# **UNIVERSIDAD DE CHILE**

# FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

# ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

# SIMULACIÓN DE LA DINAMICA DE LOS BOSQUES DE *ARAUCARIA*-*NOTHOFAGUS* DE LOS ANDES DE LA REGIÓN DE LA ARAUCANÍA, CHILE.

Francisca Javiera Sepúlveda Rubio

Santiago, Chile 2023

# **UNIVERSIDAD DE CHILE**

# FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

# ESCUELA DE PREGRADO

# MEMORIA DE TÍTULO

# SIMULACIÓN DE LA DINAMICA DE LOS BOSQUES DE *ARAUCARIA*-*NOTHOFAGUS* DE LOS ANDES DE LA REGION DE LA ARAUCANÍA, CHILE.

# SIMULATION OF THE DINAMICS OF ANDEAN ARAUCARIA-NOTHOFAGUS FORESTS (ARAUCANÍA, CHILE).

Francisca Javiera Sepúlveda Rubio

Santiago, Chile 2023

#### **UNIVERSIDAD DE CHILE**

# FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

#### **ESCUELA DE PREGRADO**

# SIMULACIÓN DE LA DINAMICA DE LOS BOSQUES DE *ARAUCARIA-NOTHOFAGUS* DE LOS ANDES DE LA REGIÓN DE LA ARAUCANÍA, CHILE.

Memoria para optar al Título Profesional de: Ingeniero en Recursos Naturales Renovables

Francisca Javiera Sepúlveda Rubio

# **Profesor Guía**

Calificaciones

Sr. Álvaro Gutiérrez I. Ingeniero Forestal, Dr. rer. nat.

#### **Profesores Evaluadores**

Sr. Andrés Plaza A. Ingeniero Forestal, M.S., Ph.D.

María Teresa Varnero M. Química Farmacéutica.

# **Profesores Colaboradores**

Jonathan Barichivich Ingeniero Forestal, M.S., Ph.D.

Santiago, Chile 2023

A mi familia y amigos

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
Objetivo general	5
Objetivos específicos	5
METODO	6
Materiales	6
Área de Estudio	6
Climatología	7
Geomorfología	7
Vegetación	7
Bosques de Araucaria-Nothofagus	8
Descripción del modelo	9
Métodos	11
Estimación de parámetros de las especies	11
Listado de especies	12
Parámetros funcionales	12
Parámetros bioclimáticos de las especies	13
Cálculo de la tasa de incremento diamétrico (kG)	17
Evaluación del modelo	17
Caracterización de los sitios de simulación de distribución	17
Experimentos de simulación de distribución	19
Evaluación estadística de la distribución predicha por el modelo	20
Caracterización de los sitios de simulación de estructura	21
Experimentos de simulación de estructura	25
Análisis de la estructura simulada por el modelo	25
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	
Análisis de la distribución predicha por el modelo	
Experimento de simulación monoespecífica	
Experimento de simulación con competencia	27
Análisis de la estructura de rodal predicha por el modelo	
Estructura simulada por el modelo	
Dinámica sucesional de los bosques de Araucaria-Nothofagus	
Conguillio	
Huerquehue	
Puesco	
Quelembre	41
Futuras aplicaciones del modelo	42
Recomendaciones para futuras investigaciones	43
Futuro de la modelación y cambio climático	44
CONCLUSIONES	46
BIBLIOGRAFÍA	47
APÉNDICES	53

# ÍNDICE

# Índice de cuadros

Cuadro 1: Descripción de los parámetros especie específicos, incluye abreviatura, unidad y valores de acuerdo con las descripciones de Bugmann (1994), Bugmann (1996), Bugmann y Solomon (2000), Rish et al (2005) y Rasche *et al.* (2012)......11

Cuadro 2: Matriz de confusión......20

Cuadro 3: Datos de estructura utilizados para evaluar la estructura de rodal......21

# Índice de Figuras

Figura 10: Estructura y dinámica sucesional del rodal simulado en Huerquehue. A) Número de individuos simulados por especie en las clases de DAP inferiores al año 1.500. B) Número de individuos por especie en las clases de DAP superiores al año 1.500. C) 

