E.corto</i>	24
Cuadro 9. Modelo de estimación de biomasa aérea en árboles de <i>Pinus radiata</i>	24
Cuadro 10. Valores de F y de probabilidad de los test ANOVA realizados entre los diferentes tratamientos por compartimento (hojas, ramas y fuste) y por ensayo.....	26
Cuadro 11. Modelos de estimación de la biomasa de hojas en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.corto</i>	28
Cuadro 12. Modelos de estimación de biomasa de hojas.....	29
Cuadro 13. Modelos y parámetros de estimación de la biomasa de hojas en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.largo</i>	31
Cuadro 14. Modelos para la estimación de la biomasa de hojas en el ensayo <i>E.largo</i> ...	31
Cuadro 15. Modelos y parámetros de estimación de la biomasa de ramas en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.corto</i>	32
Cuadro 16. Modelos lineales para la estimación de biomasa de ramas en el <i>E.corto</i>	33
Cuadro 17. Modelos y parámetros de estimación de la biomasa de ramas en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.largo</i>	34
Cuadro 18. Modelos cuadráticos para la estimación de biomasa acumulada de ramas en función de la altura para tratamientos del ensayo <i>E.largo</i>	34
Cuadro 19. Modelos y parámetros de estimación de la biomasa de fuste en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.corto</i>	35
Cuadro 20. Modelos lineales para la estimación de biomasa de fuste en el <i>E.corto</i>	35
Cuadro 21. Modelos y parámetros de estimación de la biomasa de fuste en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.largo</i>	37
Cuadro 22. Modelos cuadráticos para la estimación de biomasa de fuste.	37
Cuadro 23. Modelos de estimación de la <i>disponibilidad lumínica</i> en relación a la biomasa foliar acumulada para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.largo</i>	40
Cuadro 24. Modelos de estimación de la <i>disponibilidad lumínica</i> en relación a la biomasa foliar para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.corto</i>	41
Cuadro 25. Modelos de estimación del largo de rama en relación a su diámetro para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.corto</i>	42
Cuadro 26. Modelos de estimación del largo de rama en relación a su diámetro para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.largo</i>	43
Cuadro 27. Análisis de varianza para las relaciones entre la fracción de hojas y leñosa en ensayos <i>E.corto</i> y <i>E.largo</i>	44

Cuadro 28. Modelos de estimación del cociente de biomasa foliar y la sección transversal de ramas en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.corto</i> ...	46
Cuadro 29. Modelos de estimación del <i>cociente</i> en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.largo</i>	46
Cuadro 30. Modelos de estimación de biomasa de hojas en relación a la sección transversal del fuste (stf) para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.corto</i>	47
Cuadro 31. Modelos de estimación de biomasa de hojas en relación la sección transversal del fuste (stf) para los tratamientos aplicados en el ensayo <i>E.largo</i>	47

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de los ensayo. A) Imagen de Google Earth® con la plantación forestal de <i>Pinus radiata</i> donde fueron ubicados los ensayos <i>E.corto</i> y <i>E.largo</i> . B) Mapa de la provincia de Buenos Aires donde se aprecia la formación de la sierra de Tandil. C) En el punto rojo del Mapa de la República Argentina se indica la ubicación de los ensayos....	7
Figura 2. Esquema de muestreo para la determinación de biomasa en el fuste	11
Figura 3. Detalle del sensor utilizado y altura de medición (m) de la luz y posición de la vara telescópica en <i>E.corto</i> y <i>E.largo</i>	14
Figura 4. Biomasa aérea por tratamiento en <i>E. corto</i> . Las barras representan el desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas.	25
Figura 5. Biomasa aérea por tratamiento en <i>E.largo</i> . Las barras representan el desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas.	25
Figura 6. Valores promedio de biomasa de hojas por árbol en función del tratamiento en los ensayos estudiados: A) <i>E.corto</i> , B) <i>E.largo</i> . Las líneas verticales denotan el desvío estándar. Diferentes letras minúsculas muestran diferencias entre tratamientos dentro de cada ensayo. La ausencia de letras indica valores similares para distintos tratamientos dentro de cada ensayo.	26
Figura 7. Valores promedio de biomasa de ramas por árbol en función del tratamiento en los ensayos estudiados: A) <i>E.corto</i> , B) <i>E.largo</i> . Las líneas verticales denotan el desvío estándar. Diferentes letras minúsculas muestran diferencias entre tratamientos dentro de cada ensayo. La ausencia de letras indica valores similares para distintos tratamientos dentro de cada ensayo.	27
Figura 8. Valores promedio de biomasa de fuste por árbol en función del tratamiento en los ensayos estudiados: A) <i>E.corto</i> , B) <i>E.largo</i> . Las líneas verticales denotan el desvío estándar. Diferentes letras minúsculas muestran diferencias entre tratamientos dentro de cada ensayo. La ausencia de letras indica valores similares para distintos tratamientos dentro de cada ensayo.	28
Figura 9. Datos observados y estimados de biomasa de hojas en árboles dominantes de <i>Pinus radiata</i> para los tratamientos del <i>E.corto</i>	30
Figura 10. Datos observados y estimados de biomasa de hojas en árboles dominantes de <i>Pinus radiata</i>	32
Figura 11. Biomasa de ramas estimada (línea) y observada (círculos) para árboles dominantes en relación a la altura total.	33
Figura 12. Biomasa de ramas observada y estimada en árboles dominantes de <i>Pinus radiata</i>	35
Figura 13. Biomasa de ramas estimada (línea) y observada (círculos) para árboles dominantes en relación a la altura total.	36
Figura 14. Datos observados y estimados de biomasa de fuste en árboles dominantes de <i>Pinus radiata</i>	38
Figura 15. Disponibilidad lumínica en los distintos tratamientos estudiados en A) <i>E.corto</i> , B) <i>E.largo</i> . Los círculos representan el inicio de la copa verde en cada tratamiento y los cuadrados, la altura total. Las barras horizontales representan los desvíos estándar.	38
Figura 16. Relación entre la biomasa foliar (acumulada desde el ápice hasta la base de la copa) y la disponibilidad lumínica en los tratamientos del <i>E.largo</i>	39

Figura 17. Relación entre la biomasa foliar (acumulada desde el ápice hasta la base de la copa) y la disponibilidad lumínica para los tratamientos del <i>E.corto</i>	41
Figura 18. Relación entre diámetro y largo de ramas en cada uno de los tratamientos aplicados en el <i>E.corto</i>	43
Figura 19. Relación entre diámetro y largo de ramas en cada uno de los tratamientos aplicados en el <i>E.corto</i>	44
Figura 20. Cocientes entre las distintas fracciones de biomasa aérea (CT_{ramas} , CT_{fuste} y CT_{ryf}) para <i>Pinus radiata</i> , en los ensayos estudiados: A) <i>E.corto</i> , B) <i>E.largo</i> . Las líneas denotan el desvío estándar. Diferentes letras minúsculas muestran diferencias entre tratamientos dentro de cada ensayo. La ausencia de letras indica valores similares para distintos tratamientos dentro de cada ensayo.	45
Figura 21. Sección transversal de ramas promedio por árbol en relación a los tratamientos aplicados. A) <i>E.corto</i> B) <i>E.largo</i> . Las barras verticales indican el desvío estándar. Diferentes letras minúsculas muestran diferencias entre tratamientos dentro de cada ensayo ($p < 0,05$). La ausencia de letras indica valores similares para distintos tratamientos dentro de cada ensayo.	48
Figura 22. Conductividad hidráulica específica (ks) de la madera en cada tratamiento (promedios y errores estandar, 10^{-12}) para el <i>E.corto</i> . Letras distintas denotan diferencias significativas ($p < 0,05$).	49
Figura 23. Conductividad hidráulica específica (ks) de la madera en cada tratamiento (promedios y errores estándar, 10^{-12}) del <i>E.largo</i> a lo largo de la sección transversal del fuste.	50
Figura 24. Eficiencia del crecimiento ($cm^3 \cdot g^{-1}$) para tratamientos de poda y raleo a los 7 años de edad. Las barras indican el desvío estándar	50
Figura 25. Eficiencia del crecimiento ($cm^3 \cdot grs^{-1}$) en relación al dap para tratamientos silvícolas a los 10 años de edad. Las barras indican el desvío estándar.....	51

INDICE DE FOTOS

Foto 1. Cubicación del fuste para determinación de biomasa.....	11
Foto 2. Separación de hojas y ramas. Se aprecia el nivel de detalle con el que fueron separadas las fracciones hojas y ramas. El trabajo de peso en húmedo y obtención de submuestras se realizó en el lugar de muestreo.	12
Foto 3. Medición de rama. Se utilizó un calibre manual con precisión al 0,1 mm.	12
Foto 4. Metodología de muestreo. A modo ilustrativo se observa el dispositivo armado para la determinación del <i>ks</i>	13
Foto 5. Ensayo <i>E.largo</i> y una vista de los tratamientos: A) <i>E.largo testigo</i> , B) <i>E.largo poda y raleo</i> C) <i>E.largo raleo</i> (año 2007, en el momento de instalación).....	54
Foto 6. Ensayo <i>E.largo</i> y una vista de los tratamientos: A) testigo B) poda y raleo C) solo raleo (año 2013).	55

RESUMEN

Pinus radiata (D. Don) es una de las principales especies forestales cultivadas a nivel mundial. En el sudeste de la provincia de Buenos Aires, representa una alternativa productiva para los suelos marginales para la agricultura. En la toma de decisiones silvícolas, es importante conocer la asignación de biomasa aérea ante diferentes esquemas de manejo. A nivel de rodal, las intervenciones redujeron significativamente la cantidad de biomasa en todos los tratamientos en ambos ensayos. A largo plazo, el tratamiento silvícola afecta tanto la magnitud como el patrón de distribución de biomasa por componentes. El raleo incrementa la intensidad lumínica incidente sobre la copa e incentiva la producción de biomasa de hojas y ramas, además de la acumulación de biomasa en el fuste. Cuando el raleo es acompañado de podas sucesivas, tanto la acumulación de biomasa de hojas como de ramas se ve reducida notablemente, sin afectar la biomasa del fuste, debido a un marcado incremento en la eficiencia de crecimiento. A corto plazo, la aplicación de podas y raleos, también promueve la acumulación de biomasa de hojas y ramas, al punto de recuperarse la biomasa perdida por poda, pero los efectos de este cambio sobre la biomasa del fuste son incipientes. La aplicación de los tratamientos no anuló la capacidad de transporte de agua en el tronco. El presente estudio prueba que para esta especie y en las condiciones experimentadas existe una relación relativamente estable entre la biomasa de hojas y el área de tejido conductivo del tronco, que se expresa de forma independiente al manejo silvícola. Por lo tanto, se rechaza la hipótesis planteada donde la aplicación de tratamientos de poda y raleo afectan de forma diferencial esta relación, aunque se hallaron en el tratamiento de poda y raleo a largo plazo, evidencias a escala de ramas de la existencia de un mecanismo compensatorio, que consiste en un incremento de la cantidad de biomasa foliar por biomasa de rama. Las intervenciones silvícolas de poda y raleo afectan la asignación y producción de biomasa y deberán considerarse al momento de decidir la forestación.

Palabras claves: poda, raleo, biomasa de hojas ramas y fuste, eficiencia del crecimiento.

ABSTRACT

Pinus radiata (D. Don) is one of the main forest species cultivated in the world. In the southeast of Buenos Aires province, Argentina it represents a productive alternative in marginal soils for agriculture. In forest management, it is important to know how aboveground biomass is assigned to different management schemes. At stand level, the amount of biomass was significantly reduced by pruning and thinning in both trials. In the long term, silvicultural treatment affects both magnitude and distribution pattern of biomass components in the tree. Thinning increases the incidental light intensity on the crown and boosts needles and branches production, in addition to the accumulation of stem biomass. Whenever thinning is performed together with successive pruning, biomass accumulation of needles and branches are significantly reduced without affecting the stem biomass. In the short term, the application of pruning and thinning, also promotes needles and branch biomass accumulation, to such an extent the biomass that biomass lost by pruning can be recovered, although the effect of this change on the accumulation of stem biomass is incipient. Water transport capacity at stem has not been overridden by treatment implementation. This study shows that, regarding for this species and under the condition tested, there is a relatively stable relationship between needle biomass and the area of conductive tissue of the stem, which is reflected independently of the silvicultural management. Therefore, the hypothesis in which the application of pruning and thinning distinctively affects this relationship in different ways, is rejected. Indeed, evidence has been found that shows that a compensatory mechanism exists, in the long term treatment of pruning and thinning wich consists of an increase of the amount of needle biomass per unit of branch biomass. Silvicultural practices of pruning and thinning determine biomass allocation and production and should be considered when plantation is decided.

Key words: pruning, thinning, needles and branch biomass, growth efficiency.

1. Introducción

1.1 Generalidades

Pinus radiata (D. Don) es una de las principales especies forestales cultivadas, estimándose actualmente en unas 4 millones de hectáreas la superficie que ocupa a nivel mundial. Es originaria de una estrecha franja costera de California, pero se ha difundido ampliamente en otros países, tales como Chile, Nueva Zelanda, Portugal y España (Mead, 2013). En Argentina, las forestaciones se localizan en las zonas serranas de Córdoba y en Buenos Aires en la zona de Tandilia y en el cordón dunoso de la costa atlántica, y en menor medida en algunos valles cordilleranos de la Patagonia Norte.

Como característica destacable, se trata de una madera versátil, con aplicaciones estructurales y decorativas, tales como marcos, paredes, vigas, chapas y tableros. Resulta muy fácil trabajar con las herramientas estándar, a pesar de la presencia de canales de resina. Su estructura de grano abierto acepta fácilmente los tratamientos de conservación. El duramen es de color marrón claro a amarillo, la albura de color amarillo pálido. El grano es generalmente recto, pero los nudos son comunes. En los últimos años ha sumado a sus beneficios la consideración de utilización de estas plantaciones como sumideros de carbono (Bi *et al.*, 2010).

Acuña *et al.* (2010) destacan su aporte como biocombustible, señalando que en Chile el empleo de residuos biomásicos de éstas plantaciones podrían abastecer el 25% de la energía eléctrica y el 38% de los biocombustibles con un corte del 2% de bioetanol. En Nueva Zelanda, Hall y Jack (2014) afirman que en los próximos años, debido a un exceso de oferta de madera y a la capacidad limitada de la industria papelera de aumentar dicho consumo, se generará un importante aumento de madera que podría aprovecharse con fines energéticos. Hall (2013) sostiene que la alternativa forestal tiene mayor potencial que los cultivos anuales debido a su menor requerimiento en cuestiones edáficas.

La provincia de Buenos Aires, presenta una buena aptitud agroclimática para la implantación de esta especie (Golfari, 1959). Las forestaciones de *Pinus radiata* ocupan aproximadamente unas 5.000 hectáreas (Lupi y Ferrere 2009) y se realizan principalmente en suelos con escasa profundidad efectiva y pendiente, que resultan marginales para la actividad agrícola. Las primeras plantaciones se realizaron hace aproximadamente 25 años, lo cual denota la baja tasa de forestación debida, entre otras razones, al escaso desarrollo del mercado maderero local y la necesidad o el hábito de contar con un retorno económico inmediato. También la falta de estudios específicos en el tema ha llevado a la formación de un recurso forestal con bajo valor comercial por la deficiente o ausente aplicación de tratamientos silvícolas, con problemas sanitarios de diversa índole que mitigan el interés por el cultivo de la especie (Ferrere *et al.*, 2009).

Para abastecer el mercado de madera libre de nudos, el manejo silvícola se debe orientar a la producción de materia prima de calidad, estándares que no son alcanzados por las plantaciones de *Pinus radiata* de media a avanzada edad localizadas en la provincia de Buenos Aires. El desafío es intervenir los rodales jóvenes y para ello es necesario ajustar la combinación de tratamientos silvícolas en una determinada intensidad, en el momento oportuno, de acuerdo a la calidad de sitio (Gerding 1991, Espinosa *et al.* 1994, Trincado y Burkart 2009, Groot y Schenider 2011). De esta manera se mejorará calidad de la madera, aumentando los beneficios económicos (Fassola *et al.*, 2002).

1.2 Contexto

Los tratamientos silvícolas tienen como finalidad incrementar la productividad de los rodales intervenidos. Ello puede ocasionar cambios en la partición y distribución de la biomasa producida. Cuando se orienta el manejo forestal a la producción de madera libre de nudos, se espera concentrar el crecimiento en unos pocos árboles de buen tamaño, forma y con la menor cantidad posible de defectos. Para ello es necesario intervenir la masa considerando la intensidad, la oportunidad y la calidad de las operaciones realizadas de acuerdo a la calidad de sitio en que se encuentra el rodal.

Los tratamientos intermedios como el raleo y la poda en un esquema de manejo silvícola orientado a la obtención de productos diferenciados pueden incidir sobre la producción del rodal. En este caso, los raleos que se aplican eliminan los árboles defectuosos o enfermos y de menor crecimiento, de modo que los restantes, crezcan en diámetro (Sutton y Crowe, 1975; Neilsen y Pinkard, 2003), aumentando la disponibilidad de luz y nutrientes en los árboles remanentes (Barclay *et al.*, 1985). Tiene un efecto positivo sobre la productividad del árbol porque aumenta la proporción de hojas y ramas, que mejora a su vez la captación de la luz y permite recuperar las pérdidas de biomasa producidas por la poda (West, 1998).

Mientras que el efecto del raleo es indirecto, la poda puede causar cambios en la fisiología del árbol, tales como la distribución de la biomasa producida, el crecimiento del fuste y la dominancia de los árboles intervenidos (Pinkard y Beadle, 2000). Mediante el corte de las ramas basales, promueve la producción de madera libre de nudos en la porción inferior del fuste y dependiendo de su intensidad pueden incidir en el crecimiento del árbol (Sutton y Crowe, 1975; Neilsen y Pinkard, 2003).

Hasta el presente, no se han reportado estudios del efecto de la poda y el raleo sobre la asignación de biomasa aérea en *Pinus radiata*, bajo las condiciones edafoclimáticas de la zona de Tandilia en la provincia de Buenos Aires. Habida cuenta de la importancia de la especie y de la disponibilidad de suelos aptos para su cultivo es que se propone desarrollar esta tesis.

Las plantaciones de la zona de Tandil y el cordón dunoso suman actualmente unas 5.000 ha, con una aptitud potencial de aproximadamente 90.000 hectáreas, que serían factible de implantar en la zona sudeste de la provincia de Buenos Aires (Lupi y Ferrere, 2009). Eso conllevaría a la formación de una cuenca forestal de gran magnitud considerando su cercanía a puertos y centros de consumo. Sin embargo, la calidad de la madera de estas plantaciones es deficiente, por la carencia de un esquema de manejo forestal adecuado (Ferrere *et al.*, 2015).

1.3 Motivo de la investigación

Las plantaciones forestales con especies exóticas de rápido crecimiento se establecen con el objetivo de producir madera de una calidad determinada, maximizando la rentabilidad económica, en un contexto de sustentabilidad socio-ambiental. Ello requiere la implementación de una amplia variedad de decisiones silvícolas, entre las que se cuentan, el empleo de material mejorado, un óptimo establecimiento, la implementación de tratamientos de poda y raleo y un adecuado aprovechamiento, que determinarán la cantidad y calidad de madera producida.

El presente estudio se enfoca en cuantificar los cambios de la biomasa aérea a nivel de rodal e individual originados por aplicación de tratamientos silvícolas intermedios y en

analizar algunos de los cambios observados a nivel individual de acuerdo a principios, con base ecofisiológica, del funcionamiento de los árboles.

1.4 Antecedentes bibliográficos y marco conceptual

El estudio de la biomasa foliar es clave para entender los mecanismos que regulan el crecimiento de un árbol. La importancia subyace en el hecho que representa la superficie disponible para interceptar energía, absorber dióxido de carbono y difundir el agua hacia la atmósfera (Pallardy, 2008). Por ello es fundamental conocer cómo se modifica su cantidad y distribución en la copa por efectos de los tratamientos silvícolas ya que puede proporcionar información sobre algunos de los mecanismos por los cuales, el follaje convierte la energía en biomasa (Xu y Harrington, 1998).

Al mismo tiempo, la arquitectura hidráulica del árbol influencia el movimiento del agua, desde la raíz hasta las hojas. Dado que el crecimiento del árbol es afectado directamente por la disponibilidad del agua en el suelo y el movimiento a través de fuste y ramas, es importante conocer como es la conducción, si toda el área del fuste es conductiva y que relación guarda con la biomasa foliar a la que está conectada.

La Teoría del modelo de conducto propuesta por Shinozaki *et al* (1964 a y b), se basa en un principio que postula que existe una relación de proporcionalidad entre las hojas del árbol y sus elementos conductivos del tronco (en éste estudio, traqueidas) que se encuentran interconectados entre sí. En forma complementaria puede relacionarse esto con la arquitectura hidráulica de la planta, donde cada unidad conductiva que transporta el agua en el tronco debe necesariamente abastecer a la unidad de follaje que transpira (Pothier *et al*, 1988).

Si bien algunos autores indican falencias en este modelo (la distancia entre el suelo y la copa no está considerado en el mismo, o el principio de autonomía de las ramas que no transportan fotosintatos entre sí, Tyree y Ewers, 1991), éste principio de proporcionalidad permite contar con un marco de referencia para estudiar el efecto que los tratamientos silvícolas tienen sobre las fracciones de biomasa de un árbol (Pothier y Margolis, 1991).

Existen numerosos estudios y resultados experimentales que sostienen la validez de esta teoría y aplican este principio para describir procesos de conducción y reserva de agua (Mäkelä 1986), distribución de biomasa y estructura de ramas (Chiba, 1990), y acumulación de biomasa (Waring, 1982). Por ejemplo, Mäkelä y Vaninen (2001) utilizaron el modelo de conducto para explicar la dinámica de la copa. Mäkelä y Valentine (2006) calibraron modelos de crecimiento de árboles relacionando la dinámica del tamaño de la copa y la aparición de las traqueidas en desuso, es decir la relación entre la biomasa foliar y el tejido conductivo del tronco.

Zeng (2003) trabajando con especies subtropicales como *Ficus microcarpa*, *Cinnamomum camphora*, *Ficus virens* y *Pinus massoniana*, encontró cambios en la distribución entre componentes o fracciones de biomasa aérea, con una mayor asignación a la biomasa foliar luego de la poda. En correspondencia con la teoría del conducto, el incremento de la biomasa foliar observado permitiría mantener el equilibrio funcional con los otros tejidos conductivos del árbol. De forma complementaria, Chiba (1998) determinó una estrecha relación entre el tejido conductivo del tronco en la base de la copa y el tejido foliar conductivo, pero no menciona si los tratamientos silvícolas afectan la misma. Gracia *et al* (1999) emplean la teoría del conducto en un modelo ecofisiológico de flujo de carbono (GOTILWA+), para rodales monoespecíficos de distintas especies. En este modelo de procesos, primero se asigna carbono para cubrir algunas funciones elementales como sostener la respiración de los distintos componentes de la planta. El

carbono fijado de forma neta se distribuye entre componentes bajo los principios de la teoría del conducto. Si bien este modelo es complejo en la representación del proceso de fijación de carbono, la relación funcional de la teoría del conducto es considerada como fija y no varía en relación a la aplicación de tratamientos silvícolas. Este tipo de modelos, fueron inicialmente diseñados como herramientas de investigación, pero hoy en día existe un interés creciente en la aplicación de estos modelos en la gestión forestal, especialmente por su capacidad de acoplarse bajo condiciones ambientales cambiantes (Nikinmaa, 1992).

Gspaltl *et al* (2013) relacionó la teoría del modelo de conducto con el cálculo de la eficiencia del crecimiento a nivel de árbol individual. La eficiencia de crecimiento es la relación que existe entre el incremento en volumen del tronco y la biomasa foliar que este tronco soporta (Waring *et al*, 1981). La variación de la eficiencia de crecimiento ha sido documentada con la dependencia de la especie (Fernandez *et al*, 2011), el sitio (Espinosa Bancalari *et al*, 1987) y la densidad de plantación (Akers *et al* 2013).

Långström y Hellqvist (1991) llevaron a cabo una experiencia con distintas intensidades de poda en *Pinus sylvestris* y luego de cuatro años de aplicados los tratamientos detectaron que, si bien todos los tratamientos aplicados redujeron significativamente el crecimiento del fuste, hubo un aumento significativo de la cantidad de duramen (tejido no conductivo del tronco) en árboles podados, aunque el porcentaje no superó el 5%. Los autores indican que las podas superiores al 80% causan la formación de duramen, mientras que en el caso de podas de baja intensidad el tejido conductivo del tronco puede recuperarse, de tal forma que sostiene el equilibrio anterior a la intervención. Por otra parte, Bergström *et al* (2004) trabajando con árboles de *Pinus sylvestris* esperaban encontrar un aumento del tejido no conductivo del tronco por efecto de la poda pero cuatro años después no detectaron duraminización. Los autores proponen varias explicaciones al respecto, entre ellas que se trata de árboles maduros, con lo que la edad podría constituir una variable de peso a considerar.

Margolis *et al* (1988) en un ensayo de distintas intensidades de poda en *Abies balsamea* determinaron que, luego de dos años, la permeabilidad saturada del tejido conductivo del tronco no fue afectada por la intensidad de la poda. Aunque con podas severas, los autores encontraron un aumento significativo de la duraminización del tejido conductivo

La remoción de biomasa foliar por podas puede afectar el crecimiento del árbol. Proe *et al* (2000) señalan que la remoción del 30% de la copa puede eliminar hasta un 70% de la biomasa foliar. En *Pinus radiata*, Sutton y Crowe (1975) observaron reducciones significativas en el crecimiento con intensidades de poda superiores al 40%, en concordancia con lo encontrado con Neilsen y Pinkard (2003), quienes establecieron efectos inmediatos luego de aplicados los tratamientos de poda. Pero no es claro que sucedería con el tejido conductivo del tronco asociado hidráulicamente a las ramas removidas. En este sentido, Zeng (2003) y Pinkard y Beadle (1998), postulan la posibilidad de re utilización de tejido conductivo del tronco, de aquellas traqueidas del fuste asociadas a las ramas podadas, cuando se reanuda el crecimiento luego de la intervención de poda, lo que podría aportar positivamente al tejido conductivo asociado al follaje. Esto podría no ser suficiente para evitar la disminución del crecimiento por la aplicación de podas intensas.

