

Recibido 16 de diciembre de 2016 // Aceptado 27 de septiembre de 2018 // Publicado online 11 de septiembre de 2019

Efecto de la aclimatación a la intensidad lumínica en vivero sobre el desempeño postrasplante de plantines de *Austrocedrus chilensis*

LETOURNEAU, F.J.¹; NAMIOT, G.²; PERDOMO, M. H.²; BASIL, J.G.¹

RESUMEN

La restauración de bosques de *Austrocedrus chilensis* requiere plantines que soporten difíciles condiciones postrasplante. Durante la etapa de propagación en vivero, es común emplear cubiertas plásticas y mallas media sombra para la producción de plantines, pero esto induce una aclimatación a la intensidad lumínica que puede afectar su comportamiento al trasplante. El objetivo de este trabajo consistió en estudiar las características morfológicas y fisiológicas de la aclimatación y sus consecuencias sobre la mortalidad y crecimiento postrasplante a campo. Para esto se establecieron dos ensayos. En el primero se evaluaron los cambios de asignación de biomasa de hojas, tallos, raíces, y las variaciones de algunos parámetros fotosintéticos de 90 plantines aclimatados a tres niveles de luz durante tres años. En el segundo ensayo se trasplantaron 360 plantines en un diseño bifactorial (cobertura del micrositio y aclimatación en vivero) con dos niveles cada factor. Con los datos de este experimento se ajustaron un conjunto de modelos lineales de efectos mixtos, (Ho nulas y alternativas), y se estimaron las tasas de mortalidad y de crecimiento como respuesta a los factores; los modelos fueron contrastados entre sí mediante una prueba de cociente de verosimilitud (LRT). La aclimatación en vivero produjo cambios de área foliar específica ($P < 0,05$; $n=30$), en el cociente tallo/raíz, ($P < 0,05$; $n=30$); y en parámetros fotosintéticos como A_{\max} , y la eficiencia cuántica ϕ ($n=8$, $P < 0,05$). En el experimento a campo, no pudo rechazarse la Ho de que la tasa de mortalidad depende solo del factor micrositio (g.l.=3, AIC=112,35, $\chi^2=0,00$, $P=1,00$), y la covariable tamaño de planta mejoró la representación del modelo ($P=0,001^{***}$, g.l.=4, AIC=114,11, $\chi^2=101,35$), de acuerdo a la prueba de suma de rangos la distribución de frecuencia por tamaños de plantas muertas difiere por el grado de aclimatación en vivero ($W=80$, $P=0,01^*$). La prueba de modelos estableció que la aclimatación es un factor relevante para explicar el crecimiento postrasplante ($P < 0,001^{***}$, g.l.=4, AIC=475,12, $\chi^2=7,48$). El empleo de plantas aclimatadas en vivero a condiciones de alta radiación mejora el crecimiento inicial, y en menor grado afecta la supervivencia en etapa de trasplante. Para reducir la probabilidad de muerte es necesario proveer de protección a la insolación independientemente del grado de aclimatación.

Palabras clave: ecofisiología, fotosíntesis, morfología, mortalidad, crecimiento, modelos lineales mixtos, reforestación, restauración.

¹Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Centro Regional Patagonia Norte (CR Pat. Nor), Estación Experimental Agropecuaria (EEA) Bariloche Dr. "Grenville Morris", Modesta Victoria 4450 (8400), San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina. Correo electrónico: letourneau.federico@inta.gob.ar. Dirección del autor: Casilla de Correo Nro. 26, CP 8430, El Bolsón, provincia de Río Negro, Argentina.

²Escuela Agrotécnica Nro. 717. Co. Radal, Lago Puelo, Chubut, Argentina.

ABSTRACT

The restoration of *Austrocedrus chilensis* forests requires seedlings that withstand difficult post-transplant conditions. During the stage of propagation in the nursery, it is common to use plastic covers and shade meshes for the production of seedlings, but this induces an acclimation to the light intensity that can affect their behavior to the transplant. The objective of this work was to study the morphological and physiological characteristics of acclimation and its consequences on post-transplant mortality and growth in the field. We established two trials, in the first one, we evaluated the changes in the biomass allocation of leaves, stems, roots, and the variations of some photosynthetic parameters, of 90 seedlings acclimated to three light levels for three years. In the second trial, we transplanted 360 seedlings in a two-factor design (micro site coverage and nursery acclimation) with two levels each factor. We fitted a set of mixed linear effects models using data of this experiment, the mortality and growth rates was estimated using one or both factors as predictor variable; and we tested the set of models with each other by a likelihood ratio test (LRT).

Nursery acclimation produced changes in specific leaf area ($P < 0.05$, $n=30$), in the stem / root ratio ($P < 0.05$, $n = 30$); and in photosynthetic parameters such as A_{max} and quantum efficiency ϕ ($n=8$, $P < 0.05$). In the field experiment, we could not reject H_0 that microsite levels factor is a significant predictor of mortality rate ($gl=3$, $AIC=112.35$, $\chi^2=0.00$, $P=1.00$). The covariate plant size improved the representation of this model ($P=0.001^{***}$, $gl=4$, $AIC=114.11$, $\chi^2=101.35$), further a rank sum test shows that frequency distribution by sizes of dead plants differs by the degree of acclimation to shade in the nursery ($W=80$, $P=0.01^*$). The LRT test established that acclimation is a relevant factor to explain post-transplant growth ($P < 0.001^{***}$, $g.l.=4$, $AIC=475.12$, $\chi^2=7.48$). The use of acclimated nursery plants at high radiation conditions improves the initial growth, and to a lesser degree affects the survival in the transplant stage. To reduce the probability of death, it is necessary to provide protection against insolation regardless of the degree of acclimation in the nursery.

Keywords: reforestation, restoration, ecophysiology, photosynthesis, morphology, mortality, growth, mixed linear models.