#### RESUMEN

Los bosques nativos son fundamentales para la vida porque prestan servicios ecosistémicos como la regulación del ciclo hidrológico, no obstante, su superficie ha disminuido a través de los años producto de actividades humanas. El cambio climático modificará los procesos ecológicos de los bosques generando incertidumbre en su rol sostenedor de servicios ecosistémicos, por lo cual necesitamos conocer como responden dinámicamente a estos cambios. Los modelos de dinámica vegetacional facilitan el estudio de la dinámica sucesional de los bosques a múltiples escalas espaciales y temporales. Estos modelos integran la teoría de dinámica de claros y han sido ampliamente utilizados para predecir la composición y estructura de bosques templados. En el presente estudio se evaluó un modelo de dinámica de vegetación para simular la dinámica de los bosques de Araucaria-Nothofagus de los Andes de la región de la Araucanía, Chile. Se utilizó el modelo para predecir la distribución geográfica de especies arbóreas, así como la composición, estructura y dinámica actual de los bosques de Araucaria-Nothofagus. Se parametrizaron 15 especies arbóreas dominantes de los bosques de Araucaria-Nothofagus de los Andes. Se comparó la presencia/ausencia de las especies entre la distribución simulada y la descrita en pisos vegetacionales, obteniendo un Kappa significativo ( $\geq 0.4$ ) para 12 especies. Para evaluar el comportamiento del modelo al predecir la estructura de los bosques se utilizaron datos de nueve parcelas de inventario forestal. Se comparó la dominancia de las especies dentro de los rodales simulados y los rodales observados obteniendo para el indicador estadístico del error (RMSE) un ajuste preciso para 12 especies, correspondientes a especies donde fue simulada correctamente la ausencia en la mayoría de las parcelas, mientras que para Araucaria araucana, Nothofagus dombeyi y Nothofagus pumilio, correspondientes a la especies observadas en terreno, la dominancia se observa con un error de 0,25, 0,33 y 0,17 respectivamente. Los resultados muestran que en términos generales las simulaciones arrojan pocos individuos que logran tamaños mayores a 80 cm de diámetro, mientras que existe una regeneración constante de las especies presentes en cada rodal producto de los claros que se producen. En general el modelo muestra aproximaciones confiables para predecir la distribución regional de las especies, y algunas desviaciones de los patrones estructurales observados en terreno. Sin embargo, el modelo es una herramienta útil para simular y entender la estructura y dinámica de largo plazo de los bosques andinos de Araucaria-Nothofagus.

**Palabras clave**: *Araucaria araucana*, bosques andinos, modelación dinámica de la vegetación, ForClim, sucesión, distribución de especies.

#### ABSTRACT

Native forests are essential for life because they provide ecosystem services such as the regulation of the hydrological cycle; however, their quality and quantity have decreased over the years because of human activity. Climate change will change the ecological processes of forests, causing uncertainty about their ability to sustain ecosystem services, so we need to know how they will dynamically respond to these changes. Vegetation dynamics models facilitate the study of forest successional dynamics at multiple spatial and temporal scales. These models integrate the gap theory and have been widely used to predict the composition and structure of temperate forests. In the present study, a vegetation dynamics model was evaluated to simulate the dynamics of Araucaria-Nothofagus forests in the Andes of the Araucanía, Chile. The model was used to predict the geographic distribution of tree species, as well as the composition, structure, and current dynamics of Araucaria-Nothofagus forests. Fifteen dominant tree species of the Araucaria-Nothofagus forests of the Andes were parameterized. The presence/absence of the species was compared between the simulated distribution and that described in vegetational floors, obtaining a significant Kappa ( $\geq 0.4$ ) for 12 species. To evaluate the behavior of the model in predicting forest structure, data from nine forest inventory plots were used. The dominance of the species within the simulated stands and the observed stands was compared, obtaining for the statistical indicator of error (RMSE) an accurate fit for 12 species, corresponding to species where the absence was correctly simulated in most of the plots, while for Araucaria araucana, Nothofagus dombeyi and Nothofagus pumilio, corresponding to the species observed in the field, the dominance is observed with an error of 0.25, 0.33 and 0.17, respectively. The results show that in general terms the simulations show few individuals that reach sizes greater than 80 cm in diameter, while there is a constant regeneration of the species present in each stand because of the clearings that occur. In general, the model shows reliable approximations for predicting the regional distribution of species, and some deviations from the structural patterns observed in the field. However, the model is a useful tool for simulating and understanding the long-term structure and dynamics of Andean Araucaria-Nothofagus forests.