Los antecedentes citados indican que la proporcionalidad que establece la teoría del modelo de conducto, entre el tejido conductivo de las hojas y el tejido conductivo del tronco presenta un comportamiento de equilibrio dinámico (Stancioiu y O'Hara, 2005, Chiba, 1998; Langström y Hellqvist, 1991; Margolis *et al*, 1988; Whitehead *et al*, 1984, Waring *et al*, 1982). Por ello cabe esperar que la aplicación de tratamientos silvícolas

altere esta proporción pero no es claro cómo es que esta relación evoluciona. En este sentido la poda, reduce en forma directa la cantidad de follaje, pero se desconoce que sucede en relación al tejido conductivo del tronco. Por otro lado el raleo, incrementa la intensidad lumínica, que favorece el incremento de la biomasa foliar y del tronco pero se desconoce si esto mantiene la proporcionalidad de tejidos conductivos hojas – tallo que tenía la planta antes del tratamiento.

Los interrogantes que surgen al respecto son los siguientes: Dado que existe una correspondencia entre el tejido conductivo de las hojas y del tronco, si se remueve follaje por poda, ¿Qué es lo que sucede con el tejido conductivo del tronco asociado? ¿La poda induce un proceso de duraminización, o los elementos conductivos del tronco se mantienen funcionales? En caso de mantenerse funcionales ¿es posible recuperar la biomasa foliar en término de un año y recomponer la proporcionalidad descrita por el modelo del conducto? En caso de no ser funcionales, entonces la pérdida de follaje y de tejido conductivo del tronco ¿mantiene la proporcionalidad que tenía la planta antes de la poda?

Si se aplican raleos, el tejido conductivo del follaje y del tronco ¿mantiene la proporcionalidad que existía antes de aplicar el tratamiento o se modifica? Si se aplican raleos combinados con podas, ¿el efecto del aumento de la intensidad lumínica compensa la reducción de biomasa foliar? ¿Hay un aumento de la eficiencia de crecimiento?

De las evidencias expuestas y analizadas surge que los mecanismos del árbol para restaurar el equilibrio funcional ante un disturbio de poda y/o raleo serían básicamente dos y sus combinaciones:

- Cambios en los patrones de asignación de biomasa foliar, y por ende repercutiría también en las otras fracciones de biomasa aérea: ramas y fuste (Zeng, 2003).
- Cambios en el área del tejido conductivo activo (Langström y Hellqvist, 1991; Margolis *et al*, 1988; Waring *et al*, 1982).
- Ambos en simultáneo.

1.4 Hipótesis

La aplicación de tratamientos silvícolas de poda y raleo afectan de forma diferencial la relación entre la biomasa foliar y el tejido conductivo del tronco en árboles individuales de *Pinus radiata*.

A nivel de rodal, la aplicación de los tratamientos de poda y raleo no afectan la acumulación de biomasa aérea.

1.5 Predicciones

- La poda reduce la biomasa foliar sin afectar el área conductiva, modificando la proporcionalidad entre ambas variables, en árboles individuales de *Pinus radiata*.
- El raleo aumenta la intensidad lumínica sobre la copa del árbol, promoviendo la producción de biomasa foliar y tejido conductivo sin modificar el cociente entre ambas variables.

- A nivel de rodal, la biomasa aérea removida mediante el raleo no es compensada por la acumulación de biomasa de los árboles remanentes.

1.6 Objetivo General:

Caracterizar el efecto que los tratamientos silvícolas tienen sobre la acumulación de biomasa aérea a nivel de rodal, y describir los patrones de distribución entre los componentes aéreos de biomasa a nivel de árbol en relación al tejido conductivo del fuste en *Pinus radiata*.

1.7 Objetivos específicos:

1. Determinar el efecto de los tratamientos aplicados sobre la biomasa aérea del rodal.
2. Determinar el efecto sobre los componentes de la biomasa por individuo y su distribución a lo largo del fuste de árboles de *Pinus radiata* sometidos a diferentes tratamientos silvícolas de poda y raleo.
3. Analizar los cambios en la proporcionalidad del modelo de conducto de árboles de *Pinus radiata* sometidos a diferentes tratamientos silvícolas de poda y raleo.
4. Cuantificar la conductividad hidráulica específica en sentido transversal del tronco a la altura del dap en árboles de *Pinus radiata* sometidos a diferentes tratamientos silvícolas de poda y raleo.
5. Cuantificar la eficiencia del crecimiento a nivel de individuo (incremento en volumen /biomasa de hojas) de *Pinus radiata* en función de distintos tratamientos silvícolas.

2. Materiales y Métodos

Para responder los interrogantes planteados se emplearon dos ensayos con la misma edad (6 años), pero con diferentes tiempo de respuesta al tratamiento (*Ecorto* y *E.largo* con 1 y 4 años de respuesta respectivamente), cada ensayo tuvo un diseño en bloques al azar, los tratamientos asignados fueron determinados por distintos niveles de poda y raleo estudiados. Cada tratamiento se aplicó a una unidad experimental de 600 m² con cuatro repeticiones dispuestas al azar, donde se midió el dap de todos los individuos y se realizaron mediciones complementarias en 6 árboles por parcela (uno por cada clase diamétrica).

Además en cada ensayo y para cada tratamiento se seleccionó al azar una unidad experimental, donde se cortaron cuatro árboles dominantes para los estudios de biomasa aérea por componentes, disponibilidad lumínica y conductividad hidráulica para conocer el efecto de los tratamientos sobre la asignación de biomasa aérea, la proporcionalidad entre la biomasa foliar y el área conductiva del tronco.

De forma complementaria al volteo de estos árboles se emplearon 62 árboles adicionales de plantaciones circundantes con tratamientos similares para el análisis de la biomasa aérea a nivel de rodal.

A continuación se describe en detalle los materiales y métodos asociados a estos ensayos y sus análisis.

2.1. Caracterización de la zona de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Establecimiento San Gabriel, a unos 50 km de la localidad de Tandil, Provincia de Buenos Aires, Argentina (Figura 1), sobre dos ensayos Ensayo largo (*E.largo*) y Ensayo corto (*E.corto*), que se describirán más adelante

E. largo: coordenadas geográficas 37° 33' 34,71" S y 59° 07' 50,96" O.

E. corto: coordenadas geográficas 37° 33' 22,47 " S y 59° 09' 03,50" O.



Figura 1. Ubicación de los ensayo. A) Imagen de Google Earth con la plantación forestal de *Pinus radiata* donde fueron ubicados los ensayos *E.corto* y *E.largo*. B) Mapa de la provincia de Buenos Aires donde se aprecia la formación de la sierra de Tandil. C) En el punto rojo del Mapa de la República Argentina se indica la ubicación de los ensayos.

Los ensayos se localizaron en un paisaje serrano con afloramientos rocosos, en una ladera abarcando la posición de media loma a loma, con pendientes en torno al 5- 10 %. El suelo del sitio es un *Hapludol* de color negro, de textura superficial franco limosa, muy somero (40 cm), bien drenado, formado sobre sedimentos loésicos sobre roca, de aptitud ganadera (Clase VIes). Para más detalles consultar en el Anexo I.

Clima: El clima de la zona se clasifica según Köppen-Geiger como C f b, definido como templado, con precipitaciones durante todos los meses del año y temperaturas medias del mes más cálido, inferior a los 22 °C, siendo la media de 13,9 °C, con un déficit hídrico que se da principalmente en la temporada estival (Cuadro 1). De acuerdo a lo reportado por Jackson y Gifford (1975), se encuentra dentro del óptimo térmico para el cultivo de la especie en estudio. La precipitación promedio para la serie analizada fue de 894,5 mm.

Cuadro 1. Caracterización climática de la zona de estudio.

Variable climática	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SET	OCT	NOV	DIC	Media anual
T máxima(°C)	27,9	26,6	24,2	20,2	16,2	12,9	12,4	14,6	16,7	19,6	22,8	26,2	20
T mínima (°C)	13,7	13,1	11,7	8	5,2	2,7	1,9	3	4,4	7,4	9,5	12	7,7
T media(°C)	20,8	19,8	17,9	14,1	10,7	7,8	7,2	8,8	10,5	13,5	16,2	19,1	13,9
Precipitaciones (mm)	108,9	90,1	100,9	77,1	61,8	41,2	43	40,7	59,2	100,5	86,1	85	894,5
HR (%)	63,6	68,7	73,1	75,5	79,2	79,5	79	74,1	70,9	70,7	66,6	61,8	71,9
ETP (mm)	160	120,9	90	51,1	28,5	22,9	26,5	43,5	67,4	103,6	131	156,4	1001,7

2.2 Ensayos

2.2.1 Diseño experimental y descripción de los tratamientos

El experimento constó de dos ensayos, un ensayo de corto plazo (*E.corto*) y otro de largo plazo (*E.largo*). El diseño experimental de los ensayos correspondió a un diseño en bloques completamente al azar, cuyos tratamientos fueron determinados por distintas combinaciones de factores de manejo silvicultural (poda y raleo) que se detallan en el cuadro 4. Para cada ensayo y por cada tratamiento se realizaron cuatro parcelas, con un total de 28 unidades experimentales, a las que se les asignaron los tratamientos en forma aleatoria. Se establecieron parcelas rectangulares de 600 m² rodeadas por una faja perimetral de aislamiento de 5 m de ancho.

En el momento de la instalación los ensayos tenían 6 años y una densidad inicial de plantación de 1111 árboles.ha⁻¹. Al momento de realizarse las mediciones un ensayo tenía 7 años (*E.corto*) y el otro, 10 años (*E.largo*) (Cuadro 2). Los factores de manejo silvicultural que definieron los tratamientos aplicados (Cuadros 3 y 4) hacen referencia específicamente a:

- 1) Raleo: El criterio varía en función del destino de la plantación. En este caso se buscó concentrar el crecimiento en los mejores individuos, por lo que se cortaron entre el 50 y el 75% de los árboles, según el tratamiento.
- 2) Poda: El criterio empleado en general es un porcentaje de la copa verde que en el caso de los tratamientos en estudio fue de 40% del largo de la copa.

El ensayo de corto plazo (*E.corto*) fue instalado en una plantación establecida en 2004, y a los seis años, en marzo de 2010, se aplicó el raleo y la poda, (Cuadros 2 y 3). El criterio de raleo implicó dejar como remanentes los individuos más grandes y de mejor forma, logrando respectivamente en el momento de la instalación, una densidad de 600 y 300 pl.ha⁻¹. La poda se realizó con tijera y serrucho podando el 40% del largo de la copa. Las mediciones para evaluar la respuesta se realizaron al año siguiente.

Cuadro 2. Detalle de la instalación y aplicación de los tratamientos en los ensayos a través del tiempo.

	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
largo plazo	Plantación						poda y raleo	poda		poda	Medición
corto plazo				Plantación						poda y raleo	Medición

El ensayo de largo plazo (*E.largo*) fue implantado en 2001, y los tratamientos se aplicaron también a los 6 años (año 2007), mientras que las podas se realizaron a los 6, 7 y 9 años de edad (Cuadros 2 y 3). La poda se realizó con tijera y serrucho, podando cada vez el 40% de la longitud inicial de la copa. Se aplicó un raleo por lo bajo dejando como remanentes el 50% de los individuos más grandes y de mejor forma.

Las mediciones de luz y biomasa en ambos ensayos se realizaron en el año 2011, un año después de aplicado el tratamiento de raleo en el *E.corto* y 4 años después de aplicado en el *E.largo*.

Cuadro 3. Descripción de los tratamientos silvícolas aplicados en los ensayos.

Ensayo	Tratamiento	Detalle
<i>E.corto</i>	<i>testigo</i>	sin intervención
	<i>poda y raleo1</i>	remoción del 50% de los árboles y poda del 40% del largo de la copa en una oportunidad
	<i>poda y raleo2</i>	remoción del 75% de los árboles y poda del 40% del largo de la copa en una oportunidad
	<i>poda</i>	poda del 40% del largo de la copa en una oportunidad
<i>E.largo</i>	<i>testigo</i>	sin intervención
	<i>raleo</i>	50% de remoción de plantas sin poda
	<i>poda y raleo</i>	50% de remoción de plantas y poda del 40% en tres oportunidades

2.2.2 Mediciones efectuadas

Mediciones dasométricas

En *E.corto* y *E.largo* – en el año 2011– se midió la circunferencia a 1,3 m (cap) en todos los individuos (440 árboles en *E.corto* y 531 en *E.largo*). Luego se dividió cada valor por el número π para establecer el dap, que es la variable más comúnmente analizada. En seis árboles por parcela – uno por cada clase diamétrica- se midió la altura total y la altura de la copa verde (hbcv) con clinómetro, el diámetro en la base de la copa verde y la circunferencia de la copa con cinta métrica (también fue convertida a diámetro). En total se midieron 72 árboles en cada ensayo.

Determinación de biomasa aérea (kgs) de árboles: biomasa del fuste, hojas y ramas

Las variables dasométricas (dap) fueron registradas en todos los individuos del ensayo, en cambio debido a las limitaciones económicas y prácticas que implica la medición de biomasa de los 440 árboles de ensayo corto y de los 531 árboles del ensayo largo, se optó por aplicar lo que se conoce como muestreo por conveniencia (Etikan *et al*, 2016) y sólo se registraron los valores de aquellos individuos que se consideraron representativos de la población bajo estudio. Si bien este procedimiento tiene como desventaja principal el sesgo del investigador en la selección de las muestras, lo que implica que los resultados obtenidos serán utilizados solo para definir tendencia en los comportamientos de las variables analizadas bajo los efectos de factores analizados. Se afirma que debido a lo novedoso de este tipo de ensayos para esta especie en la región de estudio, los aportes originales de este trabajo son significativos a pesar de las limitaciones que implicarían el uso de un muestreo no aleatorio. También es importante considerar que en este tipo de muestreo el conocimiento previo del grupo de investigación sobre la población bajo estudio es fundamental al momento de seleccionar los individuos representativos, al respecto se contó con grupo sólido en experiencia en la temática que confiamos que la selección por conveniencia no va a introducir sesgos respecto al total de la población, los resultados que obtenidos pueden ser una buena imagen de la población bajo estudio.

A tales fines se seleccionaron 28 árboles dominantes (4 por tratamiento) en los ensayos descriptos. Se optó por cortar 4 árboles de una parcela para continuar con las mediciones en el resto del ensayo. Las características dasométricas de los árboles muestreados se

Cuadro 4. Caracterización dasométricas de la muestra de árboles empleada para la estimación de fracciones de biomasa (*E corto* y *E largo*)

Variable (Unidades)	Promedio	Máximo	Mínimo	Desvío estándar.	n
Dap (cm)	20,09	27,09	14,96	3,93	28
Altura (m)	9,28	12,34	6,94	1,94	28
Edad (años)	8	10	7	2	28
Hbcv (m)	2,00	5,60	0,56	1,26	28

observan en el Cuadro 4.

En forma complementaria, se muestrearon 62 árboles seleccionados al azar en plantaciones circundantes (n=62), con edades que variaron entre los 8 y los 22 años y tratamientos similares a los descriptos, de modo de alcanzar una muestra representativa (Cuadro 5) de todos los estratos del rodal.

Cuadro 5. Caracterización de la muestra de árboles empleada para la estimación de fracciones de biomasa.

Variable (Unidades)	Promedio	Máximo	Mínimo	Desvío estándar	Desvío estándar
Dap (cm)	22,93	34,60	10,25	5,60	62
Altura (m)	12,26	19,17	6,80	3,42	62
Edad (años)	13	22	8	5	59
Hbcv (m)	3,94	11,30	0,65	2,41	46

Para la determinación de la biomasa del fuste, se cortó el árbol. Luego se identificaron las unidades de crecimiento en altura (UC): Cada unidad de crecimiento comprendió un verticilo y el internudo por encima del verticilo (espacio entre verticilos) del árbol (Figura 2, Foto 1). En cada unidad de crecimiento se midió el largo y el diámetro de la sección superior e inferior para el cálculo de volumen según la ecuación de Smalian (Clutter *et al*, 1983). Ambas secciones se denominan sección transversal del fuste y se calculan como un círculo, cuyo radio es el diámetro medido dividido con cinta diamétrica por dos.

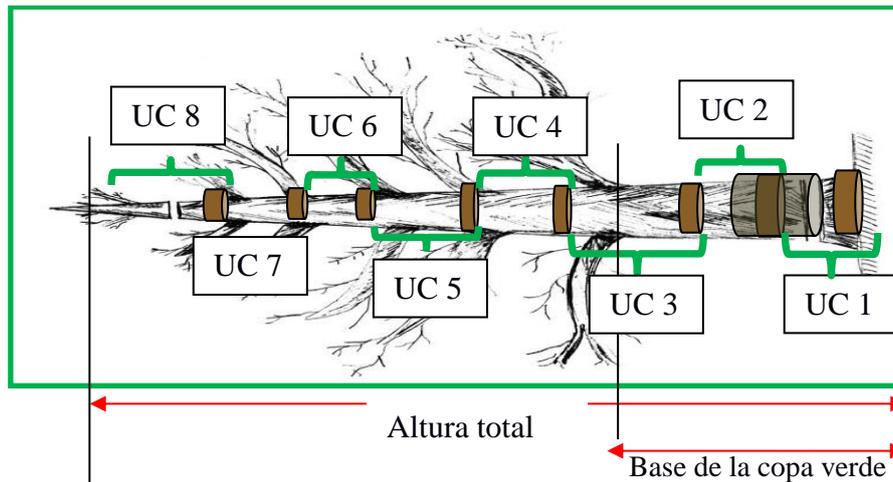


Figura 2. Esquema de muestreo para la determinación de biomasa en el fuste



Foto 1. Cubicación del fuste para determinación de biomasa

Para la determinación de la densidad de madera se seleccionaron 4 árboles por tratamiento de los ensayos *E.corto* y *E.largo*. El disco se sumergió en agua para obtener su volumen por desplazamiento de agua y luego se llevó a estufa (60°C) hasta peso constante. La densidad de madera se calcula como el cociente del peso de disco en seco y el volumen del mismo en verde. Con la densidad de madera (kg.m^3) y la altura de cada unidad de crecimiento (cm) se ajustó el modelo 2 (densidad de la madera \sim altura + tratamiento). Con éste modelo se estimó la densidad de madera en cada unidad de crecimiento a lo largo del fuste y se multiplicó por el volumen en cada unidad de crecimiento, obteniendo de ésta manera la biomasa del fuste (kg). Para el resto de los árboles muestreados se tomó una densidad de 353 kg. m^3 (Lupi y Ferrere, 2009).

En relación a ramas y hojas, en cada árbol cortado, se identificaron todas las ramas de cada verticilo. Las fracciones de hojas y ramas de cada verticilo se pesaron por separado en húmedo (Fotos 2A y 2B). De ambas fracciones se obtuvo una muestra compuesta por verticilo para la determinación del peso seco, se llevó a estufa a 60°C hasta lograr peso constante. Con este porcentaje de materia seca se obtuvo el peso seco de cada rama (kg) y el peso seco de biomasa de hojas por rama (kg).



Foto 2. Separación de hojas y ramas. Se aprecia el nivel de detalle con el que fueron separadas las fracciones hojas y ramas. El trabajo de peso en húmedo y obtención de submuestras se realizó en el lugar de muestreo.



Foto 3. Medición de rama. Se utilizó un calibre manual con precisión al 0,1 mm.

Se midió el diámetro de cada rama a 3 cm de la inserción en el fuste (Foto 3) y el largo total. Con ese diámetro de rama se estimó la sección transversal de ramas y se utilizó la sumatoria en cada verticilo.

Conductividad hidráulica específica (m^2)

Es una medida del pasaje real de agua en sentido vertical en el leño en el área de análisis (el diámetro de la aguja que se utiliza es de 2 mm) en troncos. Para esto se obtuvo una porción de fuste de unos 60 cm de longitud a la altura del dap que fue conservado en agua hasta su procesamiento. De esta sección se cortó una rodaja de 4-5 cm de espesor. Se determinó la conductividad hidráulica específica (ks) a lo largo de dos diámetros perpendiculares, distribuidos desde fuera hacia dentro considerando cuatro sectores. A saber, en el caso del *E.largo*, el leño próximo a la corteza (sector 1), porciones medias de la rodaja (sectores 2 y 3) y el centro (sector 4), con un $n=4$ por sector, con un total de 16 puntos por rodaja. Para el *E.corto*, las mediciones se realizaron una en cada anillo demarcado (5 mediciones por radio), utilizando de igual modo dos diámetros perpendiculares. En cada punto de muestreo se insertó una aguja de 2 mm de diámetro conectada a una pipeta con agua destilada, con un diferencial de altura conocido (180 mm-espesor de la rodaja).



Foto 4. Metodología de muestreo. A modo ilustrativo se observa el dispositivo armado para la determinación del k_s .

El movimiento del agua se induce mediante la conexión a una pipeta que por diferencia de altura (en este caso, 180 cm) introduce un volumen de agua conocido en el leño temprano del anillo, tal como lo describe Dalla Salda *et al* (2009). Se dejó perfundir el tiempo necesario para mantener constante el pasaje de agua. La conductividad hidráulica se calculó según la ecuación [1]:

$$k_s = \frac{V * l * \eta}{t * A * \Delta p} \quad [1]$$

Donde V es el volumen (cantidad de agua, medida en la pipeta graduada, en m^3), l es la longitud de la muestra (en este caso, el espesor de la rodaja, en m), η es la viscosidad del agua (en Pa.s), t es el tiempo (s), A es el área de la aguja (m^2) y Δp es la diferencia de potencial (Pa) entre la pipeta y la rodaja de tronco. Las unidades del k_s quedan expresadas en m^2 .

Disponibilidad lumínica (%)

En forma previa a la medición de biomasa en marzo del año 2011 se midió la disponibilidad lumínica a los árboles selectos (4 por tratamiento, en cada ensayo). Para ello, se emplearon 8 sensores de luz visible (HOBO®) ubicados en forma equidistante a lo largo de la altura del árbol (excepto en el caso del último sensor, que se colocó sobre el dosel arbóreo) sujetos a una vara telescópica (Figura 3). La intensidad lumínica (en % en relación a cielo abierto) se midió en cuatro puntos cardinales alrededor de la copa de la planta, integrando los valores de luz durante un lapso de 1 a 2 minutos. Cada sensor toma un registro cada 5 segundos, con lo cual se tomaron entre 30 y 60 registros por punto cardinal, es decir un total de 120-240 registros por árbol en cada altura de muestreo. Para el cálculo de los perfiles de intensidad lumínica porcentuales se utilizó el sensor más alto, (100% de intensidad lumínica). Se referenciaron todos los datos del perfil al mencionado sensor. Las mediciones se repitieron 8 veces en el lapso de 2 días durante las horas del mediodía, en condiciones de nubosidad homogénea y para cada árbol todos los valores fueron integrados en un único perfil de luz.

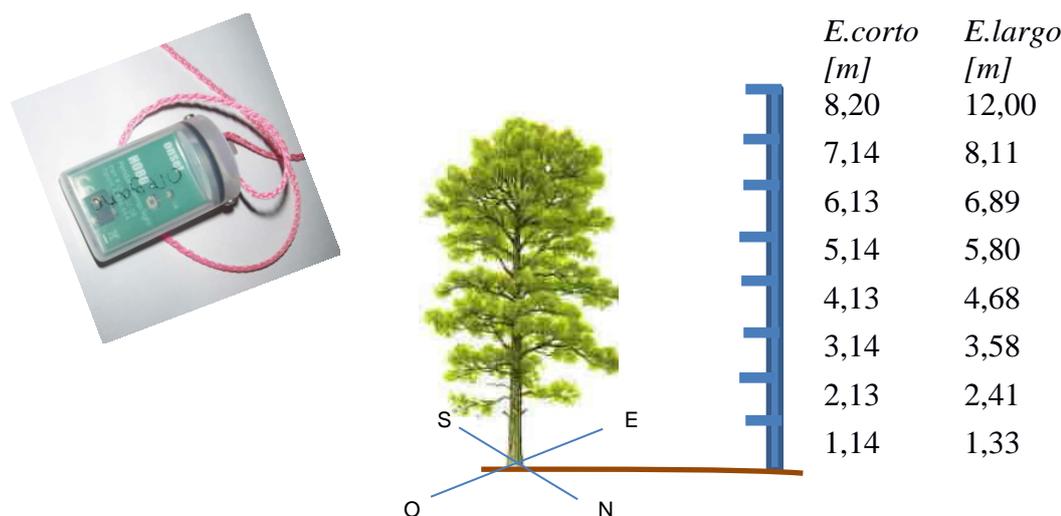


Figura 3. Detalle del sensor utilizado y altura de medición (m) de la luz y posición de la vara telescópica en *E.corto* y *E.largo*.

2.3 Análisis estadísticos

Para validar las hipótesis planteadas y estudiar la relación entre las variables observadas se asumieron distintos modelos estadísticos bajo diferentes supuestos. En los siguientes puntos se describen en forma detallada cada uno de ellos. Los cálculos fueron realizados en un entorno R (R Development Core Team, 2016), utilizando el paquete *stats* y el *lme*.

Modelos ajustados

Dada la importancia de la actividad forestal resulta imperioso contar con instrumentos que permitan planificar y formular el manejo silvícola. Dichas herramientas son útiles solamente si están basadas en análisis objetivos de la información, siendo los modelos estadísticos una forma adecuada de simplificación de la realidad, los mismos son una abstracción de las dinámicas del crecimiento forestal que se expresan como una serie de ecuaciones estadísticas – matemáticas que proporcionan una manera objetiva y eficiente para planificar el uso de los recursos forestales (Vanclay, 1994).

Modelo 1: Variables dasométricas (dap medio y dominante, altura media y dominante, diámetro en la base de la copa viva medio y dominante, altura del diámetro de la copa viva media y dominante) ~ tratamiento + bloques

Para poner a prueba las hipótesis planteadas y determinar el efecto de los tratamientos de poda y raleo sobre las variables dasométricas analizadas (objetivo 1), se realizaron análisis de varianza según el modelo de la ecuación [2]

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \beta_j + \varepsilon_{ij} \quad [2]$$

Dónde:

- Y_{ij} :es la respuesta correspondiente j-esimo bloque y al tratamiento i-esimo
- μ Es el promedio general si no se hubiese aplicado ningún tratamiento
- τ_i Es el efecto del tratamiento i
- β_j Es el efecto del j-ésimo bloque

ε_{ij} : error aleatorio de la observación del i-esimo tratamiento en la j-esima repetición.

$$\varepsilon_{ij} \sim N.IDD(0, \sigma^2)$$

Los análisis se realizaron por separado para cada ensayo.

Modelo 2: Densidad de la madera ~ altura + tratamiento

Este modelo de regresión se ajustó para determinar la densidad de madera con el fin de predecir los valores de biomasa del fuste en kilogramos para los árboles dominantes. Para la variable *densidad de madera* se asumió un modelo lineal y se ajustó una regresión con variables categóricas (tratamientos) en función de la altura para determinar si el modelo estimado era el mismo bajo distintos tratamientos según la siguiente ecuación:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 Z + \varepsilon_i \quad [3]$$

Donde:

Y: es el vector que representa las observaciones de la densidad de madera (kg.m3)

$\beta_0, \beta_1, \beta_2$: Parámetros del modelo

X: matriz de diseño para los tratamientos aplicados

Z: altura a la cual se midió la densidad (m).