INTRODUCCIÓN

En etapas juveniles del bosque de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. Et. Bizzari los arbustos ejercen un efecto positivo sobre los plantines de esta especie. Por una parte, este efecto es mediado por la sombra, al reducir las altas temperaturas que genera la radiación solar directa. Por otra parte, esta sombra también puede ejercer un efecto negativo, ya que reduce la radiación fotosintéticamente activa, y esto tiene impacto sobre la productividad de los plantines o árboles juveniles. Este interjuego de efectos positivos y negativos son determinantes en la dinámica de estos bosques (Kitzberger *et al.*, 2000; Letourneau *et al.*, 2004) y debe ser considerado cuidadosamente cuando se desea restaurar de forma activa. Para esto es necesario considerar cuidadosamente las condiciones en las que los plantines son producidos en vivero y las condiciones en que estos luego son trasplantados, ya que pueden afectar los resultados de los trabajos de restauración (Urretavizcaya y Deffosé, 2012). Por ejemplo, es común utilizar mallas media sombra para amortiguar condiciones de estrés hídrico de las plántulas, sin embargo, esto puede afectar negativamente la productividad de estas, ya que la cubiertas plástica de un invernáculo reduce entre 5% y 20% la radiación solar (Flores Ortega *et al.*, 2012; McMahon *et al.*, 1990, respectivamente), y las mallas media sombras pueden transmitir entre 50% y 80% de la radiación incidente (McMahon *et al.*, 1990). Los plantines se aclimatan al

ambiente lumínico a través de cambios morfológicos y fisiológicos, esto les permite sobrevivir y crecer dependiendo de su tolerancia a la sombra (Bond *et al.*, 1999). Estos cambios pueden ser un aumento del área fotosintética para compensar la reducción lumínica, a costa del crecimiento de raíces (Waring y Schlesinger 1985); la modificación de la anatomía interna de las hojas (Sharew *et al.*, 1996) que se refleja en su forma y tamaño; o los cambios en el crecimiento de los tallos (Ballaré *et al.*, 1991). Este proceso de aclimatación también afecta el proceso de fotosíntesis ya que las plantas pueden variar la concentración de clorofila y la fracción de nitrógeno invertida en la captura de luz, con cambios de eficiencia fotosintética, tasas máximas de asimilación y de respiración (Ninemets *et al.*, 1998; Grassi y Minotta, 2000; Delagrange *et al.*, 2004).

En el año 1999, la Reserva Forestal Loma del Medio – Río Azul gestionada por INTA fue afectada por un incendio forestal de 200 ha de extensión de bosques puros de *A. chilensis*. Diez años después, la recolonización posincendio había generado dos sectores bien diferenciados, uno caracterizado por especies leñosas nativas de hábito rebrotante, como *Nothofagus antartica*, *Lomatia hirsuta*, *Schinus patagonicus*, que es la situación común en estos bosques. Mientras que en otra área este proceso estuvo dominado por una rápida ocupación de especies invasoras con la especie arbórea *Betula alba* dominando el dosel, y un sotobosque de *Rosa eglanteria* y *Rubus sp.* de diver-

sa espesura. (Perdomo *et al.*, 2009). Por un lado, en el primer caso la vegetación presentó una cobertura baja, y una distribución espacial dispersa, esto facilitó las tareas de restauración, empleándose la cobertura de árboles y arbustos como nodrizas de los plantines de *A. chilensis*, y sus resultados son analizados en otro trabajo. Por otro lado, la vegetación invasora dificultaba el acceso para las tareas de restauración, y su alto nivel de cobertura excedía la protección necesaria para una exitosa plantación. En este caso se procedió a realizar el manejo de la vegetación mediante apertura de fajas con el objetivo de proceder a la reforestación. Si bien esta es una técnica que puede formar parte de la preparación del sitio para mejorar el desempeño de los plantines, no es usual que se aplique en áreas posincendio en este tipo de bosque nativo. Si bien la remoción de la vegetación libera recursos para los plantines (luz, agua, nutrientes), al mismo tiempo genera condiciones microclimáticas en la etapa de prendimiento que podrían ser negativas, (por ej. alta demanda evaporativa) y llevar al fracaso de la reforestación en el caso de esta especie. El objetivo de este trabajo consistió en caracterizar el grado de aclimatación de *A. chilensis* a la intensidad lumínica en vivero; y evaluar el efecto de esta aclimatación sobre la supervivencia y crecimiento de los plantines con posterioridad al trasplante en condiciones particulares de restauración.

Proponemos como hipótesis que la aclimatación a la intensidad lumínica en etapa de vivero afecta características morfológicas y ecofisiológicas de plantines de *A. chilensis*, que son críticas para sobrevivir y crecer al trasplantarlas; y la preparación del sitio genera condiciones microambientales que afecta a los plantines de forma diferenciada, según su grado de aclimatación en vivero.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para alcanzar los objetivos propuestos y probar las hipótesis se realizaron dos experimentos independientes entre sí, en el primero se evaluó el efecto que tiene la intensidad lumínica sobre las características ecofisiológicas de los plantines en la etapa de vivero (experimento 1). En el segundo experimento, se evaluó el crecimiento y supervivencia postrasplante de plantas aclimatadas a distintos niveles de intensidad lumínica en vivero (experimento 2).

Experimento 1

Este experimento se diseñó como un ensayo factorial, donde se cultivaron 90 plantines de dos años de edad durante tres años, en tres niveles de intensidad lumínica (30 plantines por cada nivel, 8%, 41% y 100% de radiación solar). Originalmente los plantines fueron reproducidos por siembra en almácigos en un invernáculo, al alcanzar un año de edad fueron repicados a macetas de polietileno de 12 cm x 26 cm con un sustrato de textura franco – limosa y mantenidos en esas condiciones un año más. Luego fueron repicados a macetas de 27 cm x 31 cm con un sustrato similar, y se trasladaron a la intemperie debajo de

estructuras cubiertas con una malla plástica media sombra de color negro. Esta se dispuso de forma simple y doble para lograr niveles de cobertura intermedia (41%) y alta respectivamente (8%), y sin malla para un tratamiento testigo a pleno sol (100%). En esta etapa los plantines fueron irrigados con una frecuencia de 3 días durante el período de crecimiento vegetativo.

En cada nivel de cobertura se evaluó la respuesta fotosintética a saturación de luz, los cambios morfológicos a nivel de tallos, hojas y raíces, y el efecto que tiene la acumulación de biomasa foliar sobre el crecimiento de los plantines. La intensidad de luz se definió como la fracción entre la radiación fotosintéticamente activa (PAR, según sus siglas en inglés) medida en el ápice, respecto de PAR a pleno sol. El PAR se midió con un sistema Sunscan (Delta-T Devices Ltd, Cambridge, Reino Unido). Para establecer la respuesta fotosintética a saturación de luz se realizaron mediciones de fotosíntesis con un sistema LI-6200 (LI-COR, Nebraska, EUA), en cuatro plantines de cobertura nula (100% PAR) y cuatro de cobertura alta (8% PAR), en nueve niveles de PAR entre 0 y 2.000 mol fotones m² seg⁻¹ a 25 °C de temperatura y 360 ppm de CO₂. Para cada planta se ajustaron los parámetros (A_{max} , ϕ , O , R_d) de un modelo hiperbólico rectangular a saturación lumínica (Lambers, 1998) según la ecuación 1.

$$A = \frac{\Phi \times I + A_{max} - \sqrt{(\Phi \times I + A_{max})^2 - 4 \times \Theta \times \Phi \times I \times A_{max}}}{2 \times \Theta} - R_d \quad [1]$$

Donde:

A: fotosíntesis neta [mol C m² seg⁻¹].