**Keywords:** *Araucaria araucana*, old growth forest, dynamic vegetation models, ForClim.

# **INTRODUCCIÓN**

El bosque es fundamental para la vida ya que entregan servicios ecosistémicos tales como el secuestro y captura de carbono, regulación del ciclo hidrológico y conservación del suelo (Lara et al., 2010). No obstante su importancia para la vida humana, el bosque nativo de Chile ha disminuido en calidad y cantidad a través de los años principalmente por la abertura de tierras para la agricultura e industria forestal (MMA, 2017). En estos ecosistemas se pueden encontrar árboles de grandes dimensiones, en ocasiones milenarios, que son una importante huella de nuestra historia y su estudio nos puede brindar claves importantes para entender el pasado de nuestros bosques, así como el medio en el que crecieron (Gutiérrez, 2016). Las presiones humanas (e.g. incendios forestales, cortas) que afectan al bosque nativo ponen en riesgo a estos individuos, a lo que se suma la incertidumbre que genera el actual proceso de cambio climático y los efectos que este puede traer a la ecología de las especies. Ante esta realidad es fundamental incrementar el conocimiento que tenemos del estado actual en el que se encuentra el bosque y reconstruir su pasado para ayudarnos a entender el presente y futuro de estos. Abordar el estudio del bosque nativo es difícil dado que es un ecosistema complejo que está continuamente cambiando por factores bióticos y abióticos (Messier et al., 2013), a múltiples escalas espaciales y temporales (Levin, 1992). La modelación dinámica de la vegetación facilita el estudio de ecosistemas complejos ya que incluye procesos ecológicos y fisiológicos que influyen en la demografía de las plantas (Snell et al., 2014). Estos modelos han sido utilizados para esclarecer interrogantes sobre bosques en investigaciones realizadas en distintas partes del mundo donde destacan los estudios respecto al impacto del cambio climático en el bosque y sus efectos para el desarrollo de la vida humana como en la producción de madera o el secuestro de carbono (Mina et al., 2017a). Los modelos dinámicos de vegetación se caracterizan por incluir la competencia intraespecífica integrando más de una especie o grupo funcional, simulan las dinámicas de cambio de la ocurrencia, abundancia y productividad de las especies en el tiempo, además, incluyen, a modo de propiedades emergentes, la dinámica poblacional de la vegetación y la dinámica demográfica (Snell et al., 2014). Dentro de las aproximaciones más eficientes y extendidas de modelación dinámica de la vegetación se encuentran los modelos de dinámica sucesional de bosques (Bugmann, 1994; Bugmann, 2001). Estos modelos nacen al final de los 60s y principio de los 70s, con el surgimiento de la tecnología digital (Bugmann, 2001). Los modelos de dinámica sucesional se basan en la teoría de la dinámica de claros de dosel (Watt, 1947), la cual describe a la sucesión ecológica del bosque como un proceso continuo en el tiempo a baja escala espacial (<1000 m2), provocada por la apertura del dosel, dada la caída de individuos dominantes productos de perturbaciones bióticas o abióticas (Bugmann, 1994). Estas aperturas de dosel modifican las condiciones ambientales presentes, al disminuir la competitividad por nutrientes y generar mayor disponibilidad de luz, lo que facilita que especies latentes puedan ocupar el espacio (Watt, 1947). La sucesión se inicia con la ocupación por parte de especies arbóreas pioneras que prontamente van saturando el espacio, disminuyendo la entrada de luz, que da paso para que se establezcan especies tolerantes a la sombra (Denslow, 1987).

Poder aplicar modelos de dinámica vegetacional en Chile presenta beneficios claros, pero también desafíos importantes, como la falta de un inventario florístico con registro de presencia y ausencia de especies arbóreas. Aparte de lo técnico, de por si los bosques chilenos presentan una complejidad ecológica por múltiples factores destacando particularmente la longevidad, diversidad y los factores climáticos extremos por la distribución de gran parte de masa boscosa en la cordillera de los Andes. Por esto el presente estudio tiene como objetivo identificar la factibilidad de implementar un modelo de dinámica vegetacional para los bosques de Chile. Se utilizará el modelo ForClim, ampliamente usado para predecir vegetación potencial de zonas templadas (Bugmann 1996, Gutiérrez et al., 2016). Es un modelo de dinámica sucesional de bosques basado en la teoría de dinámica de claros de dosel, al cual se le entrega información sobre rasgos funcionales de las especies arbóreas, para que, a través de un número limitado de supuestos ecológicos, entregue como resultado la composición y estructura potencial del bosque simulado a escala de parche para cada año simulado (Bugmann, 2001; Gutiérrez et al., 2016). Fue diseñado para funcionar en diferentes áreas geográficas utilizando una misma estructura de modelo, solo modificando los parámetros climáticos y los datos de las especies utilizadas (Bugmann & Solomon, 2000).