Modelo 3: Biomasa aérea de árbol individual ~ d²h + edad

En primer lugar se ajustó un modelo de regresión para estimar la biomasa aérea de cada uno de los individuos del *E.corto* y *E.largo*, según la forma de la ecuación 4:

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_1^2 + \beta_2 x_2 + \varepsilon_i \quad [4]$$

dónde:

y_i : biomasa aérea individual

$\beta_0; \beta_1$ y β_2 : Parámetros del modelo: ordenada al origen y las tasas de cambio en la biomasa aérea debido a cambio en el dap y en la edad respectivamente.

$x_1^2; x_2$: Variable explicatorias, dap²*h y edad respectivamente

ε_i : error aleatorio

Modelo 4: Biomasa aérea de rodal ~ tratamientos

Para determinar el efecto sobre los componentes de la biomasa a nivel de rodal en *Pinus radiata* sometidos a diferentes tratamientos silvícolas de poda y raleo (objetivo 1) y determinar la existencia de diferencias significativas de los valores de biomasa entre tratamientos se realizaron análisis de varianzas para cada ensayo según el modelo de la ecuación [5]. Donde correspondió se realizó un Test de Tukey, para determinar diferencias entre tratamientos para las distintas componentes de biomasa.

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \beta_j + \varepsilon_{ij} \quad [5]$$

Dónde:

- Y_{ij} :biomasa aérea por hectárea como respuesta correspondiente j-ésima bloque y al tratamiento i-esimo
 μ Es el promedio general si no se hubiese aplicado ningún tratamiento
 τ_i Es el efecto del tratamiento i
 β_j Es el efecto del j-ésima bloque
 ε_{ij} : error aleatorio de la observación del i-esimo tratamiento en la j-esima altura.
 $\varepsilon_{ij} \sim N. IDD(0, \sigma^2)$

Modelo 5. Biomasa aérea por componente (hojas, ramas y fuste) para árboles individuales dominantes~ tratamientos

Para determinar la existencia de diferencias significativas entre los valores promedios de las componentes de biomasa aérea (hojas, ramas y fuste) entre tratamientos (objetivo 2) se realizaron análisis de varianzas para cada ensayo según el modelo de la ecuación [6]. Donde correspondió se realizó un Test de Tukey, para determinar diferencias entre tratamientos para las distintas componentes de biomasa.

$$Y_i = \mu + \tau_i + \varepsilon_i \quad [6]$$

Dónde:

- Y_{ij} :es la biomasa de la fracción en cuestión (hojas, ramas o fuste) como respuesta correspondiente al tratamiento i-esimo
 μ Es el promedio general si no se hubiese aplicado ningún tratamiento
 τ_i Es el efecto del tratamiento i
 ε_{ij} : error aleatorio de la observación del i-esimo tratamiento.
 $\varepsilon_{ij} \sim N. IDD(0, \sigma^2)$

Modelo 6: Distribución de biomasa aérea (hojas, ramas y fuste) para árboles individuales dominantes ~ tratamientos y altura

Para determinar la existencia de diferencias significativas entre los valores de las fracciones de biomasa (hojas, ramas y fuste) entre tratamientos y su distribución en la altura del árbol (objetivo 2), se aplicó el modelo correspondiente a la ecuación [7], para el *E.largo*. Estos modelos de regresión con variables categóricas permiten determinar si las tasas de incremento (pendientes) en función de la altura son diferentes para los distintos tratamientos.

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 X^2 + \beta_3 Z_1 + \beta_4 Z_2 + \beta_5 XZ_1 + \beta_6 XZ_2 + \varepsilon_i \quad [7]$$

Donde

Y es el vector de valores de biomasa (grs.).

Estimador	Término independiente	Descripción
$\hat{\beta}_0$	Intercept	Ordenada al origen para poda y raleo
$\hat{\beta}_1$	h	Pendiente lineal del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_2$	h ²	Pendiente cuadrática del modelo para poda y raleo

$\hat{\beta}_3$	factor(trat) testigo	Cambio en la ordenada al origen de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) raleo	Cambio en la ordenada al origen de raleo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_5$	h ² :factor(trat) testigo	Cambio en la pendiente de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_6$	h ² :factor(trat) raleo	Cambio en la pendiente de raleo respecto a poda y raleo
X, Z ₁ y Z ₂	Matrices de diseño e incidencia de los respectivos parámetros	

Para el *E.corto* se empleó el modelo correspondiente a la ecuación [8]

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 X^2 + \beta_3 Z_1 + \beta_4 Z_2 + \beta_5 Z_3 + \beta_6 X^2 Z_1 + \beta_7 X^2 Z_2 + \beta_8 X^2 Z_3 + \varepsilon_i \quad [8]$$

Estimador	Término independiente	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	Ordenada al origen para poda
$\hat{\beta}_1$	h (altura)	Pendiente lineal del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_2$	h ²	Pendiente cuadrática del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) testigo	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a testigo
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) poda y raleo 1	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a poda y raleo 1
$\hat{\beta}_5$	factor(trat) poda y raleo 2	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a poda y raleo 2
$\hat{\beta}_6$	h ² :factor(trat) testigo	Cambio en la pendiente de poda respecto a testigo
$\hat{\beta}_7$	h ² :factor(trat) poda y raleo 1	Cambio en la pendiente de poda respecto a poda y raleo 1
$\hat{\beta}_8$	h ² :factor(trat) poda y raleo 2	Cambio en la pendiente de poda respecto a poda y raleo 2
X, Z ₁ Z ₂ y Z ₃	Matrices de diseño e incidencia de los respectivos parámetros	

Modelo 7: disponibilidad lumínica~ tratamientos y biomasa foliar acumulada

Esta medida reflejaría la capacidad de cada árbol de interceptar la luz de acuerdo a su biomasa de hojas. Se modeló la relación entre la disponibilidad lumínica y la biomasa foliar acumulada desde el ápice del árbol hasta la base de la copa en cada punto de muestreo de luz.

Para determinar la existencia de diferencias significativas entre los tratamientos se realizaron análisis de varianza para cada ensayo.

En el *E.largo* se utilizó el siguiente modelo de la ecuación [9]

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 Z_1 + \beta_3 Z_2 + \beta_4 X Z_1 + \beta_5 X Z_2 + \varepsilon_i \quad [9]$$

Donde:

Y es el vector de valores. En este caso disponibilidad lumínica

Estimador	Término independiente	Descripción
$\hat{\beta}_0$	Término independiente	Ordenada al origen para poda y raleo
$\hat{\beta}_1$	biomasa foliar acumulada	Pendiente del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_2$	factor(trat) testigo	Cambio en la ordenada al origen de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) raleo	Cambio en la ordenada al origen de raleo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_4$	biomasa foliar acumulada:factor(trat)testigo	Cambio en la pendiente de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_5$	biomasa foliar acumulada:factor(trat)raleo	Cambio en la pendiente de raleo respecto a poda y raleo
X, Z_1 y Z_2	Matrices de diseño e incidencia de los respectivos parámetros	

Para el *E.corto*, dado que contempla un tratamiento adicional al *E.largo*, se empleó la siguiente expresión del modelo de la ecuación [10], que agrega dos parámetros más al análisis.

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 Z_1 + \beta_3 Z_2 + \beta_4 Z_3 + \beta_5 X Z_1 + \beta_6 X Z_2 + \beta_7 X Z_3 + \varepsilon_i \quad [10]$$

Estimador	Término independiente	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	Ordenada al origen para poda y raleo 1
$\hat{\beta}_1$	Biomasa foliar acumulada	Pendiente del modelo para poda y raleo 1
$\hat{\beta}_2$	factor(trat) testigo	Cambio en la ordenada al origen de poda y raleo 1 respecto a testigo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) poda	Cambio en la ordenada al origen de poda y raleo 1 respecto a poda
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) poda y raleo 2	Cambio en la ordenada al origen de poda y raleo 1 respecto a poda y raleo 2
$\hat{\beta}_5$	Biomasa foliar acumulada:factor(trat) testigo	Cambio en la pendiente de poda y raleo 1 respecto a testigo
$\hat{\beta}_6$	Biomasa foliar acumulada:factor(trat) poda	Cambio en la pendiente poda y raleo 1 respecto a poda
$\hat{\beta}_7$	Biomasa foliar acumulada:factor(trat) poda y raleo 2	Cambio en pendiente de poda y raleo 1 respecto a poda y raleo 2
X, Z_1 y Z_2, Z_3	Matrices de diseño e incidencia de los respectivos parámetros	

Se aplicaron modelos lineales mixtos generalizados con función de ligamiento Normal para contemplar la falta de homogeneidad de varianza. Se consideraron como efectos fijos la biomasa acumulada del árbol y el tratamiento, y como efectos aleatorios, el árbol. Se optó por un modelo de correlación de errores del tipo autorregresivo continuo de orden 1 heterocedástico en función de la biomasa foliar acumulada.

Modelo 8: Largo de ramas ~ diámetro de rama y tratamiento

Para determinar la existencia de diferencias significativas del largo de ramas entre los tratamientos se realizaron análisis de varianza para cada ensayo.

En el *E.largo* se utilizó el siguiente modelo de la ecuación [11]

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 Z_1 + \beta_3 Z_2 + \beta_4 XZ_1 + \beta_5 XZ_2 + \varepsilon_i \quad [11]$$

Donde:

Y es el vector de valores. En este caso largo de ramas.

Estimador	Término independiente	Descripción
$\hat{\beta}_0$	Término independiente	Ordenada al origen para poda y raleo
$\hat{\beta}_1$	diámetro de rama	Pendiente del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_2$	factor(trat) testigo	Cambio en la ordenada al origen de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) raleo	Cambio en la ordenada al origen de raleo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_4$	diámetro de rama:factor(trat)testigo	Cambio en la pendiente de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_5$	diámetro de rama:factor(trat)raleo	Cambio en la pendiente de raleo respecto a poda y raleo
X, Z_1, Z_2	Matrices de diseño e incidencia de los respectivos parámetros	

Para el *E.corto*, dado que contempla un tratamiento adicional al *E.largo*, se empleó la siguiente expresión del modelo de la ecuación [12], que agrega dos parámetros más al análisis.

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 Z_1 + \beta_3 Z_2 + \beta_4 Z_3 + \beta_5 XZ_1 + \beta_6 XZ_2 + \beta_7 XZ_3 + \varepsilon_i \quad [12]$$

Estimador	Término independiente	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	Ordenada al origen para poda y raleo 1
$\hat{\beta}_1$	diámetro de rama	Pendiente del modelo para poda y raleo 1
$\hat{\beta}_2$	factor(trat) testigo	Cambio en la ordenada al origen de poda y raleo 1 respecto a testigo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) poda	Cambio en la ordenada al origen de poda y raleo 1 respecto a poda
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) poda y raleo 2	Cambio en la ordenada al origen de poda y raleo 1 respecto a poda y raleo 2
$\hat{\beta}_5$	diámetro de rama:factor(trat) testigo	Cambio en la pendiente de poda y raleo 1 respecto a testigo
$\hat{\beta}_6$	diámetro de rama:factor(trat) poda	Cambio en la pendiente poda y raleo 1 respecto a poda
$\hat{\beta}_7$	diámetro de rama: factor(trat) poda y raleo 2	Cambio en pendiente de poda y raleo 1 respecto a poda y raleo 2
X, Z_1, Z_2, Z_3	Matrices de diseño e incidencia de los respectivos parámetros	

Para analizar la proporcionalidad del modelo de conducto entre el tejido conductivo de hojas (objetivo 3) y de distintas fracciones del tejido conductivo leñoso se definieron cocientes que expresan la relación entre los distintos componentes de biomasa a nivel individual en árboles dominantes de los ensayos *E.corto* y *E.largo*. En el modelo 9 se

describe la proporcionalidad como el cociente entre la biomasa foliar y biomasa leñosa (ramas, fuste, y ramas + fuste) a nivel de árbol individual. Mientras que en el modelo 10 y 11 la proporcionalidad se expresó por el cociente entre la biomasa de hojas y el área de la sección transversal de ramas y del tronco a lo largo del fuste. En el caso del modelo 10 se analizó la variación del cociente a lo largo de la altura, mientras que en el modelo 11 se establece la relación entre la biomasa foliar y la sección transversal del fuste.

Modelo 9: Cociente total (biomasa hojas vs biomasa de ramas y/o fuste) ~ tratamientos

Se definió al cociente total rama ($CTrama$) de la siguiente manera

$$CTrama = \frac{\text{biomasa de hojas}}{\text{biomasa de ramas}}$$

Siendo calculado para cada árbol muestreado en los dos ensayos, como la biomasa foliar dividido la biomasa de ramas:

Se definió al cociente total fuste ($CTfuste$) de la siguiente manera:

$$CTfuste = \frac{\text{biomasa de hojas}}{\text{biomasa de fuste}}$$

Siendo calculado para cada árbol muestreado, como la biomasa foliar dividido la biomasa de fuste:

Se definió al cociente total rama y fuste ($CTryf$) de la siguiente manera:

$$CTryf = \frac{\text{biomasa de hojas}}{\text{biomasa de ramas} + \text{biomasa de fuste}}$$

Siendo calculado para cada árbol muestreado, como la sumatoria de la biomasa foliar dividido la sumatoria de la biomasa de ramas y la biomasa de fuste.

Para verificar la existencia de diferencias significativas entre los valores promedios del cociente total entre tratamientos se realizaron análisis de varianzas para cada ensayo (modelo 5, ecuación 6). Donde correspondió se realizó un Test de Tukey, para determinar diferencias entre tratamientos.

Modelo 10: Cociente de ramas ~ tratamientos y altura

El cociente de ramas es la razón entre la biomasa de hojas y la sección transversal de ramas. Siendo calculado en cada verticilo de cada árbol muestreado, como la sumatoria de la biomasa foliar y la correspondiente sección transversal de ramas sosteniendo esta biomasa. Para cumplimentar el tercer objetivo planteado y determinar la existencia de diferencias significativas entre el cociente de la biomasa foliar (grs) y la sección transversal de ramas (cm^2), entre tratamientos se realizaron modelos para cada tratamiento. En el caso del *E.largo*, debido a la distribución cuadrática de los datos, se empleó un polinomio de segundo grado según la ecuación [13]

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 X^2 + \beta_3 Z_1 + \beta_4 Z_2 + \beta_5 XZ_1 + \beta_6 XZ_2 + \varepsilon_i \quad [13]$$

Donde

Y es el vector de valores del cociente (en éste caso, en grs.cm^2).

Estimador	Término independiente	Descripción
$\hat{\beta}_0$	Intercept	Ordenada al origen para poda y raleo
$\hat{\beta}_1$	h	Pendiente lineal del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_2$	h ²	Pendiente cuadrática del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) testigo	Cambio en la ordenada al origen de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) raleo	Cambio en la ordenada al origen de raleo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_5$	h ² :factor(trat)testigo	Cambio en la pendiente de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_6$	h ² :factor(trat)raleo	Cambio en la pendiente de raleo respecto a poda y raleo
X, Z ₁ y Z ₂	Matrices de diseño e incidencia de los respectivos parámetros	

Para el caso del *E.corto*, cuya tendencia de los datos fue de tipo lineal se optó por un modelo similar al de la ecuación [10].

Modelo 11: Biomasa de hojas ~ sección transversal del fuste y tratamientos

Para completar el tercer objetivo planteado, se estudió la relación entre la biomasa de hojas y la sección transversal del fuste, con modelos lineales mixtos, siendo la pendiente de dicho modelo el cociente de ambas variables que es el motivo de este estudio. Se calculó en cada verticilo de cada árbol muestreado, como la sumatoria de la biomasa de hojas acumulada y la correspondiente sección transversal del fuste sosteniendo esta biomasa. Los valores de biomasa de hojas se acumularon a lo largo de la altura.

Para ambos ensayos se emplearon modelos lineales en función de la altura, tal como se definió en las ecuaciones [9] y [10].

Modelo 12: Conductividad hidráulica ~ tratamientos y área de la rodaja

Para determinar la existencia de diferencias significativas entre los valores promedios de la conductividad hidráulica entre tratamientos y área de la rodaja (objetivo 4) se realizaron análisis de varianzas para cada ensayo según el modelo de la ecuación [14]. Donde correspondió se realizó un Test de Tukey, para determinar diferencias entre tratamientos

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \beta_j + (\tau\beta)_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad [14]$$

dónde

- Y_{ij} valor de la conductividad hidráulica bajo el i-ésimo tratamiento en la j-ésima ubicación en la rodaja
- μ Es el promedio general si no se hubiese aplicado ningún tratamiento
- τ_i Es el efecto del tratamiento i
- β_j Es el efecto del j-ésima del factor ubicación en la rodaja
- $(\tau\beta)_{ij}$ Efecto de la interacción de los niveles i del factor tratamiento y j del factor ubicación en la rodaja

ε_{ij} : error aleatorio de la observación del i-esimo tratamiento en la j-esima ubicación en la rodaja. $\varepsilon_{ij} \sim N.IDD(0, \sigma^2)$

El análisis se realizó por separado para cada ensayo.

Modelo 13: Eficiencia de crecimiento ~ tratamientos

Para alcanzar el objetivo 5 se definió a la eficiencia de crecimiento de la siguiente manera:

$$EC = \frac{v_i - v_{(i-1)}}{\text{biomasa de hojas}}$$

Siendo calculado como el cociente entre el incremento del volumen de madera del fuste (cm^3) entre el ultimo (v_i) y anteúltimo año ($v_{(i-1)}$) de crecimiento y la biomasa de hojas (grs). Los árboles más eficientes serán aquellos con mayor producción de madera por biomasa de hojas. En este caso, se realizó un análisis de varianza (Modelo 5, Ecuación 6) y cuando correspondió se aplicó un test de Tukey.

3.- Resultados

3.1 Descripción de variables dasométricas

En el Cuadro 6 se observan las variables dasométricas medidas en ambos ensayos. Los árboles dominantes resultaron superiores en tamaño a los árboles promedio, tal la tendencia esperada. Para el caso del *E.corto poda*, en general no se observaron diferencias significativas entre tratamiento para las variables descriptas, excepto para el dbcv (diámetro en la base de la copa verde) y hdbcv (altura del diámetro de la copa verde), que lógicamente son distintos en el *E.corto testigo* por ausencia de poda.

En el *E.largo*, se observaron diferencias significativas entre tratamientos (modelo 1 ecuación 2), presentando el *E.largo raleo* y el *E.largo poda y raleo* un mayor diámetro que el *E.largo testigo*. La altura media fue mayor en el testigo y *E.largo raleo*, mientras que la altura dominante fue distinta en todos los tratamientos siendo el testigo el que más creció.

En cuanto al dbcv y hdbcv tal como ocurre en el *E.corto*, se visualiza el efecto de la poda. La menor hbcv se observó en el *E.largo raleo*, concordante con un mayor dbcv.

Cuadro 6. Descripción de variables dasométricas en ambos ensayos. Letras distintas indican diferencias significativas (p<0,05). La ausencia de letras indica valores similares para distintos tratamientos dentro de cada ensayo.

Variable	Ensayo <i>E. corto</i>				Ensayo <i>E. largo</i>		
	<i>E.corto</i> <i>testigo</i>	<i>E.corto</i> <i>poda</i>	<i>E.cortopoda</i> <i>y raleo 1</i>	<i>E.cortopoda</i> <i>y raleo 2</i>	<i>E.largo</i> <i>testigo</i>	<i>E.largo</i> <i>raleo</i>	<i>E.largo</i> <i>poda y raleo</i>
dap medio	13,91(±1,36)	12,17(±2,33)	13,51(±2,02)	14,55(±1,57)	18,85(±0,52)b	22,82(±0,72)a	21,41(±0,87)a
dap dominante	16,92(±1,32)	16,37(±1,70)	16,28(±2,26)	16,13(±1,24)	23,77(±1,03)b	26,56(±1,13)a	24,62(±0,95)ab
altura media	6,25(±0,43)	5,67(±0,85)	6,14(±0,62)	6,46(±0,45)	10,06(±0,14)a	10,1(±0,15)a	9,71(±0,17)b
altura dominante	7,08(±0,32)	6,95(±0,44)	6,92(±0,57)	6,90(±0,31)	11,31(±0,22)a	10,88(±0,21)b	10,32(±0,16)c
hdbcv media	0,67(±0,03)b	1,48(±0,16)a	1,56(±0,10)a	1,62(±0,07)a	1,21(±0,02)b	0,89(±0,02)c	4,99(±0,04)a
hdbcv dominante	0,73(±0,03)b	1,69(±0,06)a	1,68(±0,08)a	1,68(±0,04)a	1,34(±0,02)b	0,99(±0,03)c	5,11(±0,03)a
dbcv medio	17,02(±0,78)a	12,99(±1,96)ab	14,12(±1,70)ab	14,99(±1,32)b	20,4(±0,49)b	25,27(±0,54)a	11,15(±0,23)c
dbcv dominante	21,24(±1,11)a	16,52(±1,43)b	16,45(±1,90)b	16,32(±1,04)b	24,64(±0,75)b	28,03(±0,73)a	12,01(±0,18)c
Densidad	1014(±)	996(±95)	554(±74)	283(±49)	1162(±56)	546(±39)	542(±17)

La tendencia general de la variable densidad fue acorde con tratamientos establecidos. No se detectó mortalidad por competencia al momento de las mediciones realizadas.

3.2 Análisis de densidad de madera

- *E.largo*

De la aplicación del modelo 2 (ecuación 3), se observó que la densidad de la madera del tronco mostró una relación significativa con la altura en los árboles dominantes (Cuadro 7).

Cuadro 7. Análisis de varianza para la densidad de la madera

Fuente de variación	GL	Suma de cuadrados	CMR	F	P
Altura	1	0,00773	0,007730	5,626	0,0193 *
Trat	2	0,00290	0,001449	1,055	0,3516
Altura*trat	2	0,01237	0,006184	4,501	0,0131 *
Error	116	0,15939	0,001374		

No se encontraron diferencias significativas para la densidad entre los tratamientos del *E.largo*. Pese a ello, se optó por modelar el valor de la densidad en función de la altura, para cada tratamiento, debido a que la interacción fue significativa y ello implica que el comportamiento de la densidad varía con la altura en forma distinta para cada intervención (Cuadro 7). Por lo tanto, los modelos ajustados para el *E.largo* fueron los siguientes:

Tratamiento	modelo
<i>E.largo</i> <i>poda</i> y <i>raleo</i>	$\hat{y}_i = 0,54229 - 0,0267 x_i$

E.largo raleo $\hat{y}_i = 0,51529 - 0,02317 x_i$

E.largo testigo $\hat{y}_i = 0,4915 - 0,0181 x_i$

- *E.corto*

En el Cuadro 8, se aprecia el análisis de la varianza para densidad en función de los tratamientos para el *E.corto*, donde se encontraron diferencias entre tratamientos.

Cuadro 8. Análisis de varianza para el *E.corto*

Fuente de variación	GL	Suma de cuadrados	CMR	F	P
Altura	1	0.03584	0.03584	59,154	0.000 **
Trat	2	0.02123	0.01062	17,523	0.000 **
Altura*trat	2	0.00102	0.00051	0,838	0.434
Error	151	0.09149	0.00061		

Los modelos ajustados para el *E.corto* fueron los siguientes:

Tratamiento	modelo
<i>E.corto poda y raleo (1 y2)</i>	$\hat{y}_i = 0,496233 - 0,0306 x_i$
<i>E.corto poda</i>	$\hat{y}_i = 0,46539 - 0,03033 x_i$
<i>E.corto testigo</i>	$\hat{y}_i = 0,468491 - 0,0287 x_i$

3.3 Modelos de biomasa aérea de árboles por componente (hojas, ramas y fuste)

3.2.3. Estimación de la biomasa aérea total por árbol individual

El modelo empleado (ecuación 4) en la estimación de la biomasa aérea se presenta en Cuadro 9, donde el ajuste fue satisfactorio ($R^2=0,8485$). Aunque la muestra se encuentra sesgada por la mayor proporción de árboles dominantes y la aplicación de los modelos se encuentra supeditada a una validación, la tendencia general de los datos es consistente y no se encontró un efecto significativo de los tratamientos aplicados. La variable d^2h , que es una clara expresión de la acumulación de madera en el fuste –la componente de mayor importancia en la biomasa aérea- resultó significativa en el modelo ajustado, al igual que la edad.

Cuadro 9. Modelo de estimación de biomasa aérea en árboles de *Pinus radiata*

Componente	Fuente de variación	β	EE	p	R^2
biomasa aérea (g)	Ordenada al origen	55.867,50	7.749,86	0,0000 **	0.8485
	dap^2h	17.908,00	0,994	0,0000 **	
	edad	-3.893,194	880,00	0,0000 **	

3.3 Asignación de la biomasa aérea por ensayo en los tratamientos estudiados

E.corto

La acumulación de biomasa aérea presenta la tendencia esperada en los tratamientos bajo estudio (Figura 4), siendo mayor en el *E.corto testigo* (sin intervención). La poda tuvo un efecto significativo en la acumulación de biomasa a nivel de rodal, y los tratamientos combinados de poda y raleo también redujeron ostensiblemente la producción.

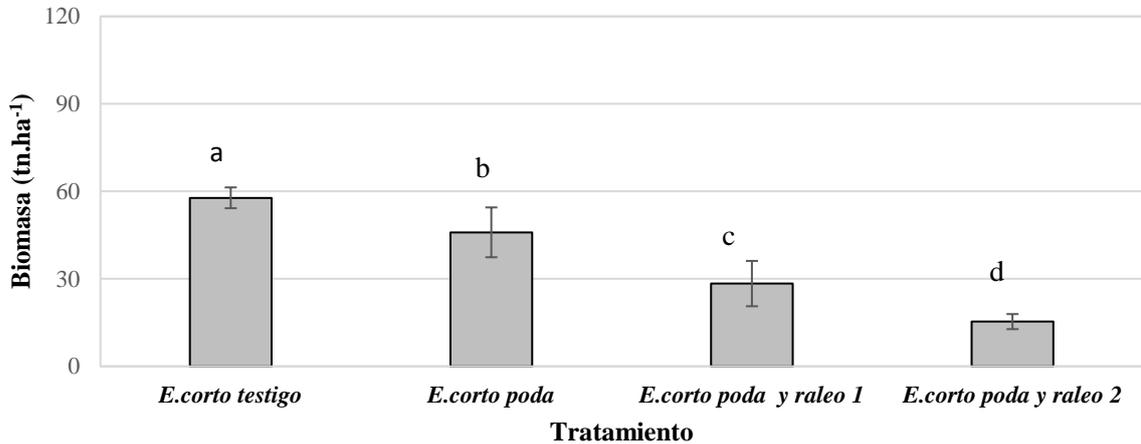


Figura 4. Biomasa aérea por tratamiento en *E. corto*. Las barras de error representan el desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas.