A_{max} : tasa máxima de asimilación de CO₂ a saturación de luz, [mol C m² seg⁻¹].

I: Intensidad de luz expresada como densidad de flujo de fotones [mol fotones m² seg⁻¹].

ϕ : Eficiencia fotosintética (basada en fotones absorbidos o incidentes).

O: Factor de curvatura

R_d : Respiración en oscuridad, [mol C m² seg⁻¹].

Para establecer los cambios morfológicos a nivel de tallos, hojas y raíces, se evaluó el grado de aclimatación de las hojas de 30 plantines (10 por nivel de cobertura) a través de la distancia máxima entre los bordes exteriores de hojas laterales opuestas (DMHO, figura 1 A y 1 B) y el área foliar específica (AFE) ambas de acuerdo a Letourneau *et al.* (2004). En el segundo y tercer año se seleccionaron 10 plantines de cada tratamiento y se secaron en estufa a 60 °C hasta alcanzar peso constante en las fracciones de biomasa de raíces, tallos y hojas. Con estas se calculó el cociente de biomasa aérea/subterránea.

Para establecer el efecto que tiene la acumulación de biomasa foliar sobre el crecimiento de los plantines se pesó la biomasa foliar del tercer año; y el incremento en biomasa se estimó utilizando los diámetros del año dos y año tres, con un modelo de biomasa total ajustado para este ensayo con los plantines de los tres tratamientos de cobertura (ecuación 2, R²=0,91; n=60).

$$\text{Biomasa total [g]} = 0,125 \times \text{diámetro [mm]}^{2,65} \quad [2]$$

Se empleó un análisis de varianza ($\alpha = 0,05$) para analizar tanto los cambios en los parámetros fotosintéticos de la ecuación 1 (A_{max} , ϕ , O y R_d), como los parámetros de aclimatación a nivel de planta y hoja (tallo/raíz, AFE, DMHO). Estos resultados se presentan en la tabla 2. También se analizó la correlación de Spearman (P -valor $< 0,05$), entre la biomasa de hojas y el incremento anual en biomasa total.

Experimento 2

En el experimento 2 se evaluó la respuesta en crecimiento y la mortalidad al trasplante de plantines con características morfológicas (hojas y plantas) similares a los plantines de media y alta cobertura del experimento 1. Estos fueron trasplantados en dos condiciones contrastantes de insolación. El ensayo se estableció en la Reserva Forestal, en un sitio quemado e invadido por especies exóticas. Este lugar se caracteriza por presentar una pendiente suave ($< 5\%$), con un suelo desarrollado sobre una capa de ceniza volcánica, evolucionada en un clima húmedo, con un perfil A/AC/C de textura franco arenosa fina de baja densidad aparente ($< 0,90 \text{ g/cm}^3$), bien provisto de materia orgánica superficial (5 a 8%), y alta retención de fosfatos ($> 85\%$) con buena permeabilidad, bien drenado con un leve déficit hídrico estival superficial (Basil *et al.*, 2013). Con posterioridad al incendio el área fue colonizada por *Betula alba* (3 – 5 m de altura), presentando un denso sotobosque de *Rosa eglanteria* y *Rubus sp.* Allí se abrió, con la ayuda de un tractor y una trituradora, una faja de tres metros de ancho y cien metros de longitud con dirección este-oeste. El trasplante se realizó sobre los bordes de la faja (borde norte: micrositio 1 y borde sur: micrositio 2), cuya orientación presentan condiciones microclimáticas contrastantes para el desarrollo de los plantines. Por una parte, en el primer caso la medición de la fracción de PAR sobre 10 puntos equidistantes a lo largo del micrositio 1 resultó en un nivel de insolación moderado con un valor promedio de PAR de 42%, y valores mínimos y máximos de 8% y 75% respectivamente, y un desvío estándar de 22%. Por otra parte, en el micrositio 2 se determinó que su nivel de insolación era alto con un PAR promedio de 75%, y valor mínimo y máximo de 43% y 96% respectivamente, con un desvío estándar de 15%.

El diseño de este ensayo fue bifactorial (tipo de plantín y micrositio) con dos niveles cada uno, lo que resultó en cuatro tratamientos, con 5 réplicas cada uno, totalizando 20 unidades experimentales. La asignación de los tipos de plantas y micrositio para cada unidad experimental se realizó de forma aleatoria. Cada unidad experimental estuvo compuesta por 6 hoyos de plantación dispuestos en línea recta, y una separación entre hoyos de 100 centímetros. En cada hoyo se trasplantaron tres plantines dispuestos en los vértices de un triángulo equilátero de treinta centímetros de lado. Este experimento contó con un $n=360$ plantines trasplantados (3 plantines/hoyo x 6 hoyos/unidad experimental x 20 unidades experimentales=360 plantines).

En cada planta se midió el diámetro de cuello y estado

(vivo o muerto) al iniciar la primavera y en otoño empleando un calibre digital de 0,001 mm de precisión. A mitad de la temporada de crecimiento se desmalezó de forma manual por única vez. Durante el período primavera-otoño la precipitación en la estación meteorológica INTA localizada a 2,7 km del ensayo fue de 169 mm, que representa 2,3 veces más que el promedio de la serie histórica 1953-2011, Letourneau *et al.*, 2016).

Los plantines para este experimento se cultivaron en el invernáculo de la Escuela Agro Técnica N° 717, de Cerro Radal, Lago Puelo, provincia de Chubut. El invernadero tenía como cobertura una lámina de polietileno tipo cristal de 150 micrones con una transmitancia aproximada del 75% en horas del mediodía. Los plantines fueron sembrados en almacigueras y repicados al finalizar el primer año a bandejas con contenedores de 265 cm^3 de capacidad, con un sustrato de biosólidos compostados de acuerdo a Basil *et al.* (2009), y mantenidos en estos envases durante un año más hasta el momento de trasplante a campo. Los plantines tipo 1 estuvieron sometidos a las condiciones de iluminación generales del invernadero. Mientras que los plantines tipo 2 se cultivaron en un sector donde se colocó una malla media sombra de forma simple. En vivero, las características de los plantines tipo 1 y tipo 2 se evaluaron mediante un muestreo de altura y diámetro ($n=36$), y se seleccionaron cuatro individuos de cada grupo sobre los que se describió la morfología de hojas, tallos y raíces de forma similar al experimento 1.