Se aplicará el modelo para predecir los bosques andinos de *Araucaria araucana* (Araucaria), especie seleccionada ya que presentan una importante connotación ecológica y cultural siendo emblema de los bosques de Chile y Argentina, especialmente importante para el pueblo indígena mapuche quienes la llaman Pehuén. Fue declarada monumento natural en Chile en el año 1990 por el decreto N°43 del Ministerio de Agricultura, aun así, actualmente se encuentra en peligro de extinción (Premoli *et al.*, 2013), principalmente por su acotada distribución que se limita a la región de la Araucanía en la cordillera de la costa y de los andes en Chile y Argentina, con 254.000 ha y 180.000 ha respectivamente (CONAF, 1999b). La especie si bien se encuentra protegida ha disminuido su distribución producto de incendios, utilización de semillas como alimento y la introducción de especies exóticas (Cifuentes *et al.*, 2020). Dentro de sus principales características de interés se encuentra su longevidad, teniendo registro de un individuo de más de mil años (Aguilera-Betti *et al.*, 2017).

Los bosques de *araucaria* suelen encontrarse en la naturaleza en rodales puros o mixto en asociación con especies del género *Nothofagus*, con respecto a la dinámica sucesional de estos bosques se señala que los disturbios son agentes normales y se pueden observar en gran parte de los rodales, que suelen ser multietáneos (González *et al.*, 2010). La regeneración por ende depende de qué tipo de disturbios hayan afectado al rodal y las especies que lo integren (Donoso, 2015).

En este trabajo se simularán los bosques que integra *Araucaria araucana* en su distribución Andina para probar la capacidad del modelo ForClim de predecir la distribución, composición, estructura y dinámica sucesional de largo plazo (>1000 años), de los bosques de *Araucaria-Nothofagus*.

# **Objetivo general**

Simular la dinámica de los bosques de *Araucaria-Nothofagus* de los Andes de la región de la Araucanía, Chile.

# **Objetivos específicos**

1. Parametrizar un modelo de dinámica vegetacional para los bosques Araucaria-Nothofagus de Chile

2. Evaluar las predicciones de distribución geográfica de los bosques de Araucaria-Nothofagus

3. Analizar la estructura de rodal predicha por el modelo

#### **METODO**

#### Materiales

#### Área de Estudio

El estudio se emplaza en la región de La Araucanía, precisamente en el sector de la Cordillera de los Andes considerando una leve parte de la depresión intermedia. Se extiende, por lo tanto, entre los paralelos 37° 35' y 39° 37' de latitud sur, siendo el límite norte la región del Biobío y el límite sur la región de Los Ríos (Fig. 1). Por el este el área de estudio abarca hasta el límite nacional con Argentina, extendiéndose hacia el oeste según las formaciones vegetacionales de interés delimitadas por los pisos de vegetación (Luebert y Pliscoff, 2017) dominados por bosques. A su vez, se definió un dominio local que representa las tolerancias bioclimáticas de las especies en su distribución más próxima al área de estudio (ver también en sección parámetros bioclimáticos de las especies).



Figura 1: Distribución de los pisos vegetacionales dentro del área de estudio y parcelas de muestreo. Incluye el dominio local.

#### Climatología

El clima en la porción norte de la región (antes de los 38° S) corresponde al tipo templado mediterráneo con veranos secos, con precipitaciones de 700 a 1.200 mm anuales; mientras que, en la porción sur, desde los 38° S, el clima es de tipo templado lluvioso con precipitaciones anuales de 2.000 a 4.000 mm (Lara *et al.*, 2012). En la cordillera de los Andes estos climas varían progresivamente al clima frío de altura, caracterizado por las bajas temperaturas y precipitaciones de 3.000 mm anuales (CIREN, 2010), parte de esta precipitación es en forma de nieve.

#### Geomorfología

En el área de estudio, la cordillera de los Andes está conformada por dos cordones montañosos separados por la cuenca alta sur-norte del río Biobío (CONAF, 1999a). En la cadena occidental se distinguen los volcanes Tolhuaca (2.700 m), Lonquimay (2.822 m), Llaima (3.124 m) y el de mayor altura Lanín (3.800 m), mientras que en la cadena oriental se encuentran volcanes de una menor altitud como el Copahue, Redondo y Pelú (Contreras y Perret, 1984; CONAF, 1999a).