E.largo:

A nivel de rodal, las componentes de biomasa resultaron significativamente disminuidas por la aplicación del raleo (Figura 5). Para la misma intensidad de raleo en cambio, la poda no tuvo una incidencia significativa en la producción de biomasa a nivel de rodal.

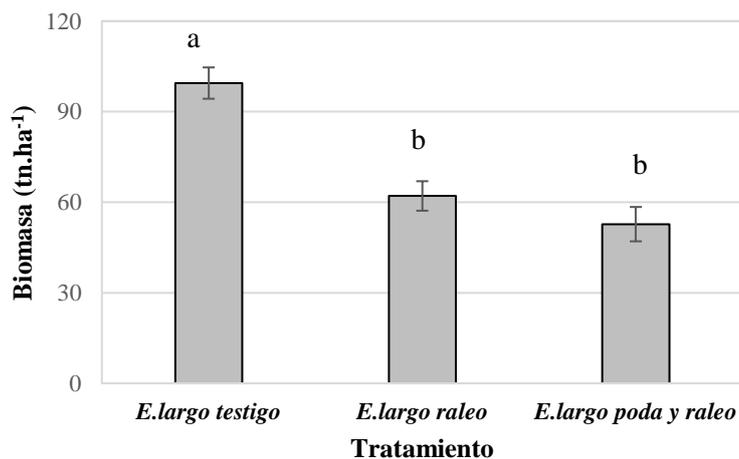


Figura 5. Biomasa aérea por tratamiento en *E.largo*. Las barras representan el desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas.

3.4 Distribución de la biomasa aérea de árboles dominantes por componente (hojas, ramas y fuste) y por ensayo en los tratamientos estudiados

3.4.1 Biomasa foliar

En el *E.corto*, las intervenciones combinadas de poda y raleo aumentaron la biomasa de hojas, aunque debido a la natural variabilidad de los valores de biomasa de hojas que determinaron una baja potencia de las pruebas estadísticas basadas en el **modelo 5**, **ecuación 6**, las diferencias no fueron significativas (Cuadro 10, Figura 4A).

Cuadro 10. Valores de F y de probabilidad de los test ANOVA realizados entre los diferentes tratamientos por compartimiento (hojas, ramas y fuste) y por ensayo

Ensayo <i>E.corto</i>			Ensayo <i>E.largo</i>		
Variable	F	Valor p	Variable	F	Valor p
Hojas	1,5441	0,2539 ns	Hojas	7,1953	0,013 *
Ramas	0,2338	0,8711 ns	Ramas	26,8307	0,000 **
Fuste	2,8255	0,0836 ns	Fuste	5,3078	0,030*

** Diferencia altamente * diferencia significativa; ns: diferencias no significativas

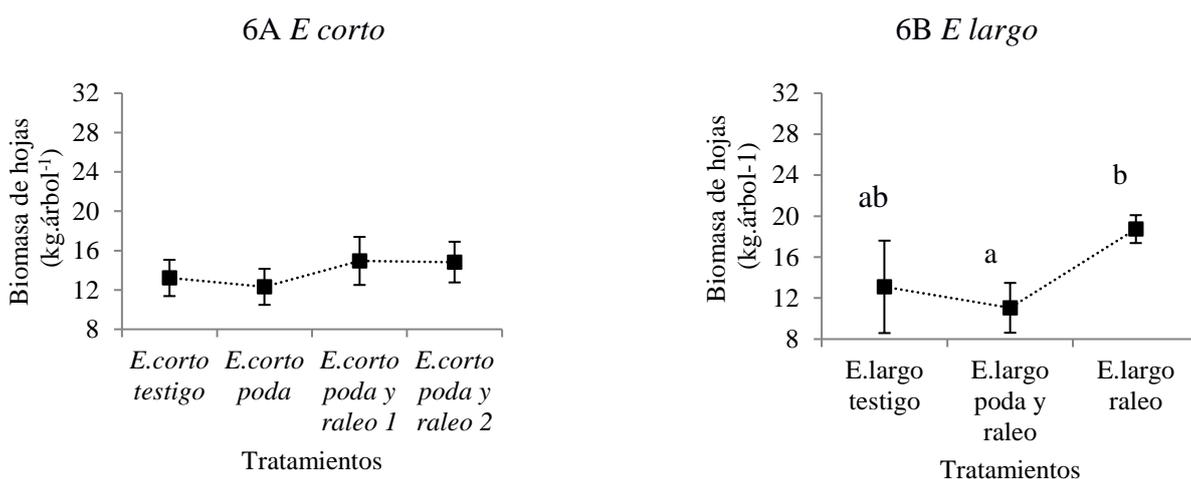


Figura 6. Valores promedio de biomasa de hojas por árbol en función del tratamiento en los ensayos estudiados: A) *E.corto*, B) *E.largo*. Las líneas verticales denotan el desvío estándar. Diferentes letras minúsculas muestran diferencias entre tratamientos dentro de cada ensayo. La ausencia de letras indica valores similares para distintos tratamientos dentro de cada ensayo.

Cuatro años después de aplicado el tratamiento de raleo, el *E.largo raleo* aumentó significativamente la fracción de biomasa de hojas en relación al *E.largo poda y raleo* (Figura 4B). Dicho aumento fue del 41%. No se encontraron diferencias significativas entre *E.largo raleo* y *E.largo testigo*. Tampoco se encontraron diferencias estadísticas entre el *E.largo testigo* y el *E.largo poda y raleo*, a pesar de la reducción del tamaño de la copa por los tratamientos de poda aplicados.

Las fracciones de biomasa foliar en los tratamientos testigo de ambos ensayos fueron similares en el momento de la evaluación.

3.4.2 Biomasa de ramas

La biomasa de ramas fue similar en todos los tratamientos aplicados en el *E.corto* (Cuadro 3). No se observaron diferencias significativas (Figura 7A) y la biomasa de ramas en *E.corto poda* fue 4 % menor que el tratamiento testigo, habiéndose aplicado un tratamiento de remoción de copa del 40% el año anterior. En el caso de los tratamientos combinados de poda y raleo - *E.corto poda y raleo 1 y 2* -, presentaron valores de biomasa similares al testigo (Figura 5).

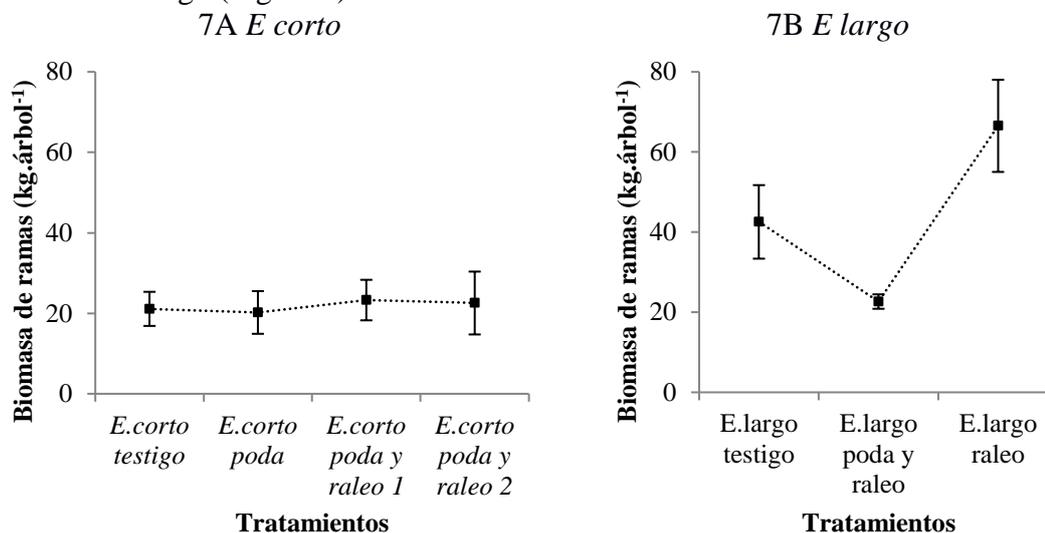


Figura 7. Valores promedio de biomasa de ramas por árbol en función del tratamiento en los ensayos estudiados: A) *E.corto*, B) *E.largo*. Las líneas verticales denotan el desvío estándar. Diferentes letras minúsculas muestran diferencias entre tratamientos dentro de cada ensayo. La ausencia de letras indica valores similares para distintos tratamientos dentro de cada ensayo.

Resulta notable la diferencia en la acumulación de biomasa de ramas de acuerdo a los tratamientos aplicados en el ensayo de largo plazo. La fracción ramas en el tratamiento de *E.largo raleo*, triplicó su cantidad en relación al *E.largo poda y raleo*, y resultó un 37% superior al testigo. Mientras que en la situación de *E.largo poda y raleo*, ésta fracción de biomasa resultó muy inferior al testigo, siendo un 46% menor (Figura 7B).

La biomasa de ramas en el *E.largo testigo* duplicó al *E.corto testigo*. Mientras que los tratamientos intervenidos con poda y raleo, *E.largo poda y raleo* y *E.corto poda y raleo 1 y 2*, resultaron con cantidades de biomasa de ramas muy similares. En el caso del *E.largo poda y raleo*, se produjo una manifiesta baja de la variabilidad encontrada.

3.4.3 Biomasa de fuste

En el ensayo *E.corto* los tratamientos intervenidos no mostraron diferencias significativas en relación al tratamiento testigo (Figura 8A, Cuadro 10).

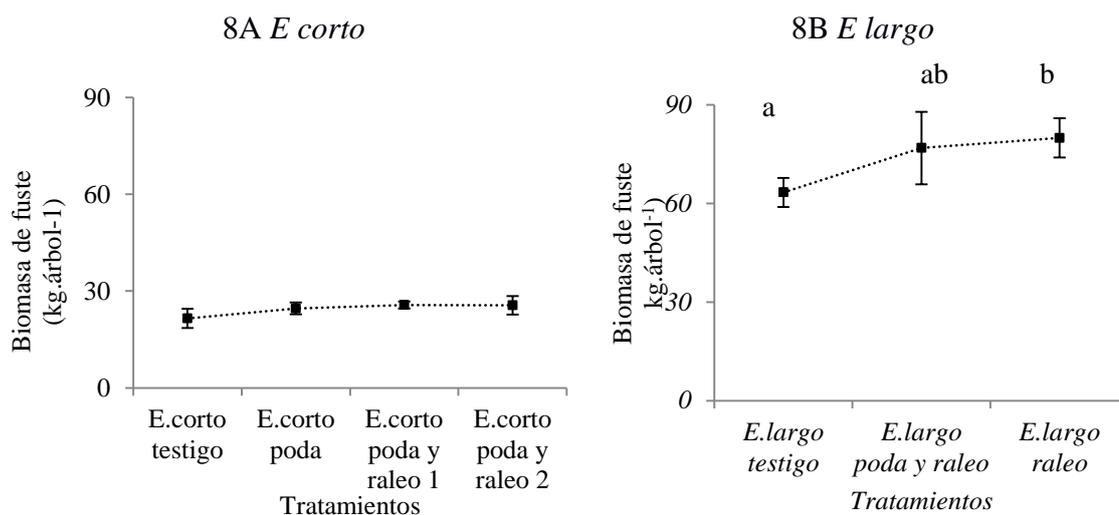


Figura 8. Valores promedio de biomasa de fuste por árbol en función del tratamiento en los ensayos estudiados: A) E.corto, B) E.largo. Las líneas verticales denotan el desvío estándar. Diferentes letras minúsculas muestran diferencias entre tratamientos dentro de cada ensayo. La ausencia de letras indica valores similares para distintos tratamientos dentro de cada ensayo.

En el *E.largo*, el raleo incrementó significativamente la cantidad de biomasa en el fuste en relación al testigo. El *E.largo poda y raleo* no mostró diferencias significativas con el testigo (Figura 8B, cuadro 10). Tampoco hubo diferencias entre *E.largo poda y raleo* con *E.largo raleo*.

Entre ensayos, el *E.largo* testigo triplicó la biomasa en el fuste en comparación con *E.corto* testigo. Idéntica tendencia se encontró entre *E.corto poda y raleo 1* y *E.largo poda y raleo*.

3.5 Análisis de las fracciones de biomasa en función de la altura, según tratamientos y ensayos

3.5.1 Distribución de biomasa de hojas en *E.corto*

Cuando se aplicó el **modelo 6 (ecuación 8)**, se observó una asociación significativa con la altura pero la aplicación de tratamientos silvícolas no afectó su distribución en forma significativa (Cuadro 11). Asimismo, se encontraron cambios significativos en la ordenada al origen, es decir se altera el patrón de acumulación de hojas en la base de la copa.

Cuadro 11. Modelos de estimación de la biomasa de hojas en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo E.corto.

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	-5,696370	0,0000**	Ordenada al origen para poda
$\hat{\beta}_1$	h	0,051999	0,0000**	Pendiente del modelo para poda
$\hat{\beta}_2$	h ²	-0,000037	0,0000**	Pendiente del término cuadrático del modelo para poda
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) testigo	2,360800	0,0008**	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a testigo

$\hat{\beta}_4$	factor(trat) poda y raleo 1	3,722166	0,0000**	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a poda y raleo 1
$\hat{\beta}_5$	factor(trat) poda y raleo 2	2,916888	0,0002**	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a poda y raleo 2
$\hat{\beta}_6$	h ² :factor(trat) testigo	-0,000003	0,6215NS	Cambio en la pendiente de poda respecto a testigo
$\hat{\beta}_7$	h ² :factor(trat) poda y raleo 1	0,0000	0,9546NS	Cambio en la pendiente de poda respecto a poda y raleo 1
$\hat{\beta}_8$	h ² :factor(trat) poda y raleo 2	-0,000001	0,8404NS	Cambio en la pendiente de poda respecto a poda y raleo 2

Los modelos resultantes para la estimación de la biomasa de hojas en función de la altura para los tratamientos aplicados son los siguientes:

Cuadro 12. Modelos de estimación de biomasa de hojas.

Tratamiento	Modelo
<i>E.corto testigo</i>	$\hat{y}_i = (-5.696370 + 2,360800) + (0.051999 * x_i) - (-0.000037 * x_i^2)$
<i>E.corto poda</i>	$\hat{y}_i = -5.696370 + 0.051999 * x_i - 0.000037 * x_i^2$
<i>E.corto poda y raleo 1</i>	$\hat{y}_i = (-5.696370 + 3,722166) + (0.051999 * x_i) - (-0.000037 * x_i^2)$
<i>E.corto poda y raleo 1</i>	$\hat{y}_i = (-5.696370 + 2,916888) + (0.051999 * x_i) - (-0.000037 * x_i^2)$

Donde \hat{y}_i es la biomasa de hojas y x_i la altura del árbol.

En los árboles del tratamiento *E.corto testigo*, sin poda, la distribución de las hojas se produce prácticamente desde la base del árbol. Mientras que en los demás tratamientos la distribución de las hojas comienza a partir del metro de altura del árbol (Figura 9).

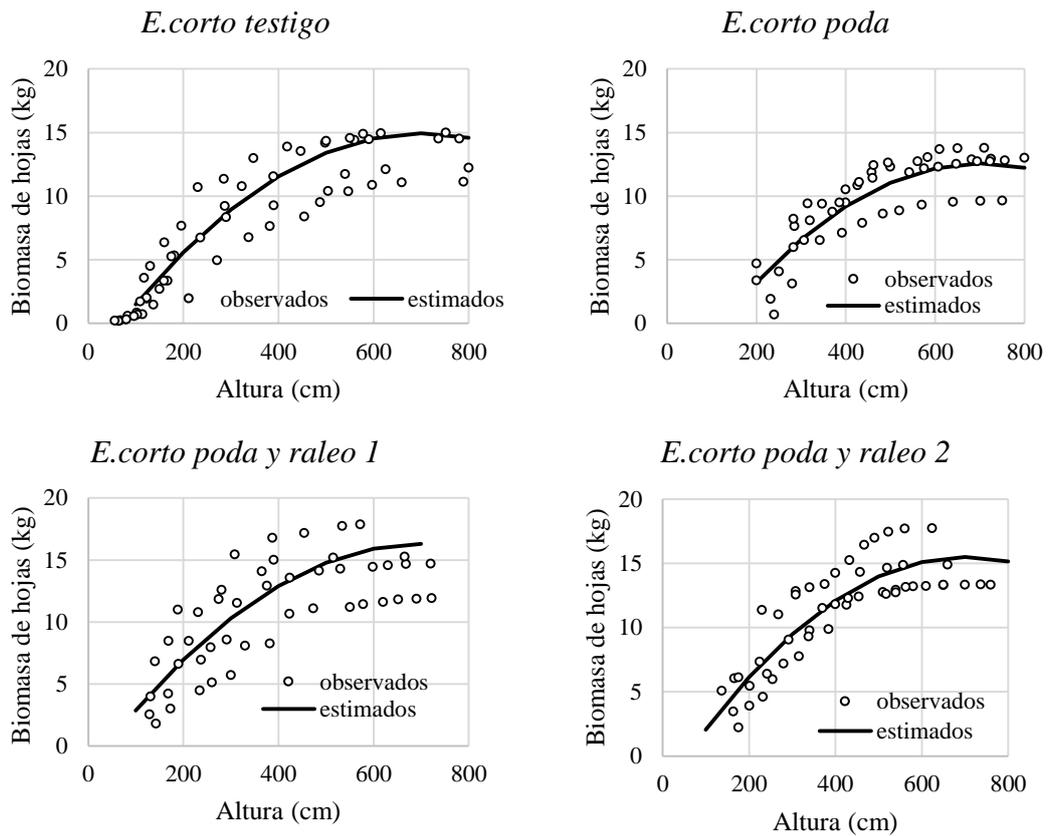


Figura 9. Datos observados y estimados de biomasa de hojas en árboles dominantes de *Pinus radiata* para los tratamientos del E.corto.

En el caso del tratamiento *E.corto testigo*, se observó una menor acumulación en las zonas basales de la copa, similar al *E.corto poda* (Figura 9). Mientras que en el caso del tratamiento *E.corto poda y raleo 1*, la cantidad de biomasa en la base de la copa triplicó la cantidad de biomasa en relación al *E.corto testigo*. Las mayores diferencias en cantidad de biomasa se observaron entre los tratamientos *E.corto poda* y *E.corto poda y raleo 1*, aunque la pendiente de la curva de acumulación no difirió en forma significativa (Cuadro 8).

3.5.2 Distribución de biomasa de hojas en el *E.largo*

La relación establecida entre la biomasa foliar y la altura para todos los tratamientos (modelo 6, ecuación 7), determinó que la tasa de acumulación en función de la altura no varió en los tratamientos aplicados, dado que $\hat{\beta}_5$ y $\hat{\beta}_6$, que estiman las diferencias entre la pendiente del (testigo vs el tratamiento de poda y raleo) y (raleo vs de poda y raleo) no fueron significativamente distintos de 0 (Cuadro 13, Figura 10).

Cuadro 13. Modelos y parámetros de estimación de la biomasa de hojas en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo *E.largo*.

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	-10,8709	0,0000 **	Ordenada al origen para poda y raleo
$\hat{\beta}_1$	h	0,034296	0,0000**	Pendiente del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_2$	h ²	-0,000012	0,0007**	Pendiente del término cuadrático para poda y raleo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) testigo	4,303131	0,0015*	Cambio en la ordenada al origen de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) raleo	7,445206	0,0000**	Cambio en la ordenada al origen de raleo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_5$	h ² :factor(trat)testigo	-0,000003	0,3369NS	Cambio en la pendiente de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_6$	h ² :factor(trat)raleo	0,000000	0,9953NS	Cambio en la pendiente de raleo respecto a poda y raleo

Un hecho para destacar es el cambio significativo que se produce en la ordenada al origen, que en este caso, es la cantidad de hojas cuando la altura es cero, es decir en la base del árbol y que resulta mayor tanto en el tratamiento de *raleo* como en el *testigo* en relación al *E.largo poda y raleo*. Es evidente que la biomasa no puede tomar valores negativos, pero el modelo debe ser considerado entre los rangos de altura para los que han sido ajustados y la altura en la base del árbol siempre adquiere valores positivos distintos de cero. También debe aclararse en este punto que la altura de la base de la copa es decir, la altura donde comienza la biomasa de hojas, fue de 4,53 m ($\pm 0,91$) para el tratamiento *E.largo poda y raleo* y fue estadísticamente distinta ($p < 0,01$) del *E.largo testigo* ($1,98 \pm 1,05$) y del *E.largo raleo* ($1,67 \pm 0,61$). Estos dos últimos tratamientos no mostraron diferencias entre sí.

Los modelos para la estimación de la biomasa de hojas en función de la altura se aprecian en el Cuadro 14.

Cuadro 14. Modelos para la estimación de la biomasa de hojas en el ensayo *E.largo*.

Tratamiento	Modelo
<i>E.largo poda y raleo</i>	$y_i = -10,870939 + 0,034296 * x_i - 0,000012 * x_i^2$
<i>E.largo testigo</i>	$y_i = (-10,870939 + 4,303131) + 0,034296 * x_i - 0,000012 * x_i^2$
<i>E.largo raleo</i>	$y_i = (-10,870939 + 7,445206) + 0,034296 * x_i - 0,000012 * x_i^2$

Donde y_i es la biomasa de hojas en i-esima altura y x_i la altura i.

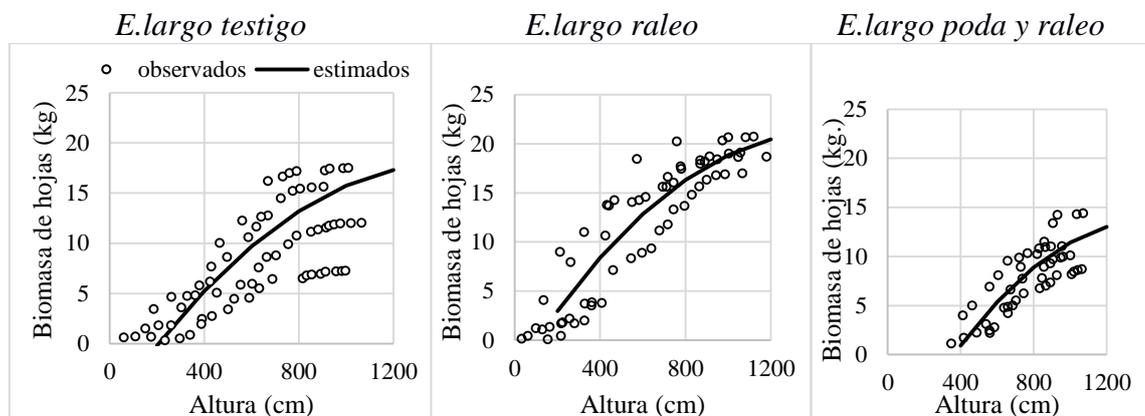


Figura 10. Datos observados y estimados de biomasa de hojas en árboles dominantes de *Pinus radiata*.

3.5.3 Distribución de biomasa de ramas en *E.corto*

La asignación de la biomasa de ramas a través de la altura, en árboles dominantes de *Pinus radiata*, no fue afectada en forma significativa por tratamientos de poda y raleo, cuando se aplicó el **modelo 6 (ecuación 8)**. Sólo se observaron diferencias en la ordenada al origen entre los tratamientos *E.corto poda* y *E.corto poda y raleo 1* (Cuadro 15), siendo en éste último mucho menor la cantidad de hojas en la base de la copa, lo cual es un comportamiento esperable debido a la tendencia de los datos observada en el figura 11A.

Cuadro 15. Modelos y parámetros de estimación de la biomasa de ramas en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo *E.corto*

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	-6,683951	0,0001**	Ordenada al origen para poda
$\hat{\beta}_1$	h	0,080501	0,0000**	Pendiente del modelo para poda
$\hat{\beta}_2$	h2	-0,000059	0,0000**	Pendiente del término cuadrático para poda
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) testigo	1,758260	0,1418NS	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a testigo
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) poda y raleo 1	3,273511	0,0129*	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a poda y raleo 1
$\hat{\beta}_5$	factor(trat) poda y raleo 2	1,583849	0,1902 NS	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a poda y raleo 2
$\hat{\beta}_6$	h2:factor(trat) testigo	-0,000003	0,8389NS	Cambio en la pendiente de poda respecto a testigo
$\hat{\beta}_7$	h2:factor(trat) poda y raleo 1	0,000003	0,8497NS	Cambio en la pendiente de poda respecto a poda y raleo 1
$\hat{\beta}_8$	h2:factor(trat) poda y raleo 2	0,000007	0,6339NS	Cambio en la pendiente de poda respecto a poda y raleo 2

Los modelos resultantes para la estimación de la biomasa de ramas en función de la altura para los tratamientos aplicados se muestran en el Cuadro 13.

Cuadro 16. Modelos lineales para la estimación de biomasa de ramas en el *E.corto*.

Tratamiento	Modelo
<i>E.corto testigo</i> <i>E.corto poda</i> <i>E.corto poda y raleo 2</i>	$\hat{y}_i = -6,683951 + 0.080501 x_i - 0.000059 x_i^2$
<i>E.corto poda y raleo 1</i>	$\hat{y}_i = (-6,683951 + 3.273511) + 0.080501 x_i - 0.000059 x_i^2$

Donde \hat{y}_i es la biomasa estimada de ramas (kg) y x_i la altura del árbol (cm).

La aplicación de una *poda*, si bien disminuyó la biomasa total de ramas, no se diferenció del testigo (Figura 18), observándose una alta variabilidad en los datos. Cuando se aplicaron tratamientos de *poda* y *raleo*, la asignación de biomasa de ramas en *E.corto poda* y *raleo 1* y *2* fue similar. Considerando el escaso tiempo transcurrido desde la intervención (un año), el tratamiento combinado de poda y raleo (*E.corto poda y raleo 1*) aumentó significativamente la cantidad de biomasa de ramas en relación a *E.corto poda*, pero no afectó su distribución a lo largo del fuste.