Para analizar los resultados del experimento 2 se ajustaron un conjunto de modelos lineales de efectos mixtos (ecuación 3, tabla 1). Estos modelos establecen una relación entre los factores o variables predictoras (efectos fijos: micrositio y tipo de plantín, efectos aleatorios o covariables: tamaño del plantín “d0” e intensidad lumínica de la unidad experimental “iL”) y las respuestas observadas (mortalidad “m” y/o crecimiento “c”). Además permiten dar cuenta de las variaciones (efectos aleatorios) y/o falta de independencia entre las observaciones, propias del diseño experimental cuando los datos se presentan agrupados, por ejemplo tres plantines dispuestos en un mismo hoyo de plantación (“subp”) y a su vez estos hoyos agrupados por unidad experimental (“p”).

Cada uno de los modelos de la tabla 1 representa una hipótesis en relación con los factores que influyen sobre el comportamiento de los plantines. El proceso de prueba de hipótesis consiste en comparar entre sí dos modelos, donde uno es un caso especial del otro (modelo nulo vs. alternativo) a partir de un test de cociente de verosimilitud (LRT, por sus siglas en inglés Lewis *et al.*, 2011) que identifica cual de ambos modelos comparados representa con mayor exactitud los valores observados.

En primer lugar se probó la significancia de las covariables tamaño del plantín, “d0”, e intensidad lumínica en el sitio de trasplante “iL”, en relación con la hipótesis de que estas no influyen sobre la mortalidad “m” y/o el crecimiento “c” ($H_0 1$, $H_0 3$; modelos 1 a 3, y modelos 7 a 9 respectivamente, tabla 1 y tabla 3). En segundo lugar se probaron las hipótesis que relacionan los factores microsi-

tio y tipo de plantín con la mortalidad y el crecimiento en el trasplante (Ho 2, Ho 4; modelos 4 a 6, y modelos 10 a 12 respectivamente, tabla 1 y tabla 3), con la incorporación del efecto de las covariables significativas probadas con anterioridad. Los modelos se ajustaron con el programa R (R Core Team, 2013), y el paquete lme4 (Bates *et al.*, 2014). La variable de respuesta mortalidad "m" es de carácter binario (muerto/vivo) por ello se utilizó una función de ligamiento binomial para el ajuste del modelo. Además se realizaron pruebas de suma de rangos de Wilcoxon ($P < 0,05$) para probar si existen diferencias en las distribuciones de frecuencia de tamaño ("d0", diámetro del plantín al momento de trasplante), entre niveles del efecto (micrositio 1 y 2 o tipo de planta 1 y 2).

$$y = X\beta + Zu + e \quad [3]$$

Donde:

y : vector variable de respuesta de $n \times 1$ observaciones ("m", 1:muerto, 0: vivo; "c" variable continua), X : vector de variables predictoras ($n \times q$), β : coeficientes de efectos fijos, para determinar mediante el ajuste del modelo, Z: diseño de los efectos aleatorios ($n \times p$), u: vector de efectos aleatorios (covariables "d0", "iL"), $u \sim N(0, G)$, e: error calculado como $e = y - (X\beta) + (Zu)$, $e \sim N(0, R)$, n: número de observaciones (360 plantines), q: número de variables predictoras (q = 2: micro sitio y tipo de plantín). p: número de unidades experimentales anidadas (p: subp).

RESULTADOS

Experimento 1

Las plantas presentaron cambios significativos asociados a la reducción de PAR (tabla 2). Se observó una disminución de la biomasa total al mismo tiempo que un aumento en la proporción asignada a las fracciones de tallos y hojas, y una reducción en el componente de raíces (tabla

2). A nivel de hojas la reducción de PAR se reflejó en un notable aumento de los indicadores morfológicos DMHO y AFE (tabla 2). A nivel fisiológico la tasa máxima de asimilación de C (A_{max}), se redujo 30,2%, y la eficiencia fotosintética (ϕ) se incrementó en 3,37 veces como respuesta a la disminución de la intensidad lumínica (tabla 2). La productividad de los plantines estuvo altamente correlacionada con la biomasa foliar acumulada durante el experimento (Rho de Spearman=0,86*** $P < 0,001$).

Experimento 2

Las plantas tipo 1 y tipo 2 presentaron diferencias significativas en diámetro, con valores promedio y desvíos estándar de $3,3 \pm 0,35$ mm y de $2,8 \pm 0,32$ mm ($n=36$, $F=13,84$, $P < 0,01^*$), también se observaron diferencias significativas en altura total, $20,5 \pm 4,7$ cm y $26,3 \pm 4,9$ cm ($n=36$, $F=13,04$, $P < 0,001^{**}$), y en los valores de cociente altura/diámetro (a/d) de 62 ± 12 y 92 ± 14 para el plantín tipo 1 y 2 respectivamente ($n=36$, $F=46,56$; $P < 0,001^{**}$). Las hojas de los plantines también presentaron diferencias significativas en el indicador DMHO, con valores de $3,39 \pm 0,46$ mm para plantas tipo 1; y $5,32 \pm 0,72$ mm para tipo 2 ($n=10$; $F=25,39$; $P=0,001^{**}$). También se observó un incremento del orden de ramificación de las ramillas de los plantines tipo 1 (figura 1 A, primero, segundo y tercer orden de ramificación) en relación con las ramillas de los plantines tipo 2 (figura 1 B, primer y segundo orden de ramificación).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En los dos experimentos, la aclimatación a la intensidad lumínica produjo cambios, tanto en el proceso fotosintético como en la morfología de las plantas. En cuanto a la fotosíntesis, las plantas de cobertura nula del ensayo 1 tuvieron valores de A_{max} significativamente mayores que los de cobertura alta, pero una eficiencia en el uso de la luz menor (tabla 2, A_{max} , y ϕ , respectivamente). Estos cambios han sido