Los suelos presentes en el área de estudio son jóvenes e inestables, de aptitud predominantemente forestal (CONAF, 1999a). En la parte más alta de la cordillera se encuentran litosoles, suelos poco profundos y con un alto contenido de piedras (CONAF, 1999a). A medida que la altura va descendiendo se ubican mantos de ceniza volcánica (trumaos) reciente que descansa o forman capas con materiales arenosos y/o pedregosos, andesíticos basálticos en su gran mayoría; escorias y materiales de pómez de distintos grosores y materiales coluviales (CONAF, 1999a). Este tipo de suelos se mantiene en zonas más bajas, en general los trumaos se encuentran en todas las zonas montañosas de la región, en pendientes que van de 3% a más de 30%, con profundidad variable llegando a más de un metro en algunas zonas, las texturas predominantes en las zonas superficiales es la franco arenosa muy fina o franco limosa, con gran abundancia de materia orgánica que le dan un color pardo obscuro o pardo grisáceo (CONAF, 1999a).

#### Vegetación

Luebert y Pliscoff (2017) describen tres formaciones vegetacionales en el área de estudio (Fig. 1), correspondientes a:

• Bosque Caducifolio: formación presente en zonas bajas y montañas de transición mediterránea, donde la estacionalidad del clima determina que las especies dominantes pierden las hojas en invierno; de esta formación en el área de estudio se encuentran seis pisos vegetacionales dominados por las especies *N. pumilio, N. dombeyi, N. alpina, N. obliqua, A. araucana.* 

• Bosque Resinoso de Coníferas: se caracteriza por formaciones dominadas por coníferas, se encuentra dos pisos pertenecientes a esta formación en el área de estudio dominadas por la especie *A. araucana*.

• Bosque Siempreverde: son formaciones dominadas por especies de *Nothofagus* siempreverdes, es decir que mantienen sus hojas en invierno, se encuentra un piso vegetacional de este tipo en el área de estudio dominado por la especie *N. dombeyi*.

#### **Bosques de Araucaria-Nothofagus**

Araucaria araucana (Molina) K. Koch, es una especie longeva con individuos que alcanzan los 1.000 años o más (Aguillera-Betti et al., 2017). Conífera siempreverde generalmente dioica, presenta un tronco grueso, notablemente cilíndrico con una corteza agrietada de 10 a 18 cm de espesor (Donoso, 2015). Árbol de grandes dimensiones, alcanza hasta 50m de altura y 2m de diámetro, siendo frecuente encontrar individuos de 25 a 35m de altura y 1 a 1.5 m de diámetro (Gutiérrez, 2016). Sus hojas son coriáceas y en individuos maduros su follaje se presenta en altura, lo que la hace resistente a incendios y bajas temperaturas (Donoso, 2006; CONAF, 2013). Su distribución geográfica es bastante acotada, la principal masa de bosque se encuentra en la Cordillera de los Andes desde los 37°30S' hasta los 40°03'S, mientras que su rango altitudinal fluctúa entre los 900 y 1.800 m.s.n.m. (Donoso, 2006; CONAF, 2013). En esta zona Araucaria araucana se encuentra hasta el límite de la vegetación arbórea (1.800 m.s.n.m.) donde limita con las nieves eternas. En menores altitudes por el lado chileno se encuentra en asociación con distintas especies del género Nothofagus como Nothofagus antarctica, Nothofagus pumilio, Nothofagus oblicua, Nothofagus dombeyi y Nothofagus alpina, según las distintas condiciones bioclimáticas que se encuentran (Schmidt, 1977). Hacia la estepa patagónica Argentina, Araucaria araucana se pierde en grupos aislados o individuos dispersos llegando a los 600 m.s.n.m. (Donoso, 2015). Aparte de este sector, se encuentran dos poblaciones relativamente pequeñas en la cordillera de la costa, en el sector de Nahuelbuta, desde los 37°20'S a los 38°40'S entre los 1.000 m.s.n.m. hasta los 1.400 m.s.n.m., con una pequeña población a los 600 m.s.n.m. a los 38°38'S aproximadamente (Donoso, 2015).