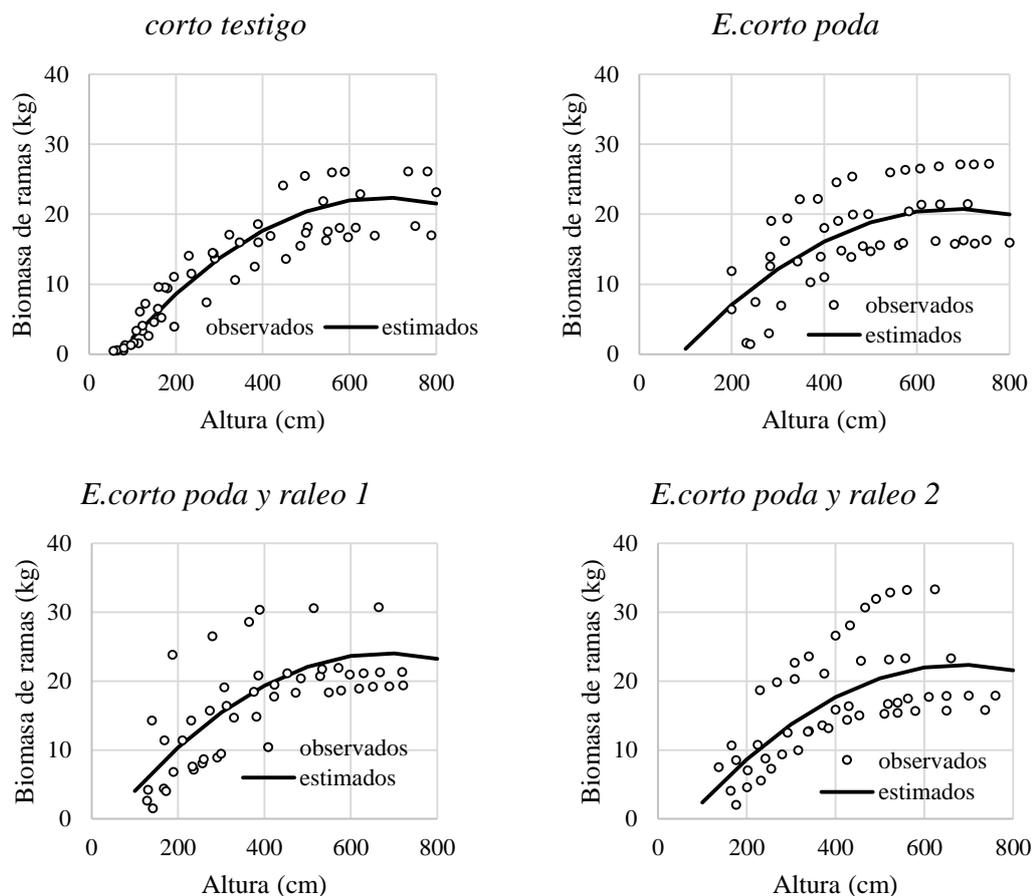


Figura 11. Biomasa de ramas estimada (línea) y observada (círculos) para árboles dominantes en relación a la altura total.

3.5.4 Distribución de biomasa de ramas en el *E.largo*

La aplicación del modelo 6, ecuación 7, arrojó una relación significativa entre la biomasa de ramas y la altura, para el tratamiento de *poda y raleo*, que no mostró diferencia respecto a los tratamientos *E.largo testigo* y *E.largo raleo*, dado que los valores de $\hat{\beta}_5$ y $\hat{\beta}_6$ - respectivamente- no fueron significativamente distintos de cero, (Cuadro 17).

Cuadro 17. Modelos y parámetros de estimación de la biomasa de ramas en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo *E.largo*

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	-43,3875	0,0000**	Ordenada al origen para poda y raleo
$\hat{\beta}_1$	h	0,10370	0,0000**	Pendiente del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_2$	h ²	-0,00007	0,0000**	Pendiente del término cuadrático del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) testigo	23,3669	0,0001**	Cambio en la ordenada al origen de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) raleo	35,9476	0,0000**	Cambio en la ordenada al origen de raleo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_5$	h ² :factor(trat)testigo	0,00001	0,3655NS	Cambio en la pendiente de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_6$	h:factor(trat)raleo	-0.00001	0,5541NS	Cambio en la pendiente de raleo respecto a poda y raleo

Se verifica un cambio en la ordenada al origen de la biomasa de ramas de los tratamientos *raleo* y *testigo*, que aumentó en forma significativa la cantidad de biomasa en la base de la copa de los árboles en relación al *poda y raleo*. Nuevamente debe tomarse la precaución al observar los datos del Cuadro 17, que el inicio de la copa en el tratamiento tomado de referencia (*poda y raleo*) ocurre a los 4,53 m ($\pm 0,90$ m).

Los modelos en los ensayos largos para la estimación de la biomasa de ramas en función de la altura para los tratamientos aplicados se detallan en el cuadro 18.

Cuadro 18. Modelos cuadráticos para la estimación de biomasa acumulada de ramas en función de la altura para tratamientos del ensayo *E.largo*.

Tratamiento	Modelo
<i>E.largo poda y raleo</i>	$\hat{y}_i = -43,38753 + (0,13699 * x_i) - 0,00007 * x_i^2$
<i>E.largo testigo</i>	$\hat{y}_i = (-43,38753 + 23,3669) + (0,13699 * x_i^2) - 0,00007 * x_i^2$
<i>E.largo raleo</i>	$\hat{y}_i = -(43,38753 + 35,9476) + (0,13699 * x_i) - 0,00007 * x_i^2$

Donde \hat{y}_i es la biomasa acumulada estimada de ramas (kg) y x_i la altura del árbol (cm).

En la Figura 12 se observó la gran dispersión de datos en los tratamientos *E.largo testigo* y *E.largo raleo* en relación al *E.largo poda y raleo*.

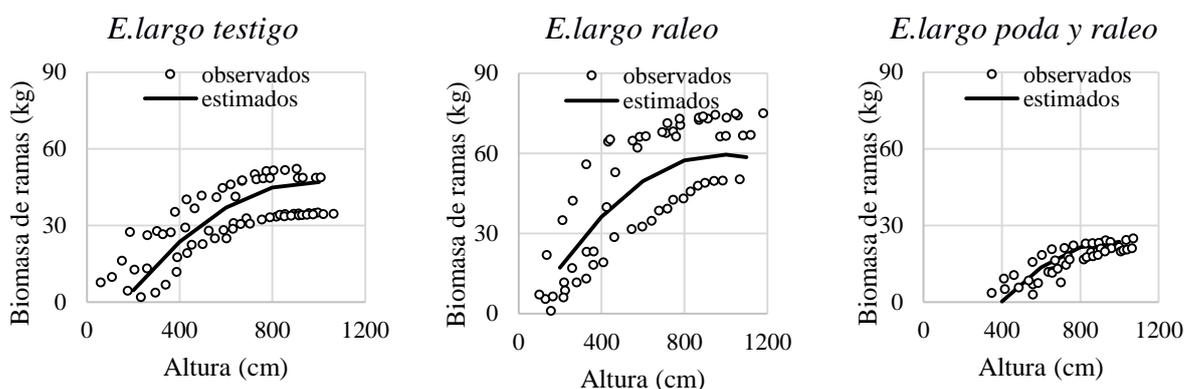


Figura 12. Biomasa de ramas observada y estimada en árboles dominantes de *Pinus radiata*

3.5.5 Distribución de la biomasa de fuste en el *E.corto*

La asignación de biomasa en el fuste tuvo un efecto significativo en relación a la altura (modelo 6, ecuación 8). Cuando se estimó la acumulación de madera en la parte basal del fuste, el *E.corto poda* se diferenció estadísticamente de los demás tratamientos (Cuadro 19, Figura 13). No se encontraron evidencias estadísticamente significativas de la acumulación de madera a lo largo de la altura entre los tratamientos antes mencionados.

Cuadro 19. Modelos y parámetros de estimación de la biomasa de fuste en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo *E.corto*

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	5,308503	0,0000**	Ordenada al origen para poda
$\hat{\beta}_1$	h	0,060888	0,0000**	Pendiente del término lineal para poda
$\hat{\beta}_2$	h ²	-0,000047	0,0000**	Pendiente del término cuadrático para poda
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) testigo	-2,847950	0,0000**	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a testigo
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) poda y raleo 1	1,811131	0,0002**	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a poda y raleo 1
$\hat{\beta}_5$	factor(trat) poda y raleo 2	1,542270	0,0010**	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a poda y raleo 2
$\hat{\beta}_6$	h ² :factor(trat) testigo	-0,000001	0,8778NS	Cambio en la pendiente de poda respecto a testigo
$\hat{\beta}_7$	h ² :factor(trat) poda y raleo 1	-0,000003	0,5364NS	Cambio en la pendiente de poda respecto a poda y raleo 1
$\hat{\beta}_8$	h ² :factor(trat) poda y raleo 2	0,000000	0,9773NS	Cambio en la pendiente de poda respecto a poda y raleo 2

El modelo resultante para la estimación de la biomasa de fuste en función de la altura para los tratamientos aplicados se aprecia en el cuadro 20.

Cuadro 20. Modelos lineales para la estimación de biomasa de fuste en el *E.corto*.

Tratamiento	Modelo
-------------	--------

<i>E.corto poda</i>	$\hat{y}_i=(5,308503)+(0,060888*x^2)-0,000047*x_i^2$
<i>E.corto poda y raleo 1</i>	$\hat{y}_i=(5,308503+1,811131)+(0,060888*x^2)-0,000047*x_i^2$
<i>E.corto poda y raleo 2</i>	$\hat{y}_i=(5,308503+1,542270)+(0,060888*x^2)-0,000047*x_i^2$
<i>E.corto testigo</i>	$\hat{y}_i=(5,308503-2,847950)+(0,060888*x^2)-0,000047*x_i^2$

Donde \hat{y}_i es la biomasa estimada de fuste y x_i la altura del árbol.

Cuando los parámetros son estadísticamente distintos de cero se suman. Por ejemplo en el caso del tratamiento testigo, el parámetro correspondiente al termino independiente resulta significativo ($p<0,01$), y de signo positivo, entonces se suma al modelo inicial tomado de referencia.

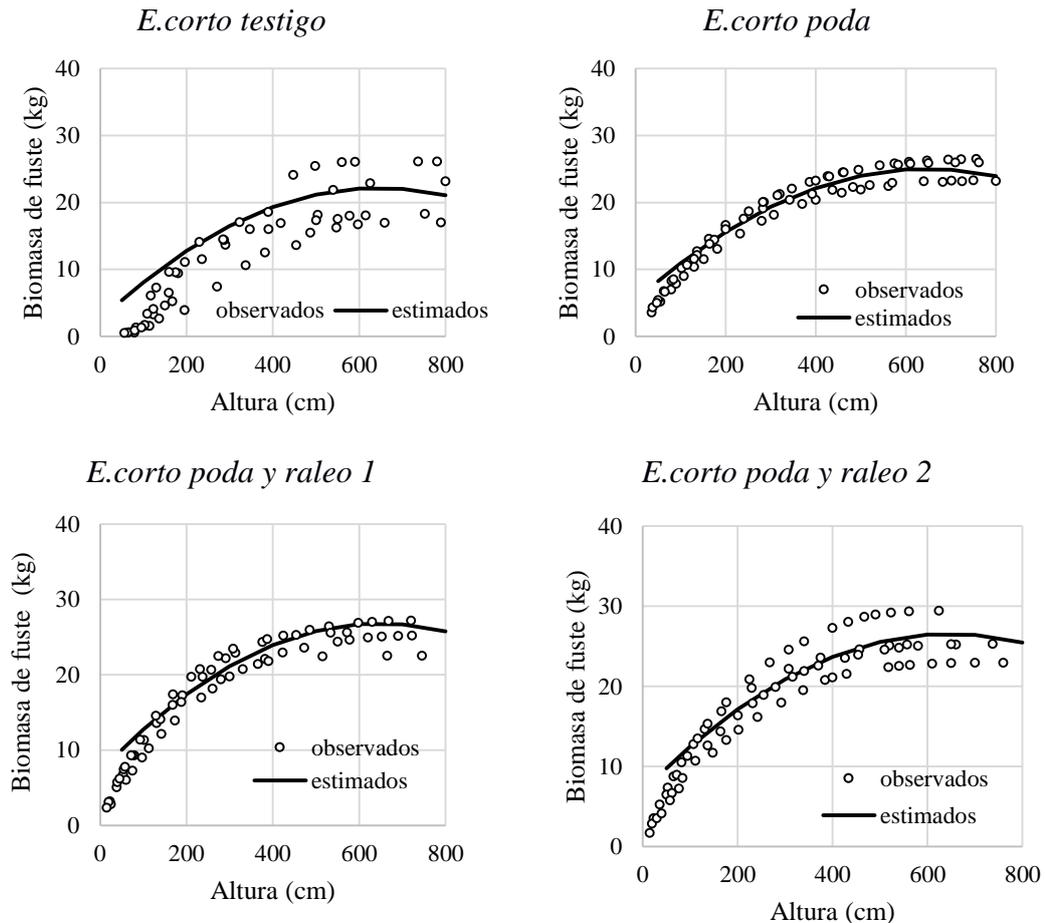


Figura 13. Biomasa de ramas estimada (línea) y observada (círculos) para árboles dominantes en relación a la altura total.

3.5.6 Distribución de la biomasa de fuste en el *E.largo*

La relación entre la biomasa de fuste y la altura fue significativa (modelo 6, ecuación 7), siendo la tasa de crecimiento de 0,13 23 kg, para el tratamiento de poda y raleo. Se encontraron diferencias significativas en el término independiente entre el *E.largo poda* y *raleo* y *E.largo testigo* dado que $\hat{\beta}_4$ fue significativamente distinto de cero (Cuadro 21, Figura 14). Al ser de distinto signo se restan y significa que la madera en la base del fuste de *E.largo testigo* resultó significativamente menor que en el tratamiento *E.largo poda* y

raleo. Mientras que el *E.largo raleo* resultó significativamente mayor que el *E.largo poda y raleo* (**P=0.03**).

Cuadro 21. Modelos y parámetros de estimación de la biomasa de fuste en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo *E.largo*.

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	14,439773	0,0000**	Ordenada al origen para poda y raleo
$\hat{\beta}_1$	h	0,132356	0,0000**	Pendiente del término lineal para poda y raleo
$\hat{\beta}_2$	h ²	-0,000070	0,0000**	Pendiente del término cuadrático para poda y raleo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) testigo	-5,222277	0,0368*	Cambio en la ordenada al origen de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) raleo	2,584238	0,0010**	Cambio en la ordenada al origen de raleo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_5$	h ² :factor(trat)testigo	0,000001	0,9045NS	Cambio en la pendiente de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_6$	h ² :factor(trat)raleo	-0,000009	0,2476NS	Cambio en la pendiente de raleo respecto a poda y raleo

A la inversa de lo ocurrido en las fracciones hojas y ramas, en el caso de la acumulación de madera en el fuste, la ordenada al origen resultó significativamente mayor en el *E.largo poda y raleo* en relación al *E.largo testigo* y *E.largo poda*, mostrando una mayor concentración de biomasa en la parte basal del tronco del primer tratamiento mencionado.

Los modelos para la estimación de la biomasa de fuste en función de la altura para los tratamientos aplicados se detallan en el Cuadro 22. Cabe aclarar que el modelo inicial en este caso corresponde al tratamiento *E.largo poda y raleo* 1. Los modelos restantes se testean contra ese tratamiento y si los parámetros son estadísticamente distintos de cero, se suman. Si no existen diferencias significativas entre los parámetros del modelo, entonces resulta idéntico al tomado de referencia.

Cuadro 22. Modelos cuadráticos para la estimación de biomasa de fuste.

Tratamiento	Modelo
<i>E.largo poda y raleo</i>	$\hat{y}_i = 14,439773 + (0,132356 * x_i) - 0,00007 x_i^2$
<i>E.largo testigo</i>	$\hat{y}_i = (14,439773 - 5,222277) + (0,132356 * x_i) - 0,00007 x_i^2$
<i>E.largo raleo</i>	$\hat{y}_i = (14,439773 + 2,584238) + (0,132356 * x_i) - 0,00007 * x_i^2$

Donde y_i es la biomasa de fuste y x_i la altura del árbol.

E.largo testigo

E.largo poda y raleo

E.largo raleo

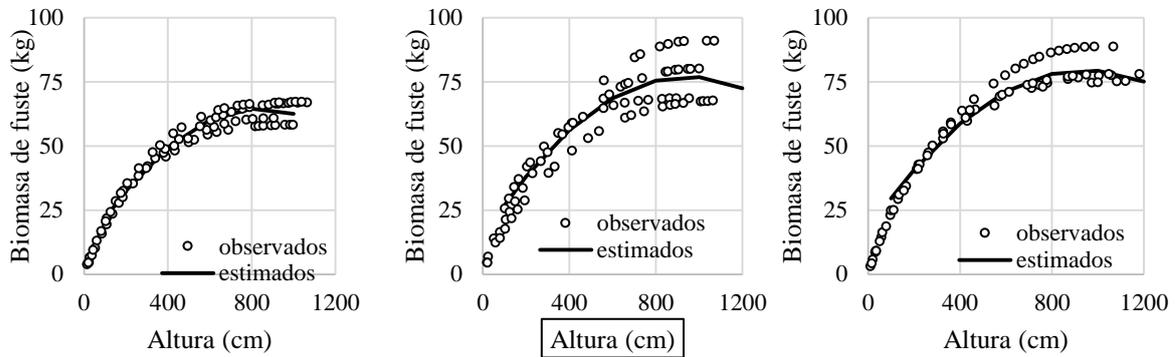


Figura 14. Datos observados y estimados de biomasa de fuste en árboles dominantes de *Pinus radiata*.

3.6 Análisis de la disponibilidad lumínica y su efecto sobre la asignación de biomasa.

Los perfiles de luz en el momento del muestreo denotan una tendencia acorde con la intensidad lumínica desde el ápice hacia la base de la copa (Figura 15A), al año posterior de intervenido el rodal. Los tratamientos *E.corto testigo* y *E.corto poda* presentaron las menores intensidades lumínicas en la base de la copa determinados por la ausencia de raleo, mientras que *E. corto poda y raleo 1* y *2*, presentaron respectivamente valores 67 y 63% más altos que el testigo en la base de la copa.

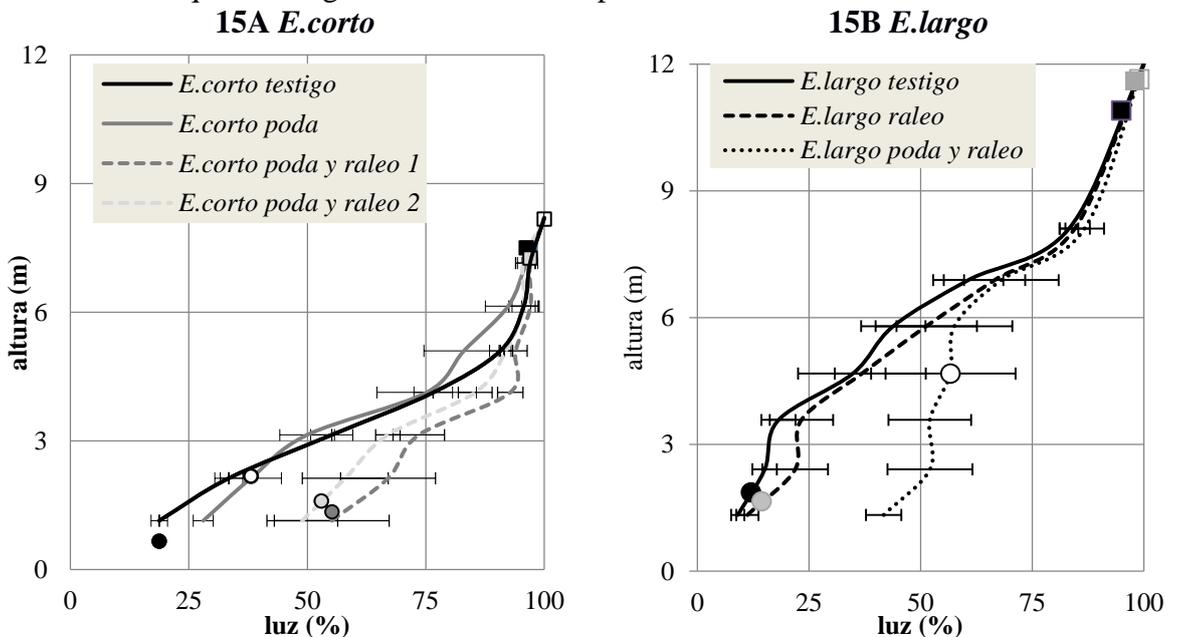


Figura 15. Disponibilidad lumínica en los distintos tratamientos estudiados en A) *E.corto*, B) *E.largo*. Los círculos representan el inicio de la copa verde en cada

tratamiento y los cuadrados, la altura total. Las barras horizontales representan los desvíos estándar.

Luego de 4 años de instalado el ensayo, los perfiles de luz en el momento del muestreo, presentan una tendencia similar a la observada en el ensayo de corto plazo. El tratamiento *E.largo testigo* presentó las menores intensidades lumínicas en la base de la copa (Figura 15B). Similar perfil lumínico fue encontrado en *E.largo raleo*, mientras que *E.largo poda* y *raleo* se evidenció un aumento de la disponibilidad lumínica de la base de la copa, siendo del 56%, prácticamente triplicando la luz que llega a la base de la copa de los demás tratamientos. Si bien se observan similitudes entre los tratamientos testigo y solo raleo, inmediatamente después del raleo seguramente las diferencias fueron mayores, habiéndose reducido hacia el momento en el que se realizó la medición. La mayor radiación incentivó un fuerte desarrollo de biomasa foliar en el *E.largo raleo*, la que a su vez redujo los niveles de radiación en los pisos inferiores del dosel.

Con el crecimiento en altura, debido al tiempo transcurrido entre los dos ensayos, disminuye el porcentaje de luz incidente a lo largo de toda la copa, incluso de aquel intervenido con 3 podas.

3.6.1 Efecto de la biomasa foliar acumulada sobre la disponibilidad lumínica.

En la Figura 16 se graficó la relación la biomasa de hojas acumulada (de arriba hacia abajo del árbol) y la disponibilidad lumínica (en su transformación logarítmica) transmitida en cada estrato de los árboles en relación a la que llega a cielo abierto, para los tratamientos del *E.largo*. Este relación representa cómo la luz es modificada por la biomasa foliar y claramente se evidencia que la similitud de los tratamientos *E.largo testigo* y *E.largo raleo*, en la mencionada relación. Ambos tratamientos poseen importantes fracciones de la copa con niveles de disponibilidad lumínica por debajo del 36,7 % (que es el equivalente al $\ln(-1)$), Mientras que en el *E.largo poda y raleo* toda la biomasa foliar se concentró en niveles de radiación superiores a éste.

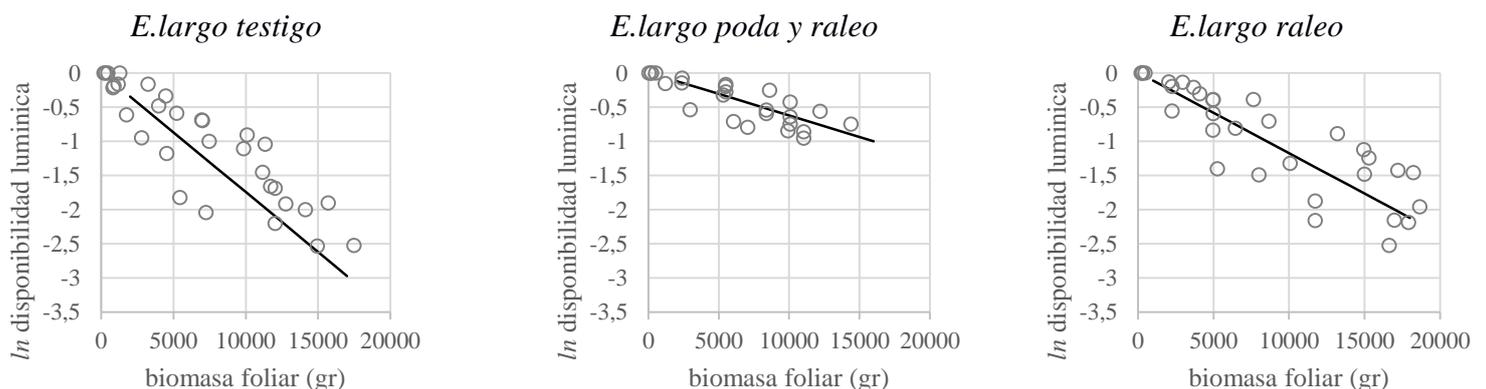


Figura 16. Relación entre la biomasa foliar (acumulada desde el ápice hasta la base de la copa) y la disponibilidad lumínica en los tratamientos del *E.largo*.

En el cuadro 23, se aprecia la relación significativa entre la biomasa foliar acumulada y la disponibilidad lumínica. Si bien no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos, ($F=1,83$; $p=0,21$), la interacción biomasa acumulada*tratamiento ($F= 3,85$;

$p < 0,05$) fue significativa, lo que implica que cambia la distribución de la biomasa con el tratamiento aplicado. Las diferencias fueron significativas entre las pendientes del tratamiento *E.largo poda* y *raleo* vs *E.largo testigo*.

Cuadro 23. Modelos de estimación de la *disponibilidad lumínica* en relación a la biomasa foliar acumulada para los tratamientos aplicados en el ensayo *E.largo*.

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	0.005288	0.5438NS	Ordenada al origen para poda y raleo
$\hat{\beta}_1$	biomasa foliar acumulada	-0.000062	0.0333*	Pendiente del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_2$	factor(trat) testigo	0.038370	0.0874NS	Cambio en la ordenada al origen de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) raleo	0.025898	0.1999NS	Cambio en la ordenada al origen de raleo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_4$	(biomasa foliar acumulada):factor(trat)testigo	-0.00011	0.0071**	Cambio en la pendiente de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_5$	(biomasa foliar acumulada):factor(trat)raleo	-0.00005	0.1742NS	Cambio en la pendiente de raleo respecto a poda y raleo

En el *E.corto*, se evidencia una tendencia similar pero incipiente al *E.largo*, donde los tratamientos *E.corto testigo* y *E.corto poda* mostraron que la biomasa foliar se encuentra distribuida en menores niveles de disponibilidad lumínica en comparación a *E.corto poda* y *raleo 1* y 2 (Figura 17).