Modelo	Descripción del modelo
1	$m = (\text{micrositio} + \text{tipo de plantín}) \beta + (p:\text{subp}) u + e$
2	$m = (\text{micrositio} + \text{tipo de plantín}) \beta + (p:\text{subp}, d0) u + e$
3	$m = (\text{micrositio} + \text{tipo de plantín}) \beta + (p:\text{subp}, d0, iL) u + e$
4	$m = (\text{micrositio}) \beta + (p:\text{subp}, d0) u + e$
5	$m = (\text{tipo de plantín}) \beta + (p:\text{subp}, d0) u + e$
6	$m = (\text{micrositio} * \text{tipo de plantín}) \beta + (p:\text{subp}, d0) u + e$
7	$c = (\text{micrositio} + \text{tipo de plantín}) \beta + (p:\text{subp}) u + e$
8	$c = (\text{micrositio} + \text{tipo de plantín}) \beta + (p:\text{subp}, d0) u + e$
9	$c = (\text{micrositio} + \text{tipo de plantín}) \beta + (p:\text{subp}, d0, iL) u + e$
10	$c = (\text{micrositio}) \beta + (p:\text{subp}) u + e$
11	$c = (\text{tipo de plantín}) \beta + (p:\text{subp}) u + e$
12	$c = (\text{micrositio} * \text{tipo de plantín}) \beta + (p:\text{subp}) u + e$

Tabla 1. Modelos para las pruebas de Ho del experimento 2. Según lo definido en ecuación 3. Elaborado para la presente edición.

	Cobertura Nula	Cobertura Media	Cobertura Alta
Fracción RFA	100%	41%	8%
Fotosíntesis (n=8)			
Amax [$\mu\text{mol C m}^2/\text{seg}$]	4,3 \pm 0,72 a	-	3,0 \pm 0,38 b
Rd [$\mu\text{mol C m}^2/\text{sec}$]	0,05 \pm 0,3 a	-	0,41 \pm 0,3 a
ϕ [$\mu\text{mol C} / \mu\text{mol fotones}$]	0,008 \pm 0,003a	-	0,035 \pm 0,021b
Morfología de hoja y planta (n=30)			
AFE [m^2/kg]	6,7 \pm 1,5 a	8,8 \pm 0,7b	21,9 \pm 2,2 c
DMHO [mm]	3,8 \pm 1,5 a	5,0 \pm 0,4 b	7,8 \pm 0,2 c
cociente tallo / raíz	1,6 \pm 0,7 a	2,5 \pm 0,8 b	3,8 \pm 0,7 c
Biomasa total [g]	30,3 \pm 6,8 a	16,7 \pm 6,5 b	8,4 \pm 3,5 c
Biomasa de raíz [g]	12,2 \pm 4,3 a	5,3 \pm 3,0 b	1,8 \pm 1,0 c
Biomasa de tallo [g]	7,0 \pm 1,6 a	4,2 \pm 1,5 b	2,2 \pm 0,9 c
Biomasa de hojas [g]	11,1 \pm 1,7 a	7,2 \pm 2,4 b	4,4 \pm 1,8 c
Diámetro [mm] (d)	8,5 \pm 0,5 a	6,4 \pm 0,9 b	4,7 \pm 0,7 c
Altura [cm] (a)	32,4 \pm 7,1 a	36,4 \pm 7,6a	51,7 \pm 7,7 b
a / d [cm/cm]	38 \pm 8 a	57 \pm 10 b	110 \pm 14 c

Tabla 2. Parámetros ecofisiológicos y morfológicos de plantines aclimatados a la intensidad lumínica en el experimento 1. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos. Elaborado para la presente edición.

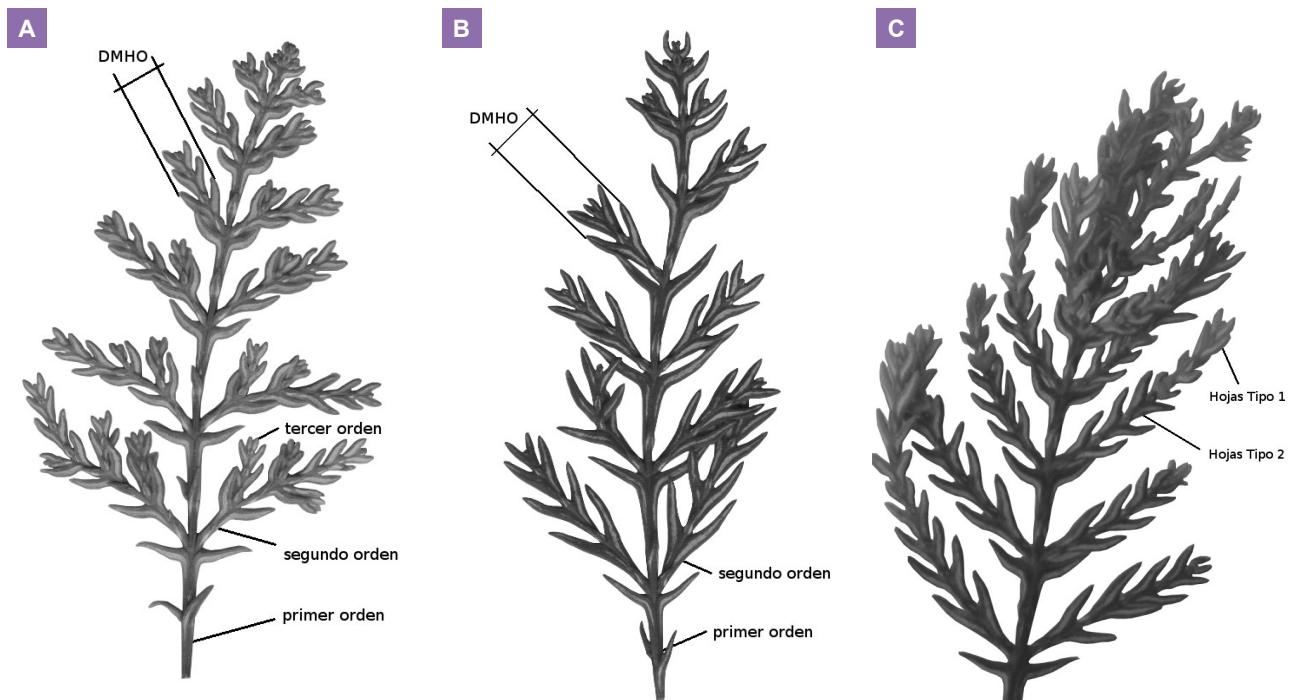


Figura 1. Fotografías de ramillas de plantines aclimatados a la intensidad lumínica. A: en vivero a niveles intermedios de intensidad lumínica (plantín tipo 1), B: en vivero a niveles bajos (tipo 2), C: en vivero a niveles bajos y en plantación a niveles altos de intensidad lumínica. DMHO: distancia máxima entre hojas opuestas. Elaborado para la presente edición.

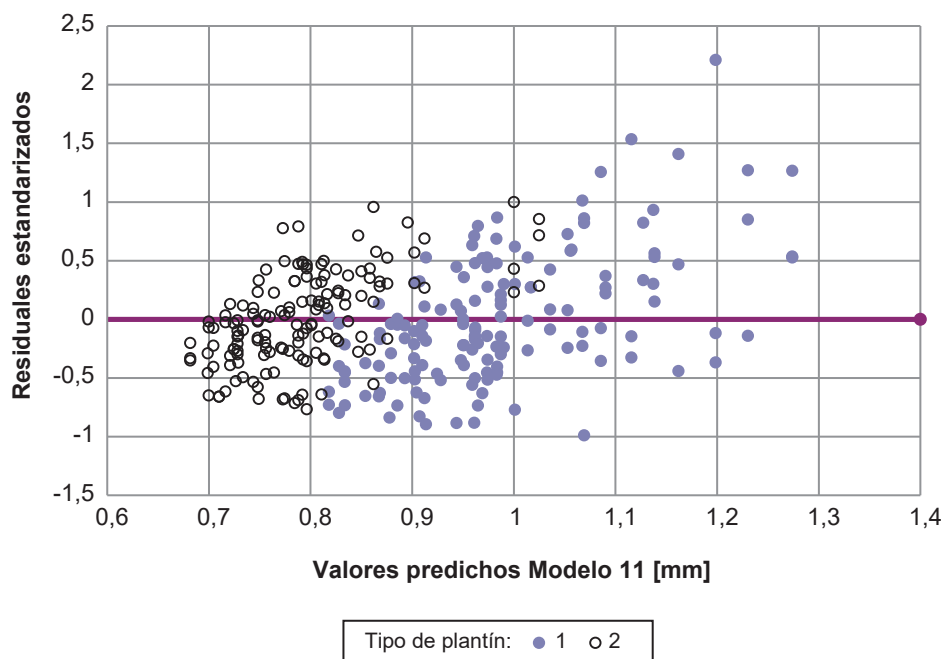


Figura 2. Dispersión de residuales estandarizados versus valores de “c” predichos por el modelo 11, para plantines tipo 1 y tipo 2. Editada para la presente edición.

observados para otras coníferas como *Picea abies* (Grassi y Minotta, 2000), *Picea rubens* (Alexander *et al.*, 1995) y latifoliadas como *Prunus serotina* (Abrams *et al.*, 1992), *Acer Sacharum* Marsh., y *Betula alleghaniensis* Britt (Delagrangé *et al.*, 2004), esto les permite a las plantas sobrevivir y utilizar de forma eficiente los recursos disponibles.

Los cambios morfológicos se detectaron tanto a nivel de hojas como de toda la planta. Las hojas de esta especie se caracterizan por presentar hojas escuamiformes y opuestas en pares decusados, con mayor desarrollo en sus hojas laterales (Dimitri, 1989) y existen diferencias en el tamaño y la coloración (datos no mostrados) en respuesta al proceso de aclimatación a la radiación solar. En ambos ensayos los plantines aclimatados a baja intensidad lumínica desarrollaron hojas más anchas que aquellos que lo hicieron a una mayor intensidad (para el experimento 1, tabla 2, DMHO 7,8 mm vs. 3,8 mm, para el experimento 2, 5,32 mm vs. 3,39 mm, y figura 1 B y 1 A respectivamente). Esta variación morfológica no debe interpretarse como aquella observada en la ontología de *A. chilensis* (Florin y Boutleje, 1954), sino que es el resultado de un alto grado de plasticidad fenotípica, que alcanza hasta 230% en AFE (tabla 2, 21,9 m² kg⁻¹ vs. 6,7 m² kg⁻¹) superando incluso a otras coníferas de bosques templados (Bond *et al.*, 1999). Esta variación en las características de las hojas también se observó a campo en el micrositio 2 de alta insolación sobre plantines aclimatados a la sombra, cuyas nuevas hojas contrastan con las desarrolladas en el vivero (figura 1 C).

Por una parte, las diferencias del cociente tallo/raíz son un efecto típico de plantas aclimatadas a distintos niveles de radiación (Waring y Schlesinger, 1985), y ha sido reportado en

otras investigaciones para la misma especie (Letourneau *et al.*, 2004; Letourneau, 2006; Urretavizcaya y Deffosé, 2012; Pafundi *et al.*, 2014). El incremento de la proporción de biomasa en componentes aéreos permite a las plantas incrementar la intercepción de radiación solar, aunque esto es acosta de reducir su capacidad de absorción de agua y nutrientes (tabla 2, cociente tallo/raíz = 3,8 para cobertura alta vs. 1,6 para cobertura nula). Por otra parte, el uso de mallas media sombras estimuló la elongación de los entrenudos de los tallos resultando en plantas más altas (experimento 1 tabla 2, 32,4 cm vs. 51,7 cm; y experimento 2, 20,5 cm vs. 26,3 cm para plantas soleadas y sombreadas respectivamente). Este efecto es una respuesta, mediada por fitocromos, a un cambio en la distribución del espectro del rojo/rojo lejano (Ballaré *et al.*, 1991), que tiene implicancias en la forma en que las plantas evitan la sombra o la competencia (Aphalo *et al.*, 1999).

El análisis LRT de los modelos 1 a 6 (tabla 1) muestra que el micrositio es relevante para explicar las tasas de mortalidad observadas, y que debe tenerse en cuenta el tamaño de la planta (“m”, tabla 3, Ho – 2, modelo 4 y modelo 2). El modelo 4 predice que la tasa de mortalidad al trasplante fue menor sobre el borde norte de la faja y mayor en el borde sur con alta insolación (5,5% vs. 13,2%, respectivamente). El grado de aclimatación a la radiación en vivero no influyó sobre la mortalidad (tabla 3, Ho – 2, modelo 4), de forma similar a lo reportado por Pastorino y Gallo (2005). Sin embargo, los plantines aclimatados a un menor nivel de radiación fueron más frecuentes en el cuartil superior de la distribución de tamaños de plantas muertas (Prueba de Wilcoxon, W = 80, P = 0,01*), ya que presentan un cociente tallo/raíz que las predisponen a la muerte por estrés hídrico (Leiva y Fernández – Alés, 1998).