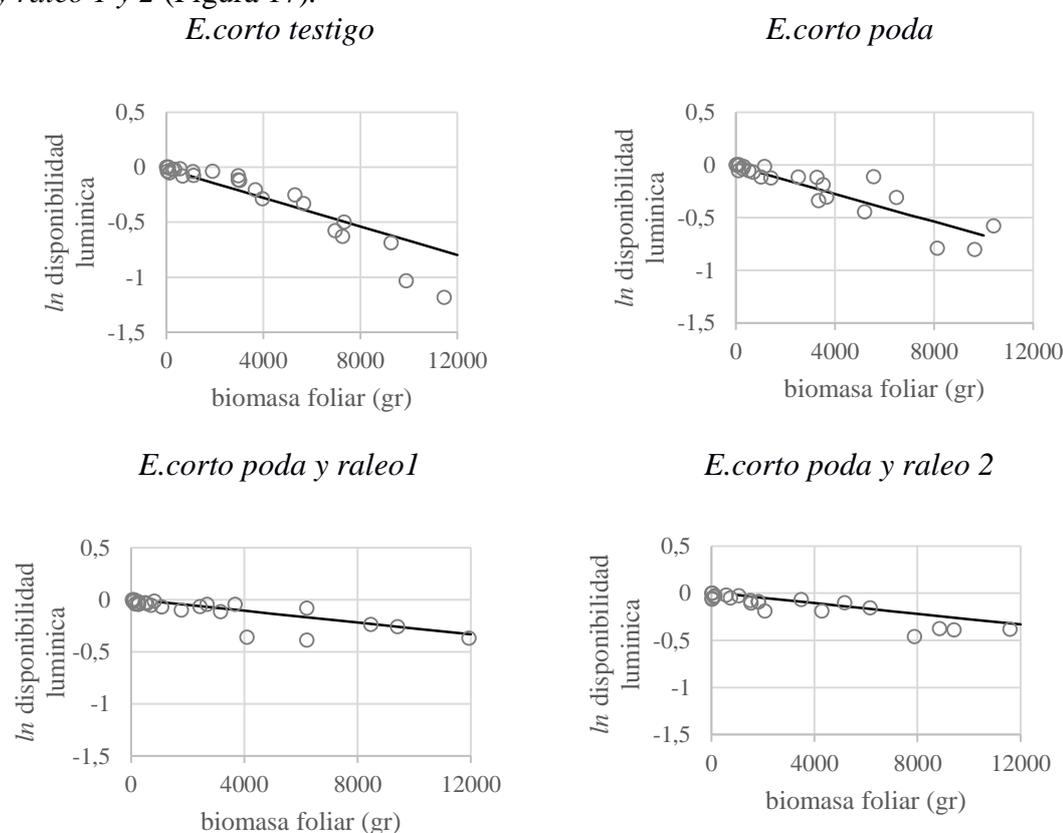


Figura 17. Relación entre la biomasa foliar (acumulada desde el ápice hasta la base de la copa) y la disponibilidad lumínica para los tratamientos del *E.corto*

Cuando se realizó el análisis estadístico (Cuadro 24), se confirma la tendencia antes mencionada, donde las diferencias fueron significativas en la interacción biomasa foliar acumulada*tratamiento (F= 19,80; p<0,01), específicamente entre las pendientes del tratamiento *E.corto poda y raleo 1* vs *E.corto testigo* y *E.corto poda*. No se observaron diferencias significativas entre ambos tratamientos de poda y raleo (*E.corto poda y raleo 1* y 2).

Cuadro 24. Modelos de estimación de la *disponibilidad lumínica* en relación a la biomasa foliar acumulada para los tratamientos aplicados en el ensayo *E.corto*

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	-0.00802	0.3795NS	Ordenada al origen para poda y raleo 1
$\hat{\beta}_1$	Biomasa foliar acumulada	-0.00002	0.0002**	Pendiente del modelo para poda y raleo 1
$\hat{\beta}_2$	factor(trat) testigo	0.00811	0.4436NS	Cambio en la ordenada al origen de poda y raleo 1 respecto a testigo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) poda	0.00614	0.5810NS	Cambio en la ordenada al origen de poda y raleo 1 respecto a poda
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) poda y raleo 2	-0.00911	0.4299NS	Cambio en la ordenada al origen de poda y raleo 1 respecto a poda y raleo 2
$\hat{\beta}_5$	Biomasa foliar acumulada :factor(trat) testigo	-0.00006	0.0000**	Cambio en la pendiente de poda y raleo 1 respecto a testigo
$\hat{\beta}_6$	Biomasa foliar acumulada :factor(trat) poda	-0.00004	0.0003*	Cambio en la pendiente de poda y raleo 1 respecto a poda
$\hat{\beta}_7$	Biomasa foliar acumulada :factor(trat) poda y raleo 2	-0.000009	0.3892NS	Cambio en la pendiente de poda y raleo 1 respecto a poda y raleo 2

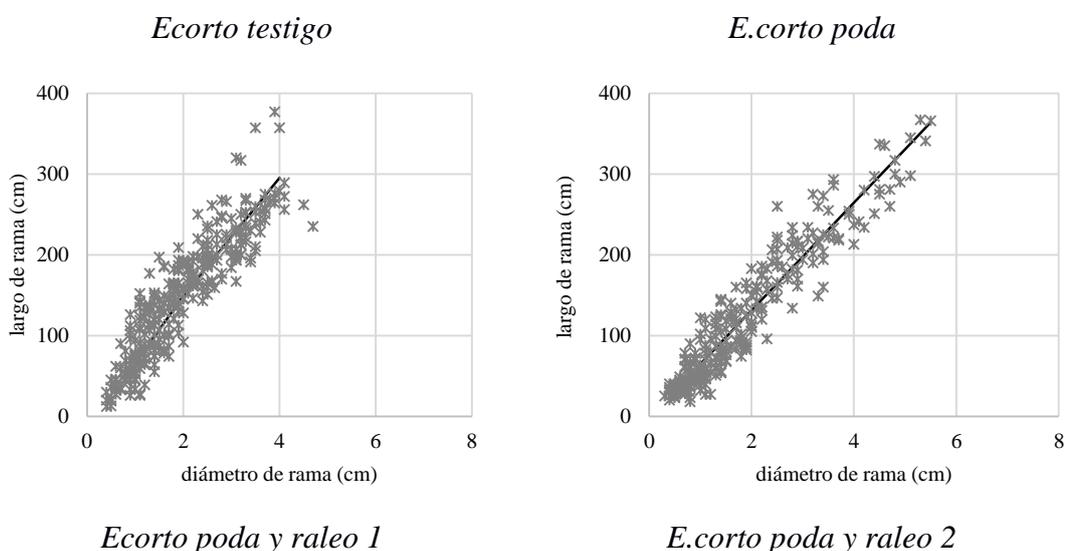
3.6.2 Efecto de los tratamientos sobre la relación largo y diámetro de ramas

En el *E.corto* hubo un efecto significativo de los tratamientos aplicados (F=5,31, p<0,05) sobre la relación entre el largo y el diámetro de ramas (Cuadro 25). Para los tratamientos *E.corto poda y raleo 1* y 2 se encontraron diferencias significativas en relación al tratamiento *E.corto poda*.

Lo anteriormente mencionado puede visualizarse en la Figura 18, donde se observa la similitud de las pendientes de la relación diámetro y largo de ramas entre los tratamientos *E.corto testigo* y *E.corto poda*, que resultaron distintos de los tratamientos *E.corto poda* y *raleo 1* y *2*. Dicho cambio en las pendientes obedece a un aumento del diámetro de ramas, pero no en el largo total de las mismas, donde en todos los tratamientos no se superó el máximo de largo de 400 cm.

Cuadro 25. Modelos de estimación del largo de rama en relación a su diámetro para los tratamientos aplicados en el ensayo E.corto.

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	-2,03474	0.5647NS	Ordenada al origen para poda
$\hat{\beta}_1$	diámetro de rama	66,56862	0.0000**	Pendiente del modelo para poda
$\hat{\beta}_2$	factor(trat) testigo	12,86735	0.0323*	Pendiente del término cuadrático del modelo para poda
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) poda y raleo 1	9,12276	0.1124NS	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a testigo
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) poda y raleo 2	13,01317	0.0216*	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a poda y raleo 1
$\hat{\beta}_5$	diámetro de rama :factor(trat) testigo	3,36393	0.3092NS	Cambio en la ordenada al origen de poda respecto a poda y raleo 2
$\hat{\beta}_6$	diámetro de rama :factor(trat) poda y raleo 1	-10,51851	0.0009**	Cambio en la pendiente de poda respecto a testigo
$\hat{\beta}_7$	diámetro de rama :factor(trat) poda y raleo 2	-10,07218	0.0013**	Cambio en la pendiente de poda respecto a poda y raleo 1



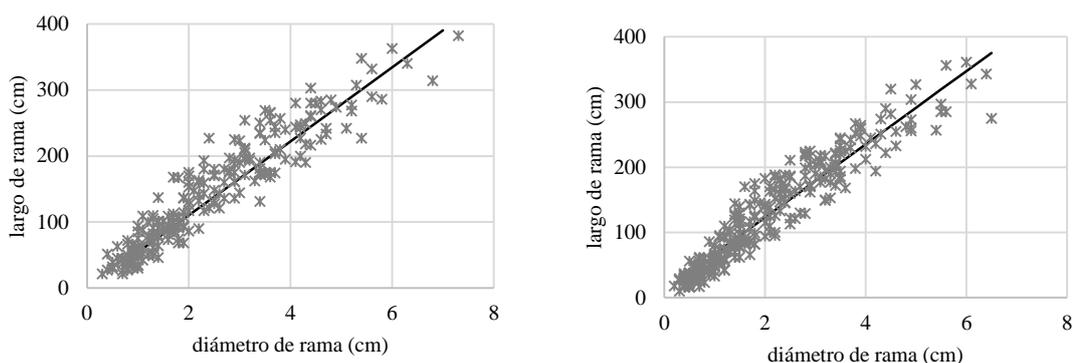


Figura 18. Relación entre diámetro y largo de ramas en cada uno de los tratamientos aplicados en el *E.corto*.

En el *E.largo*, los cambios en la relación diámetro y largo de ramas también fueron significativos (Cuadro 26), en relación a los tratamientos aplicado ($F=17,675$, $P<0,05$). Las diferencias se encontraron entre *E.largo testigo* y *E.largo poda y raleo*. No se observaron diferencias entre las pendientes de los modelos entre *E.largo raleo* y *E.largo poda y raleo*, aunque la ordenada al origen resultó diferente entre ambos.

Cuadro 26. Modelos de estimación del largo de rama en relación a su diámetro para los tratamientos aplicados en el ensayo *E.largo*.

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	2,91911	0.4466NS	Ordenada al origen para poda y raleo
$\hat{\beta}_1$	diámetro	62,26536	0.0000**	Pendiente del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_2$	factor(trat)testigo	-7,95222	0.1287NS	Pendiente del término cuadrático para poda y raleo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat)raleo	14,13332	0.0200*	Cambio en la ordenada al origen de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_4$	diámetro:factor(trat)testigo	10,81213	0.0000**	Cambio en la ordenada al origen de raleo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_5$	diámetro:factor(trat)raleo	2,59160	0.1943NS	Cambio en la pendiente de testigo respecto a poda y raleo

En la figura 19 se observan los cambios en la relación del diámetro y el largo de las ramas que se generó en cada tratamiento. En el *E.largo raleo* y testigo las ramas alcanzan un mayor diámetro, mientras que en *E.largo poda y raleo* hubo una disminución notable tanto en el largo como en el diámetro de las ramas de los árboles dominantes muestreados.

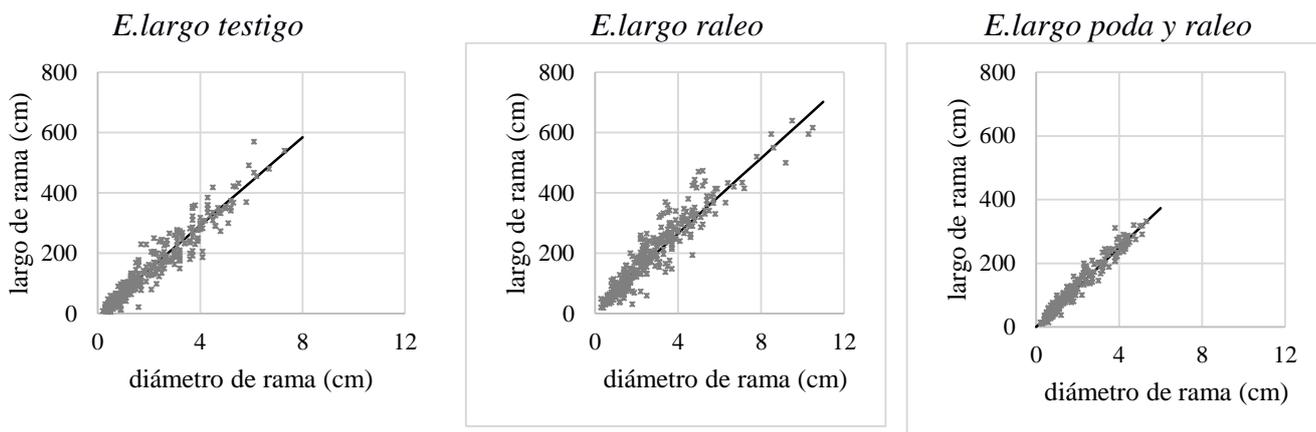


Figura 19. Relación entre diámetro y largo de ramas en cada uno de los tratamientos aplicados en el E.corto.

3.7. Cambios en los cocientes de componentes de biomasa.

3.7.1 Análisis entre los cocientes de las componentes de biomasa por tratamientos y ensayos

Para este análisis se consideró el promedio del cociente entre la biomasa de hojas y las fracciones leñosas (ramas, fuste y ambas, **modelo 5, ecuación 6**). En la relación CT_{ramas} , no se observaron diferencias fueron significativas entre los tratamientos del E.corto. (Cuadro 27, Figura 20A).

Entre los ensayos, el cociente en *E.largo testigo* disminuyó a la mitad en relación a *E.corto testigo*, mientras que cuando se comparó *E.largo poda y raleo* y *E.corto poda y raleo 1*, la merma fue del 24%.

Cuadro 27. Análisis de varianza para las relaciones entre la fracción de hojas y leñosa en ensayos *E.corto* y *E.largo*.

Variable	Ensayo <i>E.corto</i>		Variable	Ensayo <i>E.largo</i>	
	F	Valor p		F	Valor p
CT_{ramas}	1,039	0,410 ns	CT_{ramas}	4,5999	0,004 **
CT_{fuste}	0,928	0,928 ns	CT_{fuste}	12,212	0,002 **
CT_{ryf}	0,480	0,702 ns	CT_{ryf}	0,707	0,518 ns

CT_{ramas} : es el cociente entre la biomasa de hojas y la biomasa de ramas (adimensional); CT_{fuste} es el cociente entre la biomasa de hojas y la biomasa de fuste (adimensional); CT_{ryf} es el cociente entre la biomasa de hojas y la suma de biomasa de ramas y de fuste (adimensional). Todos los cocientes resultan del promedio de 4 árboles por tratamiento. ** diferencia altamente significativas ($p < 0,01$); * diferencia significativa ($p < 0,05$); ns: diferencias no significativas.

En contraposición a lo encontrado en el ensayo *E.corto*, existieron diferencias significativas entre tratamientos del *E.largo* (Cuadro 27, Figura 20B). El cociente del tratamiento *E.largo poda y raleo* fue significativamente menor que el *E.largo raleo*. No se encontraron diferencias entre *E.largo poda y raleo* y *E.largo testigo*.

Cuando se compararon los tratamientos testigo de ambos ensayos, el *E.corto testigo* triplicó al CT_{fuste} de *E.largo testigo*, mientras que en el caso del *E.corto poda y raleo 1*, resultó cuatro veces mayor que *E.largo poda y raleo*.

La relación CT_{ryf} se mantuvo constante para todos los tratamientos del *E.corto* (Figura 17A).

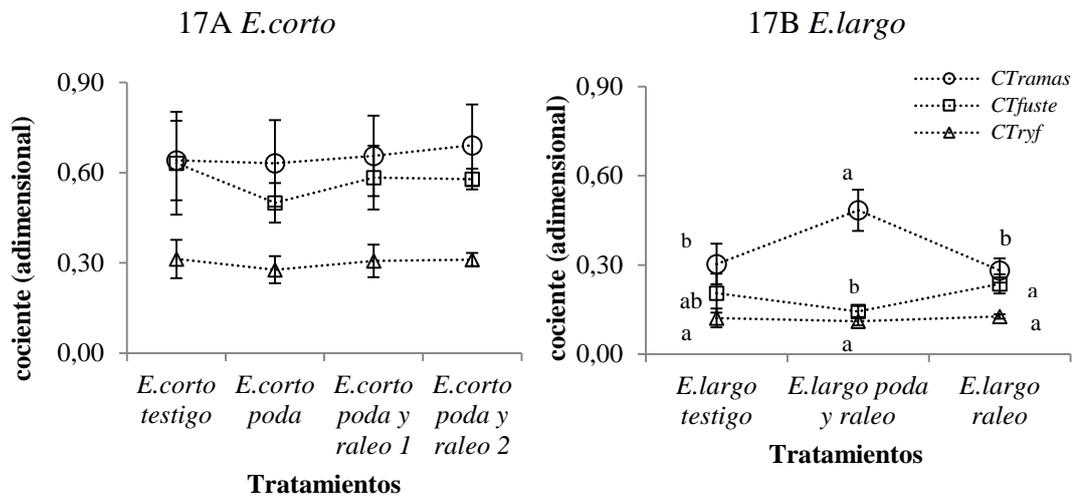


Figura 20. Cocientes entre las distintas fracciones de biomasa aérea (CT_{ramas} , CT_{fuste} y CT_{ryf} para *Pinus radiata*, en los ensayos estudiados: A) *E.corto*, B) *E.largo*. Las líneas denotan el desvío estándar. Diferentes letras minúsculas muestran diferencias entre tratamientos dentro de cada ensayo. La ausencia de letras indica valores similares para distintos tratamientos dentro de cada ensayo.

Finalmente se comparó la biomasa foliar vs las fracciones leñosas (CT_{ryf}), se observa que se mantiene constante en el caso de los tratamientos *E.corto* testigo, *E.corto* poda y raleo 1 y 2, debido a que la tendencia es opuesta de los cocientes anteriormente descritos se compensan en la suma de todas las fracciones. (Figura 20A).

En el caso del ensayo *E.largo*, no se observaron diferencias significativas entre tratamientos y como en el caso anterior, al presentar los cocientes (hojas/ramas y hojas/fuste), tendencias opuestas, el resultado es la similitud de todos los tratamientos.

Cuando se compararon ambos ensayos, el cociente en *E.largo* testigo se redujo en un 61% en relación a *E.corto* testigo, mientras que en el *E.largo* poda y raleo, disminuyó en un 64% en relación a *E.largo* poda y raleo 1.

3.7.2 Cociente de la biomasa foliar y el área transversal de ramas en relación a los tratamientos aplicados.

Ensayo de corto plazo

El análisis con modelos mixtos, de acuerdo al **modelo 9 (ecuación 10)**, mostró una relación significativa entre el cociente de biomasa foliar y la sección transversal de ramas con la altura (Cuadro 28). Dicha relación no cambió con los tratamientos aplicados en el *E.corto*, lo cual es consistente con lo reportado en el punto 3.5.3 y considerando que no hubo diferencias significativas entre los tratamientos, tanto en las fracciones de biomasa de hojas y ramas, como en la sección transversal de ramas.

Cuadro 28. Modelos de estimación del cociente de biomasa foliar y la sección transversal de ramas en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo *E.corto*

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	65.97718	0.0000**	Ordenada al origen para <i>poda y raleo 1</i>
$\hat{\beta}_1$	h	-0.07588	0.0000**	Pendiente del modelo para <i>poda y raleo 1</i>
$\hat{\beta}_2$	factor(trat) testigo	3.97831	0.4970NS	Cambio en la ordenada al origen de <i>poda y raleo 1</i> respecto a <i>testigo</i>
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) poda	5.69403	0.3551NS	Cambio en la ordenada al origen de <i>poda y raleo 1</i> respecto a <i>poda</i>
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) poda y raleo 2	7.64244	0.2283NS	Cambio en la ordenada al origen de <i>poda y raleo 1</i> respecto a <i>poda y raleo 2</i>
$\hat{\beta}_5$	h:factor(trat) testigo	0.00858	0.4547NS	Cambio en la pendiente de <i>poda y raleo 1</i> respecto a <i>testigo</i>
$\hat{\beta}_6$	h:factor(trat) poda	-0.00331	0.7777NS	Cambio en la pendiente de <i>poda y raleo 1</i> respecto a <i>poda</i>
$\hat{\beta}_7$	h:factor(trat) poda y raleo 2	-0.01462	0.2481NS	Cambio en la pendiente de <i>poda y raleo 1</i> respecto a <i>poda y raleo 2</i>

Ensayo de largo plazo

Se encontró una relación significativa entre el cociente de biomasa foliar y la sección transversal de ramas y la altura (modelo 9 , ecuacion 11). El cociente tuvo un comportamiento cuadrático y no se diferenció estadísticamente entre los tratamientos investigados (Cuadro 29).

Cuadro 29. Modelos de estimación del cociente en relación a la altura para los tratamientos aplicados en el ensayo *E.largo*

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	0,0744	0.9961NS	Ordenada al origen para <i>poda y raleo</i>
$\hat{\beta}_1$	(h)	0,1359	0.0013**	Pendiente del modelo para <i>poda y raleo</i>
$\hat{\beta}_2$	(h ²)	-0.0001	0.0002**	Pendiente del término cuadrático del modelo para <i>poda y raleo</i>
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) testigo	3,0008	0.5858NS	Cambio en la ordenada al origen de <i>testigo</i> respecto a <i>poda y raleo</i>
$\hat{\beta}_4$	factor(trat) raleo	-11,6446	0.0586NS	Cambio en la ordenada al origen de <i>raleo</i> respecto a <i>poda y raleo</i>
$\hat{\beta}_5$	(h ²):factor(trat)testigo	-0.00001	0.2683NS	Cambio en la pendiente de <i>testigo</i> respecto a <i>poda y raleo</i>

$\hat{\beta}_6$	(h ²):factor(trat)raleo	0.000009	0.3167NS	Cambio en la pendiente de raleo respecto a poda y raleo
-----------------	-------------------------------------	----------	----------	---

** diferencias altamente significativas (p<0,01).

De igual modo que en el *E.corto*, no se encontraron diferencias entre tratamientos, aunque el cociente disminuyó su valor en la base de la copa en el *E.largo*.

3.7.3 Relación entre la biomasa foliar y la sección transversal del fuste de acuerdo a los tratamientos aplicados

Ensayo de corto plazo

Se encontró una relación significativa entre el cociente de la biomasa de hojas y la sección transversal del fuste (**modelo 10, ecuación 10**). Dicha relación no se diferenció estadísticamente entre los tratamientos investigados (Cuadro 30).

Cuadro 30. Modelos de estimación de biomasa de hojas en relación a la sección transversal del fuste (stf) para los tratamientos aplicados en el ensayo *E.corto*

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	-1243.1630	0,0000**	Ordenada al origen para poda y raleo 1
$\hat{\beta}_1$	stf	69.8580	0.0000**	Pendiente del modelo para poda y raleo 1
$\hat{\beta}_2$	factor(trat) testigo	119.8540	0.7103NS	Cambio en la ordenada al origen de poda y raleo 1 respecto a testigo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat)poda	128.8655	0.6822NS	Cambio en la ordenada al origen de poda y raleo 1 respecto a poda
$\hat{\beta}_4$	factor(trat)podayraleo2	-206.5426	0.5199NS	Cambio en la ordenada al origen de poda y raleo 1 respecto a poda y raleo 2
$\hat{\beta}_5$	stf:factor(trat)testigo	3.4408	0.5261NS	Cambio en la pendiente de poda y raleo 1 respecto a testigo
$\hat{\beta}_6$	stf:factor(trat)poda	6.8907	0.2320NS	Cambio en la pendiente de poda y raleo 1 respecto a poda
$\hat{\beta}_7$	stf:factor(trat)podayraleo2	5.9745	0.2844NS	Cambio en la pendiente de poda y raleo 1 respecto a poda y raleo 2

** diferencias altamente significativas (p<0,01), NS: diferencias no significativas

Ensayo de largo plazo

La tendencia fue similar al *E.corto*, es decir, se encontró una relación significativa entre la biomasa de hojas y la sección transversal del fuste (modelo 10, ecuación 9). Dicha relación no se diferenció estadísticamente entre los tratamientos investigados (Cuadro 31).

Cuadro 31. Modelos de estimación de biomasa de hojas en relación la sección transversal del fuste (stf) para los tratamientos aplicados en el ensayo *E.largo*

Estimador	Término independiente	Valor estimado	Valor p	Descripción
$\hat{\beta}_0$	(Intercept)	-448.2849	0.1111NS	Ordenada al origen para poda y raleo
$\hat{\beta}_1$	stf	58.5962	0.0000	Pendiente del modelo para poda y raleo
$\hat{\beta}_2$	factor(trat) testigo	721.2408	0.0681NS	Cambio en la ordenada al origen de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_3$	factor(trat) raleo	17.3572	0.9639NS	Cambio en la ordenada al origen de raleo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_4$	stf:factor(trat)testigo	-11.4555	0.0925NS	Cambio en la pendiente de testigo respecto a poda y raleo
$\hat{\beta}_5$	stf:factor(trat)raleo	-6.7269	0.3158NS	Cambio en la pendiente de raleo respecto a poda y raleo

3.7.4 Efecto de los tratamientos sobre la sección transversal de ramas en ambos ensayos

La sección transversal de ramas por árbol no presentó diferencias significativas ($p=0,21$) entre los tratamientos silvícolas estudiados (Figura 21A), en el *E.corto*.

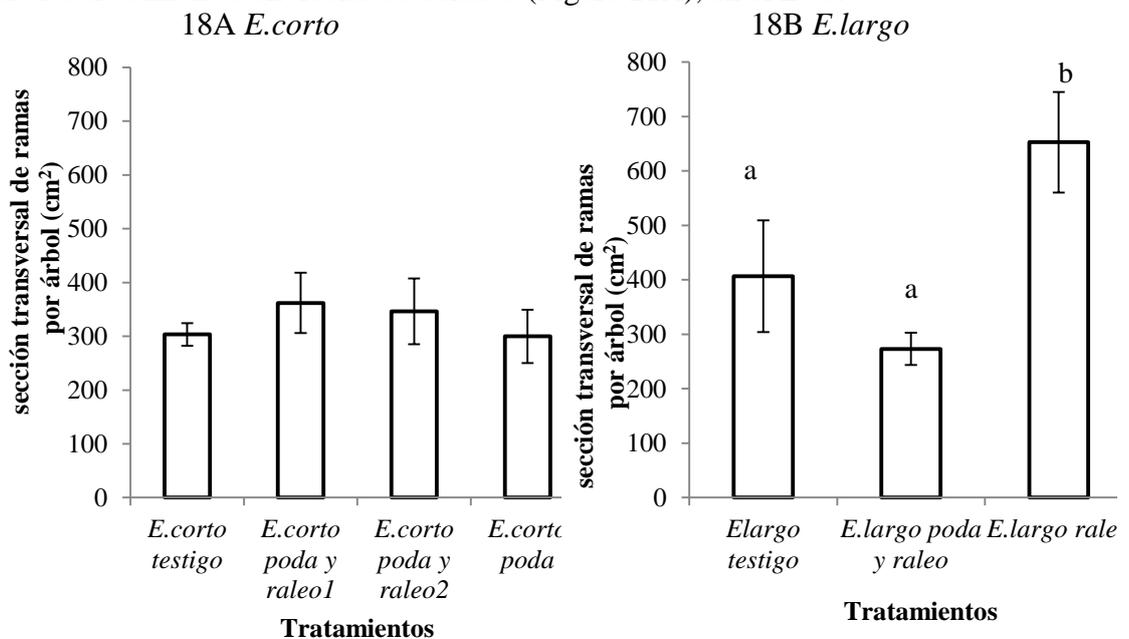


Figura 21. Sección transversal de ramas promedio por árbol en relación a los tratamientos aplicados. A) *E.corto* B) *E.largo*. Las barras verticales indican el desvío estándar. Diferentes letras minúsculas muestran diferencias entre tratamientos dentro de cada ensayo ($p<0,05$). La ausencia de letras indica valores similares para distintos tratamientos dentro de cada ensayo.