Ho - 1) d0 e iL no influyen sobre la mortalidad.	modelo 1	modelo 1 vs. modelo 2	modelo 2 vs. modelo 3
Se rechaza parcialmente,	g.l. = 4	g.l. = 4	g.l. = 4
d0 si afecta la mortalidad.	AIC = 215,46	AIC = 114,11	AIC = 114,11
(modelo 2)		$\chi^2 = 101,35$	$\chi^2 = 0,00$
		P-valor < 0,001 ***	P-valor = 1,00
Ho - 2) El microsítio y tipo de plantín afectan la mortalidad.	modelo 4	modelo 4 vs. modelo 5	modelo 2 vs. modelo 5
Se acepta parcialmente.	g.l.= 3	g.l. = 3	g.l. = 4
El microsítio si afecta la mortalidad.	AIC = 112,17	AIC = 112,35	AIC = 114,11
(modelo 4)		$\chi^2 = 0,00$	$\chi^2 = 0,24$
		P-valor = 1,00	P-valor = 0,62
Ho - 3) d0 e iL no influyen sobre el crecimiento.	modelo 7	modelo 7 vs. modelo 8	modelo 8 vs. modelo 9
Se acepta.	g.l. = 5	g.l. = 6	g.l. = 7
(modelo 7)	AIC = 476,89	AIC = 478,89	AIC = 479,62
		$\chi^2 = 0,0$	$\chi^2 = 1,26$
		P-valor = 1,00	P-valor = 0,26
Ho - 4) El microsítio y tipo de plantín influyen sobre el crecimiento.	modelo 10	modelo 10 vs. modelo 11	modelo 11 vs. modelo 7
Se rechaza parcialmente. Solo el tipo de plantín afecta el crecimiento.			
(modelo 11)	g.l. = 4	g.l. = 4	g.l. = 5
	AIC = 482,6	AIC = 475,12	AIC = 476,89
		$\chi^2 = 7,48$	$\chi^2 = 0,23$
		P-valor < 0,001 ***	P-valor < 0,63

Tabla 3. Pruebas de Ho mediante LRT para probar el efecto del microsítio y tipo de plantín sobre la mortalidad y el crecimiento del experimento 2. Elaborado para la presente edición.

Por una parte, en relación con el crecimiento postrasplante (tabla 1, modelos 7 a 12) no se observó que hubiese una influencia del tamaño del plantín (“d0”), ni de otras condiciones del microsítio (tabla 3, Ho – 3, modelo 7). Las variaciones observadas se explicaron de forma significativa por el nivel de aclimatación en vivero. Este modelo explica que las plantas que en vivero se aclimatan a niveles altos de radiación solar, luego en el trasplante crecen más que aquellas plantas que lo hicieron a un nivel menor (figura 2, “c”, 0,98 mm vs. 0,79 mm, tabla 3, Ho – 4, modelo 11). Por otra parte, los modelos 6 y 12 refieren a la interacción entre el microsítio y tipo de plantín para la variable de respuesta “m” y “c” respectivamente. En ambos casos no se observó que hubiese una interacción significativa entre los tratamientos (resultados no presentados).

En vivero las plantas de *A. chilensis* se aclimatan al nivel de radiación solar, modificando su forma y fisiología fotosintética, y esto afecta su crecimiento y predisposición a la mortalidad en trasplante. Cuando los niveles de radiación son bajos las plantas incrementan la proporción de biomasa asignada a tallos y hojas en contraposición a las raíces, desarrollan mayor área foliar por unidad de biomasa, e incrementan la eficiencia de uso de la luz, como forma de compensar la falta de radiación, sin embargo, crecen menos. Cuando este tipo de plantas son trasplantadas en condiciones de alta radiación aumenta su probabilidad de muerte por estrés hídrico, por ello

es crítico proveer de una protección. Por el contrario cuando la radiación solar es alta las plantas acumulan mayor cantidad de biomasa, ya que poseen una alta tasa de fotosíntesis máxima, y la fijación de carbono la invierten proporcionalmente más en raíces que en tallos y hojas. Esto las prepara para tolerar el estrés hídrico. La forma de las hojas (DMHO) y de la planta (a/d) puede emplearse como indicadores para evaluar su grado de aclimatación. Se acepta la hipótesis propuesta de que la aclimatación a la intensidad lumínica en etapa de vivero afecta características morfológicas y ecofisiológicas de plantines de *A. chilensis*, que son críticas para sobrevivir y crecer al trasplantarlas. La condición microambiental en el trasplante afecta a los plantines de forma diferenciada, según su grado de aclimatación en vivero.

La utilización de plantas aclimatadas en vivero a condiciones de alta radiación puede contribuir al crecimiento inicial en plantación, aunque de todas formas es necesario proveerles una protección ya sea natural o por tratamiento (Varela *et al.*, 2016).

El desarrollo de un sistema de crianza de plantines que facilite el manejo de la intensidad lumínica puede contribuir al buen uso de los recursos destinados a la reforestación y restauración con esta especie. Para ampliar los alcances de este estudio es necesario estudiar el efecto que tiene la aclimatación a la luz

sobre el comportamiento estomático de *A. chilensis* y ensayar distintos métodos de preparación del sitio al trasplante.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue posible por el apoyo del CONICET, INTA - PNFOR 1104082, PNFOR 1104074, PATNOR 1281101. Personal de Campo Ftal. San Martín EEA Bariloche. Alumnos de la Esc. Agrot. 717 Co. Radal. Ing. Agr. Dolores Errasti por proveer plantines del tipo 2, Msc Ing. Agr. Teresa Boca de CIRN INTA y Dr. Corina Graciano de INFIVE – CCT CONICET por sus aportes para mejorar este manuscrito. A dos revisores anónimos por sus aportes para mejorar la presentación de esta investigación.