Se encontraron diferencias significativas ($p<0,05$) entre tratamientos para el ensayo de largo plazo (Figura 21B). la sección transversal de ramas por árbol para el tratamiento testigo fue de 406,69 cm², mientras que en el tratamiento *E.largo* poda y raleo disminuyó en un 32%. Las diferencias significativas se observaron entre los tratamientos *E.largo* testigo y *E.largo* poda y raleo (273 cm²) en relación al *E.largo* raleo que alcanzó un total de 605 cm² de la sección transversal de ramas.

Cuando se compararon los dos ensayos, el área basal de ramas se incrementó en un 34% en el *E.largo* testigo en relación a *E.corto* testigo, mientras que en el caso del *E.largo*

poda y raleo, resultó un 32% menor que el *E.corto poda y raleo 1*, lo que es una respuesta esperable, puesto que en el primer caso, se habían aplicado tres podas.

3.8 Efecto de los tratamientos sobre la conductividad hidráulica del fuste

3.8.1 Ensayo de corto plazo.

Un año después de instalado el ensayo *E.corto*, se produjeron cambios en los tratamientos estudiados ($F=5,06$, $p<0,01$) en la conductividad hidráulica (k_s). Si bien la dispersión de los datos es alta y se contó con pocos datos, la tendencia en general fue la disminución del pasaje de agua en los tratamientos aplicados desde la periferia hasta el centro del tronco para los tratamientos *E.corto testigo* y *E.corto poda* (Figura 22, **modelo 11**). También se aprecia una disminución del pasaje de agua en los tratamientos intervenidos con poda y raleo (*E.corto poda y raleo 1* y *2*) en relación al *E.corto testigo*. En el caso de *E.corto poda*, se produce una disminución significativa del pasaje de agua en el sector de la periferia en relación al *E.corto testigo*. El área del anillo ($F=2,2913$; $p=0,0713$) y la interacción área del anillo*tratamiento ($F=1,38$; $p=0,20$) no tuvieron un efecto significativo en el k_s .

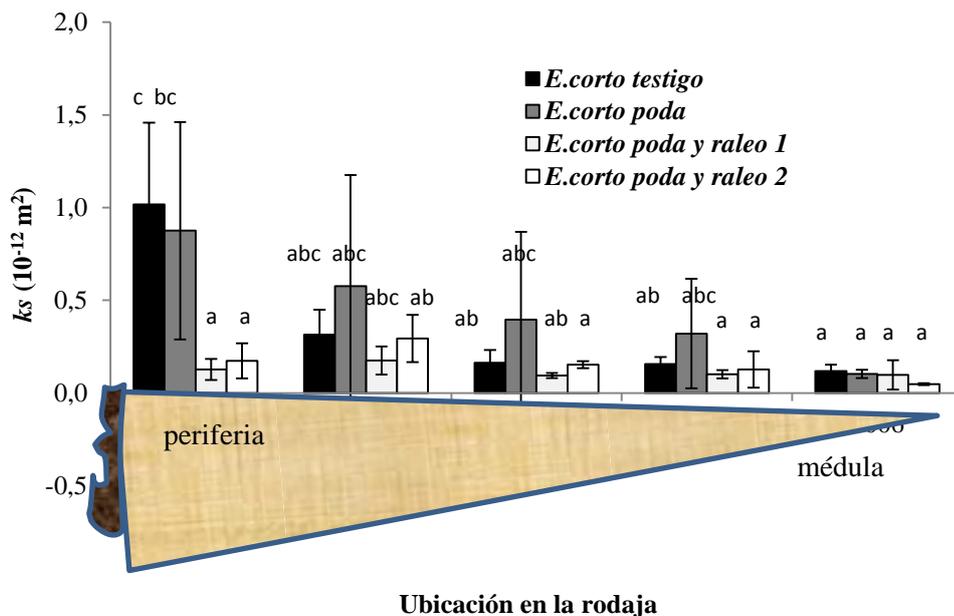


Figura 22. Conductividad hidráulica específica (k_s) de la madera en cada tratamiento (promedios y errores estándar, 10^{-12}) para el *E.corto*. Letras distintas denotan diferencias significativas ($p<0,05$).

3.8.2 Ensayo de largo plazo.

Si bien existe una alta variabilidad en los datos, se aprecia que el pasaje de agua se mantuvo activo en toda la sección transversal del tronco (Figura 23). No se detectaron diferencias significativas ni entre tratamientos ($F=1,542$ $p=0,2315$) y ni en la interacción tratamiento*área de la rodaja ($F=0,358$; $p=0,8988$). El *E.largo poda y raleo* mantuvo los

valores más altos de la conductividad hidráulica a lo largo de toda la sección transversal del fuste, mientras que el *E.largo raleo* presentó los valores más bajos.

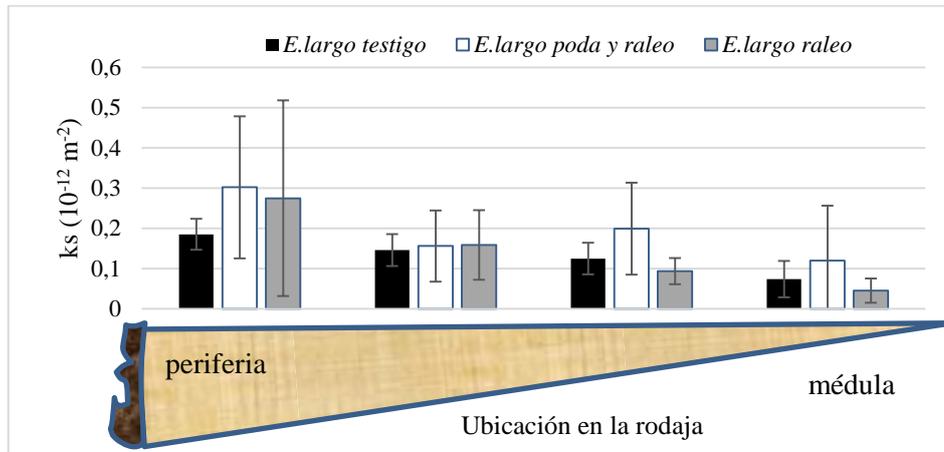


Figura 23. Conductividad hidráulica específica (k_s) de la madera en cada tratamiento (promedios y errores estándar, 10^{-12}) del *E.largo* a lo largo de la sección transversal del fuste.

3.9 Análisis de la eficiencia de crecimiento de los árboles bajo tratamiento de poda y raleo

3.9.1 Ensayo de corto plazo

No se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (**modelo 12, ecuación 6**) al año de intervenido el rodal ($p > 0,05$) (Figura 24).

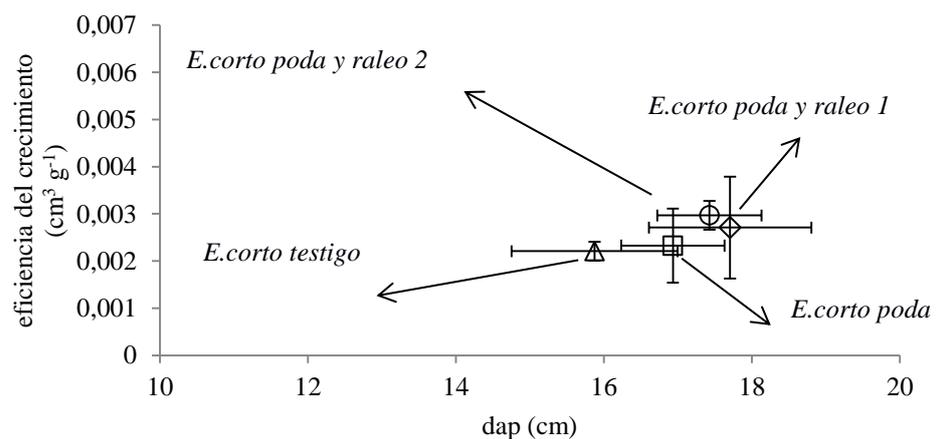


Figura 24. Eficiencia del crecimiento ($\text{cm}^3 \cdot \text{g}^{-1}$) para tratamientos de poda y raleo a los 7 años de edad. Las barras indican el desvío estándar

3.9.2 Ensayo de largo plazo

Se encontraron diferencias significativas ($p < 0,01$) en la eficiencia del crecimiento del tratamiento de *E.largo poda y raleo* en relación al *E.largo testigo* y al de *E.largo raleo*. La eficiencia del crecimiento en el tratamiento de poda y raleo, alcanzó los $5,66 \cdot 10^{-3} \text{ cm}^3 \cdot \text{g}^{-1}$ (Figura 25), siendo un 80% superior al testigo y un 55% mayor que la intervención de solo raleo. Las diferencias entre el tratamiento testigo y el de solo raleo no fueron significativas.

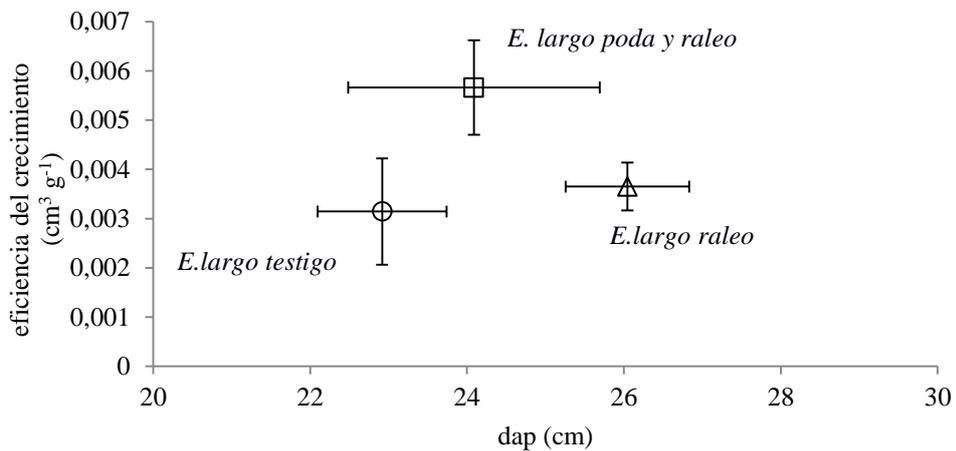


Figura 25. Eficiencia del crecimiento ($\text{cm}^3 \cdot \text{g}^{-1}$) en relación al dap para tratamientos silvícolas a los 10 años de edad. Las barras indican el desvío estándar.

4. Discusión

4.1 Efecto de tratamientos silvícolas sobre la asignación de biomasa aérea

En general, el efecto del manejo silvícola sobre la asignación de biomasa ha sido evaluado en *Pinus radiata*. El uso del raleo para modificar la estructura y la densidad del rodal puede alterar la cantidad de biomasa aérea viva y muerta (Ruiz Peinado *et al*, 2013; Beets y Pollocks, 1987). Sheriff (1996) indica que el raleo tiene el potencial de aumentar la productividad mediante la liberación de recursos (agua, luz y nutrientes) para los árboles remanentes. Sin embargo, la compensación del crecimiento del rodal a expensas del crecimiento individual, se da entre ciertos niveles de intervención. En el presente trabajo, en ambos ensayos a nivel de rodal, el tratamiento de raleo produjo una reducción significativa de la biomasa aérea que no pudo ser compensado en el tiempo transcurrido desde la intervención. En el caso del *E.corto*, todos los tratamientos mostraron diferencias significativas de acumulación de biomasa aérea, indicando que también la poda tiene una incidencia negativa en la productividad, lo cual es lógico por el escaso período de tiempo transcurrido desde la aplicación del tratamiento (1 año). En el ensayo *E.largo* también se evidenció que el crecimiento de los árboles remanentes en el tratamiento *E.largo raleo* no pudo ser compensado a nivel de rodal, mientras que cuando se combina con poda no genera pérdidas significativas de biomasa en relación al mencionado tratamiento.

A nivel de árbol individual, los tratamientos de raleo no incidieron en la acumulación de biomasa. Para el presente estudio solo se encontraron diferencias entre *E.largo poda y raleo* y *E.largo raleo*, lógicamente debido a la disminución de la biomasa provocada por la poda. Mientras Zeng (2003) trabajando con especies subtropicales como *Ficus microcarpa*, *Cinnamomum camphora*, *Ficus virens* y *Pinus massoniana*, encontró

cambios en la distribución de biomasa aérea, con una mayor asignación a la biomasa foliar luego de la poda, afectada por la intensidad y el momento del año. En el presente estudio la reducción de la biomasa foliar por efecto de la poda no fue significativa en ninguno de los tratamientos aplicados en relación al testigo, indicando la capacidad que *P. radiata* tiene de recuperar la biomasa en el tiempo transcurrido.

Las ramas difieren en su vigor, dependiendo de su posición en la copa y de la posición del árbol relativa a sus competidores (Mäkinen, 1996; Weiskittel *et al*, 2007). A medida que la rama crece, comienza a incrementarse la sombra proveniente de verticilos superiores y de árboles vecinos. Las ramas basales de la copa en plantaciones donde se produjo el cierre de la copa pueden vivir varios años en situaciones de sombreo, incluso sin demarcar anillos (Brown, 1962), con lo cual, la contribución a la fijación de carbono en el resto de la copa, es nula o mínima. Kershaw *et al* (1990) sostienen que más de la mitad de la vida de la rama no genera un crecimiento perceptible, sea por la sombra que generan las ramas superiores (Sampson y Smith, 1993) o por la competencia de otros árboles. (Mäkinen, 1996). El crecimiento de las ramas es una combinación de la intercepción de la luz, reguladores de crecimiento, potencial agua y respiración, siendo la disponibilidad de luz el principal factor que condiciona el crecimiento de las ramas (Mäkinen y Song, 2002). En el ensayo *E.largo*, las diferencias en la fracción ramas fueron significativas entre todos los tratamientos demostrando el efecto diferencial que las intervenciones de poda y raleo tuvieron sobre dicha componente. En el caso del tratamiento *E.largo poda y raleo*, con menos cantidad y biomasa de ramas, toda la copa se encuentra con elevados porcentajes de disponibilidad lumínica (>50%). La eliminación de ramas basales en el caso del tratamiento de poda y raleo sin duda fue clave para sacar aquellas ramas funcionales con poca biomasa foliar para favorecer el desarrollo de la biomasa foliar al mantener una alta disponibilidad lumínica a lo largo de todo el perfil de la copa. En el caso del tratamiento *E.largo raleo* con una disponibilidad lumínica similar al *E.largo testigo* al momento del muestreo en las ramas basales pudo haber tenido un efecto positivo al aplicarse el tratamiento, pero se diluye con tiempo transcurrido al mantener grandes ramas basales escasamente iluminadas, que seguramente requieren del subsidio de la parte superior de la copa. Newton *et al* (2012) trabajando con una amplia variedad de densidades de plantación en *Pseudotsuga menziesii* encontraron que el manejo de la densidad es determinante en el crecimiento de las ramas, siendo los rodales menos densos los que tuvieron menos ramas pero de mayor tamaño.

En el caso del fuste, en el tratamiento *E.largo poda y raleo*, aumentó significativamente la cantidad de madera en el fuste en relación al testigo, lo que pone de manifiesto que el aumento de la disponibilidad lumínica en el momento de la intervención, pudo ser aprovechado en la conversión de biomasa. En concordancia con lo encontrado por Rodríguez *et al* (2001), los árboles de tratamiento de raleo aumentaron la cantidad de madera en relación al testigo y no se detectaron diferencias con el tratamiento de poda y raleo, aunque la magnitud de las diferencias fue menor debido a que el período transcurrido desde la aplicación de los tratamientos fue mucho menor que en el trabajo citado, y los árboles más jóvenes. De acuerdo con lo expresado por Zeng (2003), quien sugiere que para evitar pérdidas significativas de crecimiento, es necesario aplicar intensidades de poda por debajo del 50%, en el presente ensayo, con remociones de copa del 40% es posible lograr un adecuado compromiso entre la producción de madera y la aplicación de tratamientos de poda para mejorar su calidad. Similares resultados fueron encontrados por Sutton y Crowe (1975) y Neilsen y Pinkard (2003) para *Pinus radiata* en Nueva Zelanda quienes recomiendan la intervención de los rodales con podas y raleos a edades tempranas para mejorar la calidad de la madera.

4.2 Efecto de los tratamientos silvícolas sobre la distribución de la biomasa aérea

La distribución espacial de ramas y hojas es una característica importante en la arquitectura del árbol debido a que la cantidad y distribución de la intercepción de la radiación dependen de la estructura de la copa (Stenberg *et al.*, 1994). La distribución vertical del follaje influencia procesos como la fotosíntesis y afecta el crecimiento individual del árbol. La simple relación alométrica entre la biomasa y la posición del verticilo (altura) describe muy bien la distribución de la biomasa de hojas y ramas (Xiao y Ceulemans, 2004). En el presente estudio los árboles dominantes del *E.largo* presentaron diferencias en la distribución vertical de las fracciones de biomasa aérea entre los tratamientos estudiados. Esto es una respuesta esperable puesto que en el caso del *E.largo raleo*, hojas y ramas se extendieron prácticamente hasta la base del árbol, mientras que en *E.largo poda y raleo*, las ramas comenzaron aproximadamente a un tercio de su altura. En el caso del fuste, si bien la bibliografía reporta cambios en la forma luego de la aplicación de podas intensas (Nielsen y Pinkard, 2003; Sutton y Crowe, 1975) generando árboles más cilíndricos, en el presente solo se observaron cambios en la ordenada al origen en los modelos estudiados pero no hubo diferencias significativas en la distribución de la biomasa en el fuste a lo largo de la altura luego de la aplicación de los tratamientos en ambos ensayos. En los ensayos estudiados no se aplicaron podas intensas, siendo además escaso, el tiempo transcurrido desde la aplicación del tratamiento de poda (1 año).

4.3 Efecto de tratamiento silvícola sobre el ambiente lumínico

El raleo es una práctica silvicultural que busca concentrar el crecimiento en los mejores árboles, disminuyendo la competencia por agua, luz y nutrientes (Aussenac, 2000), y la respuesta positiva a esta intervención ha sido debidamente documentada para *Pinus radiata* (Beet y Pollock, 1987; Wyte y Woollons, 1990; Espinosa *et al.*, 1994, Sheriff 1996; Mead, 2013). La poda, como práctica silvicultural complementaria -mediante la eliminación de biomasa foliar activa en la parte inferior de la copa- permite mejorar la disponibilidad lumínica del rodal y la calidad de la madera en la porción basal del fuste, aunque dependiendo de su intensidad puede afectar el crecimiento diamétrico (Nielsen y Pinkard 2003; Pinkard y Beadle 2000; Bandara *et al.*, 1999).

En el presente estudio los tratamientos aplicados generaron cambios en la estructura de la copa y en la biomasa foliar que modificaron el ambiente lumínico. Luego de cuatro años de intervenido el rodal, en el caso de la situación de *E.largo raleo* el perfil lumínico se equiparó con el testigo, mientras que las diferencias en la parte basal de la copa se mantuvieron en el caso de la intervención combinada de poda y raleo. Para la intervención más reciente, la disponibilidad lumínica fue similar en los tratamientos *E.corto testigo* y *E.corto poda*, mientras que en los tratamientos *E.corto poda y raleo 1 y 2*, aumentó la disponibilidad lumínica en la parte basal de la copa. También se determinó un cambio significativo en la relación largo y diámetro de rama, donde los tratamientos intervenidos en forma combinada con poda y raleo resultaron con ramas más gruesas que los tratamientos sin raleo.

Se especula que la parte inferior de la copa con niveles de luz inferiores al 20% en relación a la luz incidente, requeriría del subsidio de carbono producido en la fracción superior de la misma (Schoettle y Smith, 1991), tal el caso de los tratamientos *E.corto testigo*, *E.largo testigo* y *E.largo raleo*. Al respecto Stenberg *et al.* (1994) describen grandes cambios en

la copa de *Pinus radiata* en California, su zona de origen siendo densa en rodales jóvenes de crecimiento libre y escasamente foliada en rodales añosos. Los autores mencionan la importancia de analizar la productividad de los bosques de pino en relación a la estructura de la copa en términos de su efecto en la interceptación de la luz y la eficiencia en su utilización. Ello repercute en el crecimiento del árbol (Schoettle y Smith, 1991). En efecto, el mantenimiento de ramas vivas de gran tamaño y poca biomasa foliar en la porción inferior de la copa, como es el caso *E.largo testigo*, con bajos niveles de disponibilidad lumínica, podría indicar una menor eficiencia en su utilización. En forma complementaria, Whitehead *et al* (1996) realizó un estudio cubriendo sucesivamente la parte superior (22%) e inferior de la copa (78%) y refiere al efecto de un efecto compensatorio del follaje de la parte superior de la copa mucho más importante que la inferior, en términos de conductancia estomática, fotosíntesis y concentración de nitrógeno, lo que fortalece la teoría del ápice como fuerte destino de fotosintatos. En las ramas de *Pinus radiata*, Brown (1962) observó que existe una fase inicial de crecimiento rápido en diámetro, seguida de una segunda fase, que dura el doble de tiempo, durante la cual el diámetro de las ramas se mantiene casi estático, aunque la rama sigue viva. Si la radiación solar es insuficiente, la producción de hojas nuevas cesa y las ramas mueren poco después. Después de la muerte, las ramas persisten en el tronco por un período de tiempo (Harris, 1954).

En el *E.largo raleo* en cambio la mayor biomasa foliar posiblemente haya capitalizado la mayor disponibilidad lumínica inmediatamente luego de aplicado el tratamiento de raleo. Sin embargo, con el rápido crecimiento y el cierre del dosel, la luz en la parte inferior de la copa no habría alcanzado para mantener funcionales las ramas basales, terminando en una situación actual de disponibilidad de luz similar al testigo, pero con ramas basales de mayor tamaño. En el tratamiento *E.largo poda y raleo*, en cambio, se mantiene una alta disponibilidad de luz en las ramas basales de la copa y aun con menor biomasa foliar es posible lograr un crecimiento en fuste similar a *E.largo raleo*. En cuanto a la relación largo y diámetro de ramas, también fueron notables las diferencias entre ambos tratamientos, donde las podas sucesivas mantuvieron ramas más cortas y pequeñas en los árboles estudiados que en los tratamientos sin poda (con o sin raleo).

A modo de resumen de lo anteriormente mencionado, en las fotos 5 y 6 se observan imágenes de los tratamientos en el *E.largo*, inmediatamente luego de instalado (2007) y en el año 2013. En los mismos se pueden apreciar las diferentes situaciones muestreadas. En el caso de la foto 5A, se observa que en el testigo en el momento de la instalación no se había producido el cierre de las copas y que las mismas se prolongaban hasta la base del árbol. En la figura 5B se verifica el efecto de la poda y el tamaño de la copa en relación a la figura 5C donde se ha aplicado solo el tratamiento de raleo.

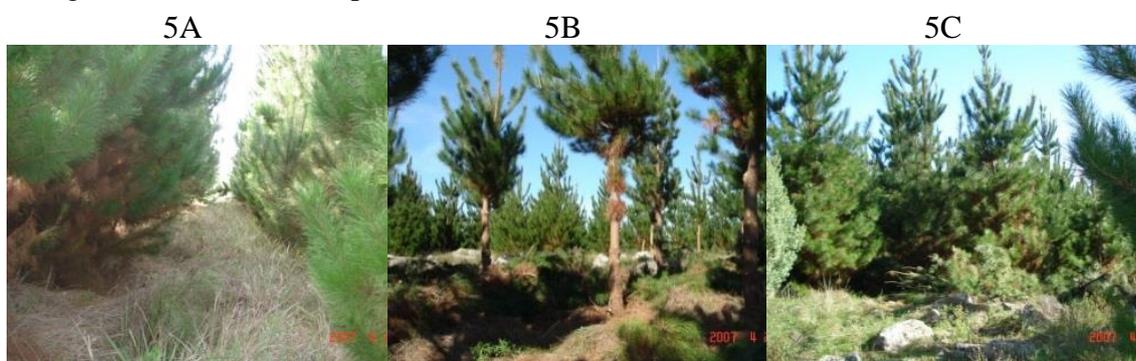


Foto 5. Ensayo *E.largo* y una vista de los tratamientos: A) *E.largo testigo*, B) *E.largo poda y raleo* C) *E.largo raleo* (año 2007, en el momento de instalación).

Transcurridos 6 años del momento de la instalación se aprecia el cierre de copas en el testigo (6A) y la presencia de ramas muertas en la base de la copa. En la figura 6B en cambio se trata de un ambiente iluminado, sin ramas muertas por el efecto de la poda. Mientras que en la figura 6C luego de la aplicación de un raleo sin poda se manifiesta la



Foto 6. Ensayo *E.largo* y una vista de los tratamientos: A) testigo B) poda y raleo C) solo raleo (año 2013).

gran cantidad de biomasa de ramas que se encuentran vivas en la base de la copa.

4.4 Cocientes de biomasa foliar y sección transversal

Shinozaki *et al* (1964 a y b) postularon una relación proporcional entre la biomasa foliar y el área de tejido conductivo activo. De igual modo, West *et al* (1997) establecieron que el área conductiva dentro del tronco y las ramas conecta y transporta agua y nutrientes desde las raíces a las hojas. Cuando las ramas comienzan a morir y por ende, las hojas de esa rama, el tejido conductivo deja de funcionar y la relación proporcional entre la biomasa foliar y el área de tejido conductivo activo se mantiene. Esta relación ha sido ampliamente utilizada en la generación de modelos de procesos (Valentine, 1988; Mäkela *et al*, 1997, Valentine y Mäkela, 2005). Mäkela y Vanninen (2001) introdujeron mejoras al postulado original, usando la distribución del follaje a lo largo de la copa, lo que permite predecir la forma del fuste y la ramificación.

Schneider *et al*. (2011) describieron el incremento de biomasa de hojas y el área conductiva a través del perfil de la copa y asumen que, de un verticilo a otro los cambios en área conductiva están relacionados con la biomasa de dicho verticilo. Si bien éstos autores trabajaron con modelos no lineales, coinciden que el modelo propuesto por Shinozaki *et al* (1964a) conceptualmente es útil para determinar la biomasa de hojas en función del área conductiva.

En el presente estudio, para ambos ensayos se comprueba este postulado, aun con las diferencias encontradas en la asignación de biomasa aérea. La relación entre la biomasa de hojas y la sección transversal sea de ramas o del fuste a lo largo de la altura del árbol, fue significativa para ambos ensayos, pero no se verificaron diferencias entre los tratamientos estudiados. Whitehead *et al* (1984) y Bergstrom *et al* (2004) afirmaron que la relación entre las hojas y el área conductiva depende de la permeabilidad de la albura y de las características del clima, que inciden sobre la tasa de transpiración. Mencuccini y Grace (1995) encontraron diferencias entre la relación de área foliar y área basal del fuste en *Pinus sylvestris*, entre distintas calidades de sitio, donde el lugar más cálido y seco produjo menos área foliar por unidad de área basal (de ramas y fuste). Los autores indican que este cambio actúa como un mecanismo para mantener un potencial agua similar en los árboles. Mientras que Power *et al* (2016), encontraron que la relación entre

el área basal de ramas y la biomasa de hojas cambia para especies que viven en el mismo nicho pero con diferentes tolerancias a la luz.

Lo que se observó entre ambos ensayos fue un cambio en la relación entre la biomasa de hojas y la sección transversal del fuste. En el caso del *E.corto* la relación fue lineal, mientras que en el *E.largo* fue de tipo cuadrática, posiblemente a causa del sombreado en la parte inferior de la copa, que disminuye la cantidad de hojas, mientras que aumenta la sección transversal del fuste por el crecimiento natural del árbol.

4.5 Efecto de tratamientos silvícolas en la conductividad hidráulica del fuste

Margolis *et al* (1988) indican que en *Abies balsamea*, la conductividad hidráulica no fue afectada por la poda, pero sí el número de anillos que conducen agua cuando la intensidad del tratamiento fue severa, con una reducción de la copa en un 80%. Los autores sostienen que la reducción del área conductiva ante la disminución de la biomasa foliar permitiría aumentar el carbono disponible para destinar al crecimiento de la copa. En el presente trabajo, no se detectaron diferencias significativas en el ensayo *E.largo*. Se observó una reducción en la conductividad hidráulica desde la periferia hacia el centro del tronco, pero todo el tejido sigue activo, en concordancia con lo expuesto por Brown (1962) quien indica que la formación de duramen está asociada a la edad del árbol, precedida por umbrales de pérdida de humedad del 70%. En el *E.corto*, de menos edad, también se observó la misma tendencia, pero con valores superiores al *E.largo*, posiblemente porque se trate de árboles más jóvenes con mayor capacidad de transporte de agua.

Fiora y Cescatti (2008) trabajando con *Abies balsamea*, encontraron que la poda disminuye significativamente el flujo de savia, cuando se poda consecutivamente un árbol. Teniendo además la distribución vertical del follaje un fuerte control sobre la variación radial del flujo de savia.

Retomando las preguntas formuladas en la introducción, cuando se remueve follaje en una magnitud del 40% de la copa en árboles dominantes de *Pinus radiata*, mediante podas tempranas, el tejido conductivo del tronco permanece activo y no se observaron indicios del proceso de duraminización. En el término de un año es posible recomponer la biomasa a nivel de árbol individual con la aplicación de tratamientos de poda y raleo, pero no a nivel de rodal, debido a la intensidad del raleo aplicado y al escaso tiempo transcurrido desde la intervención.

Cuando se aplicaron raleos el tejido conductivo del follaje y la sección transversal del fuste mantuvieron la proporcionalidad en concordancia con la teoría del conducto. De igual modo, cuando el raleo se aplica en combinación con la poda la proporcionalidad se mantiene, tanto en relación a la sección transversal del fuste, como con la de las ramas.

En el caso del *E.largo* el hecho que no se hayan registrado disminuciones significativas en el crecimiento de los árboles permitiría suponer que, dado que el valor de la conductividad hidráulica se registró en un momento puntual del año, sería necesario reforzar este muestreo para aumentar el nivel de certeza de las afirmaciones. Otro aspecto que se debe mencionar es que no se cuenta con la réplica de los tratamientos en ambos ensayos también impide la extrapolación del comportamiento con la edad, como en el caso de los tratamientos *E.corto poda* y *E.largo raleo*.

4.6 Eficiencia del crecimiento

El crecimiento de los árboles, depende de la adquisición de los recursos (agua, luz y nutrientes), de la eficiencia para transformar el uso de los recursos para la fotosíntesis y

de la derivación de esos fotosintatos hacia la formación de madera. Sin duda, la eficiencia de convertir esos recursos en madera es compleja y depende de la interacción de la variedad de esos recursos, y puede estar condicionado por la especie, la genética, la edad y la estructura del rodal (Binkley *et al*, 2004).

El tratamiento *E.largo poda y raleo* resultó significativamente más eficiente que el *E.largo testigo* y el *E.largo raleo*. Posiblemente la mayor disponibilidad lumínica a lo largo del perfil de la copa en el primer tratamiento mencionado haya generado una mayor producción de hojas, que permitió la rápida recuperación de la copa podada. Si bien, la tasa de fotosíntesis neta no aumenta en general en coníferas (Fernandez *et al* 2011, Goudiaby *et al*, 2011), las ramas mejor iluminadas y con mayor proporción de tejido joven (Proe, 2000) probablemente hayan permitido mejorar la eficiencia en la transformación de los recursos. . En concordancia con lo expresado por Velazquez Martinez *et al* (1992), que en niveles medios de densidad (587 pl.ha-1, similares al presente estudio), la densidad de plantación y las prácticas culturales (poda y fertilización) tuvieron un efecto significativo sobre la eficiencia del crecimiento y resultaron superiores al tratamiento de alta densidad. Los autores sugieren además que en éste tratamiento, la competencia de nutrientes dentro de la copa actúa para mantener altos niveles de área foliar a expensas de la nutrición de las hojas. En el tratamiento más intensamente raleado se observó la mayor eficiencia en el crecimiento y fue similar al tratamiento con poda y fertilización, lo que podría indicar que el agregado de nutrientes es aprovechado por las hojas con mayor disponibilidad lumínica a lo largo de la copa.

No se observaron diferencias significativas entre los tratamientos silvícolas del ensayo más joven, aunque la tendencia de los datos indica valores superiores en los tratamientos intervenidos *E.corto poda y raleo 1 y 2*, en relación al *E.corto testigo*.

5. Conclusiones

A nivel de rodal, las intervenciones de combinadas de poda y raleo redujeron significativamente la biomasa aérea. Con intensidades de raleo iguales o superiores al 50% no es factible compensar con el crecimiento del árbol individual, la producción del rodal.

A largo plazo, el raleo incrementa la intensidad lumínica incidente sobre la copa e incentiva la producción de biomasa de hojas y ramas en árboles individuales, además de la acumulación de biomasa en el fuste. Cuando el raleo es acompañado de podas sucesivas, tanto la acumulación de biomasa de hojas como de ramas se ve reducida notablemente. Sin embargo, el efecto que esto tiene sobre la biomasa del fuste es prácticamente nulo, debido a un marcado incremento en la eficiencia de crecimiento.

A corto plazo, la aplicación de podas y raleos, también incentiva la acumulación de biomasa de hojas y ramas en árboles dominantes de *Pinus radiata*, al punto de recuperarse la biomasa perdida por poda. Sin embargo los efectos de este cambio sobre la acumulación de biomasa del fuste son incipientes, sin efectos notables sobre la eficiencia de crecimiento del árbol. En este sentido es necesario mencionar que la capacidad de transporte de agua en el tronco es menor cuando se aplican los tratamientos silvícolas, aunque no es posible concluir a partir de esto que el flujo de savia sea menor, dada la recuperación en la biomasa de hojas y ramas.

A largo plazo la aplicación de los tratamientos no anuló la capacidad de transporte de agua en el tronco, y se especula que esto si afectaría positivamente el flujo de savia, y que se manifestaría en un incremento de la eficiencia de crecimiento.

El presente estudio prueba que para esta especie y en las condiciones experimentadas existe una relación relativamente estable entre la biomasa de hojas y el área de tejido conductivo del tronco, que se expresa de forma independiente al manejo silvícola. Es decir que se rechaza la hipótesis planteada que dice que la aplicación de tratamientos de poda y raleo afectan de forma diferencial esta relación. Sin embargo se hallaron, en el tratamiento de poda y raleo a largo plazo, evidencias a escala de ramas de la existencia de un mecanismo compensatorio, como sugiere Ares y Brauer (2005) (Predicción 2). Este consiste en un incremento de la cantidad de biomasa foliar por unidad de área de tejido conductivo de rama.

A partir de los resultados obtenidos no es posible concluir si este mecanismo está mediado por: ya sea un incremento en la capacidad de interceptación lumínica y por lo tanto de la capacidad fotosintética, observada en el corto plazo, ya sea por el incremento de la conductividad hidráulica específica observada en el largo plazo o por una combinación de ambas.

En cualquier de estos casos el hecho de que luego de la poda toda la sección transversal del tronco mantenga la capacidad de transporte de agua sugiere la reutilización del tejido conductivo (Predicción 1).

Existen algunas variables no contempladas en este estudio que a la luz de los resultados es necesario plantear a futuro su evaluación para comprender cabalmente los mecanismos y procesos que intervienen en la producción y distribución de la biomasa aérea desde el punto de vista de la teoría del conducto, como ser:

- Como se relacionan los patrones de flujo de savia en el tronco con los patrones de conductividad hidráulica específica.
- Como es la composición y estructura de acículas en términos de edad y aclimatación a la intensidad lumínica ya que afecta las tasas de fotosíntesis y respiración, y puede variar con la posición de la rama en la copa.

La intensidad de poda (40%) aquí empleada no provocó pérdidas significativas del crecimiento, por el contrario, redundó en un aumento de la eficiencia del crecimiento puesto que es posible mantener buenos niveles de crecimiento con menor biomasa de hojas, siempre a nivel de árbol individual, mejorando la calidad de la madera.

Por ello, es crucial cuando se decide la realización de una plantación definir de antemano, cuál será el destino de esa producción. En un mundo que cada día aumenta la demanda de los servicios del bosque, diversas consideraciones deberán ser abordadas para definir un esquema de manejo. La aplicación de podas y raleos definen la producción de un rodal y afectan la calidad de la madera. Ambas deberán considerarse para optimizar los bienes y servicios en las plantaciones de *Pinus radiata* del sudeste bonaerense.

6. Bibliografía

- Acuña E; M Espinosa; J Cancino; R Rubilar; F Muñoz. 2010. Estimating the bioenergy potential of *Pinus radiata* plantations in Chile. *Cien. Inv. Agr.* 37 (1): 93-102.
- Akers MK; M Kane; D Zhao; RO Teskey; RF Daniels. 2013. Effects of planting density and cultural intensity on stand and crown attributes of mid-rotation loblolly pine plantations. *For. Ecol. Manage.* 310: 468–475.
- Ares A, D Brauer. 2005. Aboveground partitioning in loblolly pine silvopastoral stands: Spatial configuration and pruning effects. *For Ecol Manage* 219: 176-184.
- Aussenac G. 2000. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57: 287–301.
- Bandara GD; D Whitehead; DJ Mead; DJ Moot. 1999. Effects of pruning and understorey vegetation on crown development, biomass increment and above-ground carbon partitioning in *Pinus radiata* D. Don trees growing at a dryland agroforestry site. *For.Ecol. Manage.* 124: 241-254
- Barclay, H.; P. Pang; D. Pollard. 1985. Aboveground biomass distribution within trees and stands in thinned and fertilized Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 16, 438-442.
- Beets PN; DS Pollock. 1987. Accumulation and partitioning of dry matter in *Pinus radiata* as related to stand age and thinning. *N. Z. J. For. Sci.* 17(2): 246-271.
- Bergström B; R Gref; A Ericsson. 2004. Effects of pruning on heartwood formation in Scots pine trees. *J. For. Sci.* 50 (1): 11–16.
- Bi H; Y Long; J Turner; Y Lei; P Snowdon. 2010. Additive prediction of aboveground biomass for *Pinus radiata* (D. Don) plantations. *For. Ecol. and Manage.* 259: 2301–2314.
- Binkley D; JL Stape; MG Ryan. 2004. Thinking about efficiency of resource use in forest. *For. Ecol. Manage.* 193:5-16.
- Brown GS. 1962. Stages in branch development and their relation to pruning. *N. Z. J. For.* 8:608-622.
- Chiba Y. 1998. Architectural analysis of relationship between biomass and basal area based on pipe model theory. *Ecological Modelling* 108: 219–225
- Clutter JL; JC Fortson; LV Pienaar; GH Brister; RL Bailey. 1983. *Timber management: a qualitative approach.* John Wiley & Sons USA, 333 pp.
- Dalla-Salda G; A Martinez-Meier; H Cochard; P Rozenberg. 2009. Variation of wood density and hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) clones related to a heat and drought wave in France. *For. Ecol. Manage.* 257: 182–189.
- Fassola HE; J Fahler; P Ferrere; D Alegranza; J Bernio. 2002. Determinación del cilindro con defectos el rollizos podados de *Pinus taeda* L. y su relación con el rendimiento en madera libre de nudos. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 31(2), 121-138.
- Espinosa Bancalari MA; DA Perry; JD Marshall. 1987. Leaf area-sapwood area relationships in adjacent young Douglas-fir stands with different early growth rates. *Can. J. For. Res.* 17(2): 174-180.
- Espinosa BM; J García; V Osvaldo. 1994. Efecto de intensidades diferentes de raleo en el crecimiento de un rodal de *Pinus radiata*. *Bosque* 15(1): 55-65.
- Fernández MP; J Basauri; C Madariaga; M Menéndez-Miguélez; Olea; A Zubizarreta-Gerendiain. 2017. Effects of thinning and pruning on stem and crown characteristics of radiata pine (*Pinus radiata* D. Don). *Forest-Biogeosciences and Forestry*: 10(2) 383.
- Fernández, ME; EF Tschieder; F Letourneau; J Gyenge. 2011. Why do *Pinus* species have different growth dominance patterns than *Eucalyptus* species? A hypothesis based on differential physiological plasticity. *For. Ecol. Manage.* 261(6): 1061-1068.
- Ferrere P; AM Lupi; T Boca. 2015. Crecimiento del *Pinus radiata* sometido a diferentes tratamientos de raleo y poda en el sudeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Bosque* 36 (3): 423-434

- Fiora A; A Cescatti. 2008. Vertical foliage distribution determines the radial pattern of sap flux density in *Picea abies*. *Tree Physiol.* 28(9): 1317-1323.
- Gerding V. 1991. Manejo de las plantaciones de *Pinus radiata* D. Don en Chile. *Bosque* 12(2): 3-10.
- Golfari L. 1959. Necesidades climáticas del *Pinus radiata* D. Don. (= *P. insignis* Dougl). *Revista Forestal Argentina* 3 (3): 77-84.
- Goudiaby V; S Brais; Y Grenier; F Berninger. 2011. Thinning effects on jack pine and black spruce photosynthesis in eastern boreal forests of Canada. *Silva Fenn.* 45 (4): 595–609.
- Gracia CA; E Tello; S Sabaté; J Bellot. 1999. GOTILWA: An integrated model of water dynamics and forest growth. In *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests* (pp. 163-179). Springer Berlin Heidelberg.
- Groot A; R Schneider. 2011. Predicting maximum branch diameter from crown dimensions, stand characteristics and tree species. *The Forestry Chronicle*, 87(4): 542-551.
- Gspaltl M; W Bauerle; D Binkley; H Sterba. 2013. Leaf area and light use efficiency patterns of Norway spruce under different thinning regimes and age classes. *For. Ecol. Manage.* 288: 49-59.
- Hall P; M Jack. 2014. Bioenergy Opportunities from Forests in New Zealand. In *Challenges and Opportunities for the World's Forests in the 21st Century* (pp. 659-676). Springer Netherlands.
- Hall P. 2013. Bioenergy options for New Zealand: key findings from five studies. *WIREs Energy Environ* 2013 (2): 587–601.
- Harris M. 1954. Heartwood in *Pinus radiata* D. Don. *New Phytologist* 53 (3): 517-524.
- Jackson DS; HH Gifford; J Chittender. 1975. Environmental variables influencing the increment of *Pinus radiata*. 2. Effects of seasonal drought on height and diameter increment. *N. Z. J. For. Sci.* 5 (3) 265-286.
- Kershaw JA; DA Maguire; DW Hann. 1990. Longevity and duration of radial growth in Douglas-fir branches. *Can. J. For. Res.* 20, 1690–1695.
- Langström B; C Hellqvist. 1991. Effects of different pruning regimes on growth and sapwood area of Scots pine. *For. Ecol. Manage.* 44: 239-254.
- Lupi AM; P Ferrere. 2009. Evaluación del potencial de secuestro de carbono de plantaciones de *Pinus* y *Eucaliptus* en la Región Pampeana. Informe final. PNFOR 2215. Módulo Secuestro de Carbono. 86 Pgs.
- Mäkelä A. 1986. Implications of the pipe model theory on dry matter partitioning and height growth in trees. *Journal of Theoretical Biology* 123(1): 103-120.
- Mäkelä A; P Vanninen; V Ikonen. 1997. An application of process-based modelling to the development branchiness in Scots pine. *Silva Fenn.* 31(3): 369-380.
- Mäkelä A; H Valentine. 2006. Crown ratio influences allometric scaling in trees. *Ecology* 87(12): 2967–2972.
- Mäkelä A; P Vanninen. 2001. Vertical structure of Scots pine crowns in different age and size classes. *Trees* 15 (7): 385-392.
- Mäkinen H. 1996. Effect of intertree competition on branch characteristics of *Pinus sylvestris* families. *Scand. J. For. Res.* 11, 129–136.
- Mäkinen H; T Song. 2002. Evaluation of models for branch characteristics of Scots pine in Finland. *For. Ecol. Manage.* 158(1): 25-39
- Margolis HA; R Gagnon, D Pothier, M Pineau. 1988. The adjustment of growth, sapwood area, heartwood area and sapwood saturated permeability of balsam fir after different intensities of pruning. *Can. J. For. Res.* 18: 723-727.

- Mead D. 2013. Sustainable management of *Pinus radiata* plantations. FAO Forestry paper N°170. Roma. 257 pp.
- Mencuccini M; J Grace. 1995. Climate influences leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiol.* 15: 1–10.
- Neilsen WA, EA Pinkard. 2003. Effects of green pruning on growth of *Pinus radiata*. *Can. J. For. Res.* 33: 2067-2073.
- Newton M; B Lachenbruch; JM Robbins; EC Cole. 2012. Branch diameter and longevity linked to plantation spacing and rectangularity in young Douglas-fir. *For. Ecol. Manage.* 266, 75-82.
- Nikinmaa E. 1992. Analysis of the growth of Scots pine; matching structure with function. *Acta Forestalia* 235.
- Pallardy SG. 2008. *Physiology of woody plants*. 3° Ed. New York, USA. Elsevier. 454 p.
- Pinkard EA; CL Beadle. 2000. A physiological approach to pruning. *Int. For. Rev.* 2 (4), 295-305.
- Pothier D; HA Margolis; RH Waring. 1989. Patterns of change of saturated sapwood permeability and sapwood conductance with stand development. *Can. J. For. Res.* 19(4), 432-439.
- Pothier D; HA Margolis. 1991. Analysis of growth and light interception of balsam fir and white birch saplings following precommercial thinning. *Annales des sciences forestières*, 48(2), 123-132. EDP Sciences.
- Power H; V LeMay; D Kneeshaw; F Berninger. 2016. Pipe-model ratio distributions and branch foliage biomass: differences between two sympatric spruce species. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 31(1), 8-18.
- Proe MF; DJ Mead; D Byrne. 2000. Effect of pruning on nitrogen dynamics within crowns of *Pinus radiata*. *Tree Physiol* 20 (10): 653-661.
- R Development Core Team, 2016. R “A language and environment for statistical computing” (version 3.1.0). Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available in: <http://www.R-project.org/>. [9 march 2016].
- Rodríguez R; M Espinosa; G Hofmann; M Marchant. 2003. Needle mass, fine root and stem wood production in response to silvicultural treatment, tree size and competitive status in radiata pine stands. *For. Ecol. Manage* 186: 287-296
- Sampson DA; FW Smith. 1993. Influence of canopy architecture on light penetration in lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *latifolia*) forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 64(1): 63-79.
- Schneider R; F Berninger; CH Ung; A Mäkelä; DE Swift; SY Zhang. 2011. Within crown variation in the relationship between foliage biomass and sapwood area in jack pine. *Tree Physiol.* 31: 22-29
- Schoettle A; W Smith. 1991. Interrelationships among light, photosynthesis and nitrogen in the crown of mature *Pinus contorta* ssp. *latifolia*. *Tree Physiol.* 19 (1): 13-22.
- Sheriff DW. 1996. Responses of carbon gain and growth of *Pinus radiata* stands to thinning and fertilizing. *Tree Physiol.* 16(6): 527-536.
- Shinozaki K; K Yoda; K Hozumi; T Kira. 1964a. A quantitative analysis of plant form. The pipe model theory. *J. J. Ecol.* 14(3): 97-105.
- Shinozaki K; K Yoda; K Hozumi; T Kira. 1964b. A quantitative analysis of plant form. The pipe model theory. II Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *J. J. Ecol.* 14(4): 133-139.
- Stancioiu PT; KL O'Hara. 2005. Sapwood area-leaf area relationships for coast redwood. *Can. J. For. Res.* 35:1250-1256.

- Stenberg P; T Kuuluvainen; S Kellomäki; JC Grace; EJ Jokela; HL Gholz. 1994. Crown structure, light interception and productivity of pine trees and stands. Ecological Bulletins N° 43. Environmental Constraints on the structure and productivity of pine forest ecosystems: A Comparative Analysis, Oikos Editorial Office, 20- 34
- Sutton WRJ; JB Crowe. 1975. Selective pruning of radiata pine. N. Z. J. For. Sci. 5:171-195.
- Trincado G; HE Burkhart. 2009. A framework for modeling the dynamics of first-order branches and spatial distribution of knots in loblolly pine trees. Can. J. For. Res. 39 (3): 566-579.
- Tyree MT; FW Ewers. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. New Phytologist, 119(3), 345-360.
- Valentine HT. 1988. A carbon-balance model of stand growth: a derivation employing pipe-model theory and the self-thinning rule. Annals of Botany 62(4), 389-396.
- Valentine HT; A Mäkelä. 2005. Bridging process-based and empirical approaches to modeling tree growth. Tree Physiol. 25(7): 769-779.
- Vanclay JK. 1994. Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests. School of Environmental Science and Management Papers, 537.
- Velazquez-Martinez A; DA Perry; TE Bell. 1992. Response of aboveground biomass increment, growth efficiency, and foliar nutrients to thinning, fertilization, and pruning in young Douglas-fir plantations in the central Oregon Cascades. Can. J. For. Res 22: 1278-1289
- Waring RH; K Newman; J Bell. 1981. Efficiency of tree crowns and stemwood production at different canopy leaf densities. Forestry, 54(2): 129-137.
- Waring RH; PE Schroeder; R Oren. 1982. Application of the pipe model theory to predict canopy leaf area. Can. J. For. Res. 12: 556-560.
- Weiskittel AR; DA Maguire; RA Monserud. 2007. Modeling crown structural responses to competing vegetation control, thinning, fertilization, and Swiss needle cast in coastal Douglas-fir of the Pacific Northwest, USA. For. Ecol. Manage. 245, 96–109.
- Weiskittel AR; RS Seymour; PV Hofmeyer; JA Kershaw. 2010 Modelling primary branch frequency and size for five conifer species in Maine, USA. For. Ecol. Manage. 259: 1912–1921.
- West GG. 1998. *Pinus radiata* growth responses to pruning, thinning and nitrogen fertilisation in Kaingaroa Forest. N. Z. J. For. Sci. 28, 165-181.
- Whitehead D, WRN Edwards, PG Jarvis. 1984. Conducting sapwood area, foliage area, and permeability in mature trees of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. Can. J. For. Res. 14(6): 940-947.
- Whitehead D.; NJ Livingston; FM Kelliher; KP Hogan; S Pepin; TM Mcseveny; JN Byers. 1996. Response of transpiration and photosynthesis to a transient change in illuminated foliage area for a *Pinus radiata* D. Don tree. Plant, Cell and Environment 19, 949-957
- Whyte AGD; RC Woollons. 1990. Modelling stand growth of radiata pine thinned to varying densities. Can. J. For. Res. 20(7): 1069-1076.
- Xiao CW; R Ceulemans. 2004. Allometric relationships for below-and aboveground biomass of young Scots pines. For. Ecol. Manage, 203(1): 177-186.
- Xu M; T Harrington. 1998. Foliage distribution of loblolly pine as affected by tree dominance, crown size and stand characteristics. Can. J. For. Res. 28, 887-892.
- Zeng B. 2003. Aboveground biomass partitioning and leaf development of Chinese subtropical trees following pruning. For. Ecol. Manage. 173: 135-144.

ANEXO I

Descripción de los suelos de Ensayo

Ambos ensayos se encuentran ubicados sobre la serie Serie La13, que abarca las siguientes Unidades Cartográficas:

- La Alianza (30%): compuesto por suelos de tipo Hapludol petrocálcico y lítico. Es un suelo oscuro y somero, de aptitud agrícola, se halla en un paisaje de lomas y pendientes de áreas serranas, dentro de la Subregión Sierra y Pedemonte de Tandilia, bien drenado a algo excesivamente drenado, evolucionado sobre sedimentos loésicos limosos finos, apoyado sobre una costra calcárea de extensión regional, no alcalino, no salino con pendiente 1-3 %.

- Sierra de los Padres (30%): se trata de un Hapludol lítico. Es un suelo negro, muy somero, con aptitud ganadera, se encuentra en un paisaje serrano con afloramientos rocosos, en la Subregión de las Sierras de Ventania, en posición de loma, con pendientes 3 a 10 %, bien drenado, formado sobre sedimentos loésicos sobre roca, no salino y sin alcalinidad.

- Azul (20%): Argiudol petrocálcico y típico. Es un suelo muy oscuro, moderadamente profundo y apto para los cultivos agrícolas, se encuentra en un paisaje de lomas extendidas y pendientes en posición de loma del sector Subregión Sierras y Pedemonte del Sistema de Tandilia, bien drenado, desarrollado en sedimentos loésicos finos que se apoyan sobre una costra calcárea de extensión regional "tosca", no alcalino, no salino, pendientes 1 a 3 %.^a



Foto 1. Detalle del perfil de la Serie Azul