BIBLIOGRAFÍA

- ABRAMS, M.D.; KLOEPEL, B.D.; KUBISKE, M.E. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. *Tree Physiology*, Vol 10 (343):355.
- ALEXANDER, J.; DONNELLY, J.R.; SHANE, J. 1995. Photosynthetic and transpirational response of red spruce understory trees to light and temperature. *Tree Physiology* 15, 393-398.
- APHALO, P.J.; BALLARÉ, C.L.; SCOPEL, A.L. 1999. Plant – plant signalling, the shade avoidance response and competition. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 50 N.º 340, 1629-1634 pp.
- BALLARÉ, C.L.; SCOPEL, A.L.; SÁNCHEZ, R.A. 1991. Photocontrol of stem elongation in plant neighbourhoods: effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. *Plant, Cell and Environment* 14, 57-65.
- BASIL, G.; MAZZARINO, M.J.; ROSELLI, L.; LETOURNEAU, F.J. 2009. Efecto del compost de biósólidos en la producción de plantines de *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera). *Ciencias Del Suelo (Argentina)* 27(1), 49-55 pp.
- BASIL, G.; LETOURNEAU, F.J.; ANTOCI, V.; ANCALAO, M.; COBELO, C.; RUSCH, V.; AYESA, A.; UMAÑA, F.; SARASOLA, M.; CUEVAS, J.; DE AGOSTINI, N.; CLAPS, L.; ANDENMATTEN, E. 2013. Plan de uso múltiple de la Reserva Forestal "Loma del Medio – Río Azul". Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Bariloche, "Dr Grenville Morris". 189 p.
- BATES, D.; MAECHLER, M.; CHRISTENSEN, R.; SINGMANN, H.; DAI, B. 2014. Linear Mixed-effects models using Eigen and S4. (Disponible: <http://lme4.r-forge.r-project.org/> verificado: 02 de mayo de 2016).
- BOND, B.J.; FARNSWORTH, B.T.; COULOMBE, R.A.; WINNER, W.E. 1999. Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. *Oecologia*, 120, 183-192.
- DELAGRANGE, S.; MESSIER, C.; LECHOWICZ, M.J.; DIZEN-GREMEL, P. 2004. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology* 24, 775-784.
- DIMITRI, M.J. 1989. Iconografía dendrológica: Árboles exóticos e indígenas de la Argentina. Consejo Profesional de Ingeniería Agronómica - Orientación Gráfica Editora. 91 p.
- FLORES ORTEGA, A.; MARTINEZ SOTO, G.; QUIROZ RAMIREZ, J.C.; DIAZ SERRANO, R.D.; ROMERO VALDEZ, M. 2012. Análisis de la transmitancia de luz en un invernadero para producción de jitomate. *Acta Universitaria* Vol 22 (1). Universidad de Guanajuato, México, 5-10 pp.
- FLORIN, R.; BOUTLEJE, J.B. 1954 External Morphology and Epidermal Structure of Leaves in the Genus *Libocedrus*, s. lat. *Acta Horti Bergiani*, Band 17. N.º 2. Uppsala, Almqvist & Wiksells Boktryckert AB.
- GRASSI, G.; MINOTTA, G. 2000. Influence of nutrient supply on shade-sun acclimation of *Picea abies* seedlings: effects on foliar morphology, photosynthetic performance and growth. *Tree Physiology* 20, 645-652.
- KITZBERGER, T.; STEINAKER, D.F.; VEBLEN, T.T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81 (7), 1914-1924.
- LAMBERS, H.; STUART CHAPIN, F.; PONS, T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology* Springer, Berlin. 540 p.
- LEIVA, M.J.; FERNÁNDEZ-ALÉS, R. 1998. Variability in seedling water status during drought within a *Quercus ilex* subsp. *ballo-ta* population, and its relation to seedling morphology, *Forest Ecology and Management*, Vol. 111, Issues 2-3, 7, 147-156 pp.
- LETOURNEAU, F.J. 2006. Estudio de las interacciones positivas y negativas sobre el crecimiento de *A. chilensis* durante la etapa inicial de desarrollo, en un matorral sucesional méxico. Trabajo de Tesis para optar al título de Dr. en Cs. Biológicas. CRUB. UNCO. 176 pp.
- LETOURNEAU, F.; ANDENMATTEN, E.; SCHLICHTER, T.M. 2004. Effect of climatic conditions and tree size on *Austrocedrus chilensis*-shrub interactions in northern Patagonia. *For. Eco. Management*, 191(1-3), 29-38.
- LETOURNEAU, F.J.; BASIL, G.; KLASMER, P. 2016. Serie de Datos de Precipitación Las Golondrinas, 1953 – 2011. Comunicación Técnica Nro. 28. Agrometeorología, Serie Comunicaciones Técnicas. 7 p.
- LEWIS, F.; BUTLER, A.; GILBERT, L. 2011. A unified approach to model selection using likelihood ratio test. *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 2, 155-162 pp.
- MCMAHON, M.J.; KELLY, J.W.; DECOTEAU, D.R. 1990. Spectral Transmittance of selected Greenhouse Construction and Nursery Shading Material. *J. Environ. Hort.* 8(3):118-121.
- NININEMETS, U.; KULL, O.; TENHUNEN, J. 1998. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology* 18, 681-696.
- PAFUNDI, F.; URRETAVIZCAYA, F.; DEFOSSÉ, G.E. 2014. Improving survival and growth of planted *A. chilensis* seedlings in disturbed patagonian forests of Argentina by managing understory vegetation. *Envir. Management*. Vol 54 (6) 1412 – 1420 pp.
- PASTORINO, M.J.; GALLO, L.A. 2005. Supervivencia en plantación sin protección de plántulas de *A. chilensis* criadas a insolación directa (resumen). I Reunión sobre ecología, conservación y uso de los bosques de ciprés de la cordillera, 28-30 abril, Esquel.
- PERDOMO, M.; ANDENMATTEN, E.; BASIL, G.; LETOURNEAU, F.J. 2009. La Gestión de la Reserva Forestal Loma del Medio – Río Azul (INTA-SFA). *Rev. Presencia* Nro. 54. 23-26 pp.
- R CORE TEAM (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, (Disponible: <http://www.R-project.org/> verificado: 02 de mayo de 2016).
- SHAREW H.; GRACE J.; LEGG, C. 1996. Response of two Afro-montane coniferous tree species to light and nutrient supply. *Tree Physiology* 16, 617-626 pp.
- URRETAVIZCAYA, M.F.; DEFOSSÉ, G.E. 2012. Effects of nurse shrubs and tree shelters on the survival and growth of two *A. chilensis* seedling types in a forest restoration trial in semiarid Patagonia, Argentina. *Annals of For. Science*.
- VARELA, S.; WEINGANDT, M.; WILLEMS, P.; BIANCHI, E.; DIEZ, J.P.; GYENGE, J. 2016. Physiological status of conifer seedlings treated with radiation, drought and frost stress mitigation techniques: a laboratory assessment. *New Forests* 47:87-103. DOI 10.1007/s11056-015-9485-5
- WARING, R.H.; SCHLESINGER, W.H. 1985. *Forest Ecosystems. Concepts and Management*. Academic Press, Nueva York, 340 p.