Las especies específicas con las que forma asociación *Araucaria araucana* depende en gran medida de las condiciones climáticas y de suelos en las que se encuentra (Donoso, 2015). En el límite arbóreo, donde hay suelos poco desarrollados, crece prácticamente sobre la roca, en asociación con *N. pumilio*, descendiendo se puede encuentran con *N. alpina*, *N. oblicua* y *N. dombeyi* gracias a los suelos más profundos, en suelos más evolucionados se encuentra con *N. alpina* (Schmithüsen, 1960; Schmidt 1977). La asociación principal la conforma con *Nothofagus pumilio*, donde *A. araucana* forma un dosel moderadamente abierto por sobre la especie *N. pumilio*, (Donoso, 1981; Donoso, 1993). También forma asociación importante con *N. dombeyi*, donde *A. araucana* comparten estratos (Donoso 1993).

Con relación a la dinámica sucesional de esta especie, se describe que los rodales de *Araucaria-Nothofagus* son comúnmente multietáneos con evidencia de disturbios, los cuales se han descrito como agentes normales y parte integral de la dinámica de estos ecosistemas (González *et al.*, 2010). Se pueden observar dos tipos de disturbios típicos en la dinámica regenerativa de rodales de *Araucaria-Nothofagus*, primero los de baja escala espacial donde producto de una perturbación, como viento o nieve, provoca la caída de uno o más árboles generando un claro; en segundo lugar, existen disturbios que afectan al rodal a mayor escala, como lo sería la ceniza volcánica, el movimiento de sedimentos o los incendios (Veblen, 1982).

El fuego es un importante modelador de la estructura y dinámica de los Bosques de *Araucaria-Nothofagus* tanto a escala de rodal como de paisaje ya que *Araucaria araucana* presentan adaptaciones que la hacen resistente al fuego, como lo es su corteza dura y su área foliar en altura (González & Veblen, 2007). Estos eventos se presentan de forma combinada entre episodios de incendios superficiales relativamente frecuentes (*i.e.*, en promedio cada 7 años) de baja intensidad de menor impacto y mortalidad, con eventos catastróficos infrecuentes (*i.e.*, en promedio cada 60 años) que resultan en una alta mortalidad del dosel dominante (González *et al.*, 2005). La respuesta post-fuego del bosque se traduce generalmente en el rápido rebrote de especies de *Nothofagus*, tales como *Nothofagus pumilio, Nothofagus dombeyi y Nothofagus alpina,* mientras que *Araucaria araucana* presenta un establecimiento más lento (González & Veblen, 2006).

#### Descripción del modelo

ForClim es un modelo basado en la teoría de la dinámica de claros (Bugmann, 1996; Watt, 1947). Donde se simula anualmente el establecimiento, crecimiento y mortalidad de los árboles en parches independientes de bosques, desde donde emerge el patrón general de la sucesión ecológica a nivel de rodal (Bugmann & Solomon, 2000; Botkin *et al.*, 1972). El modelo está diseñado de manera que utiliza el menor número de parámetros y opera bajo la menor cantidad de supuestos ecológicos para capturar el efecto del clima y los cambios ecológicos en la dinámica sucesional de los bosques simulados (Rasche *et al.*, 2012).

ForClim se estructura en base a cuatro submodelos que interactúan entre sí (Fig. 2). El modelo de clima usa como información de entrada registros meteorológicos a partir de los cuales genera variables climáticas. Por su parte el submodelo de agua utiliza como entrada (parámetro) datos de disponibilidad de agua en suelo para calcular el índice de sequía del lugar; finalmente los datos entregados por estos submodelos se cruzan con los parámetros definidos para cada especie permitiendo simular el establecimiento, crecimiento y mortalidad de los árboles (Rasche *et al.*, 2012). Además, se integra un cuarto submodelo de manejo, el cual permite simular intervenciones silvícolas dentro del bosque.



Figura 2: Estructura del modelo ForClim (Rasche et al., 2012).

Para el establecimiento de los árboles se siguen dos supuestos, (1) todas las especies presentan semillas disponibles y (2) el establecimiento de una especie se logra siempre y cuando se presenten las condiciones específicas de cada especie. Las condiciones para que una especie pueda establecerse en un sitio, depende de la disponibilidad de agua en el suelo, luz disponible, temperaturas de invierno, presencia de ramoneo e inmigración (Bugmann, 1994).

El crecimiento de los árboles tiene como variable de estado el diámetro del fuste de los árboles a 1.3 m de altura (DBH). El incremento en diámetro se calcula en base al DBH y parámetros de las especies tales como altura máxima e índice de crecimiento (kG), utilizando una función (GRF) que reduce el crecimiento máximo en función de las restricciones ambientales.

$$DeltaDBH = kG * DBH * \left(\frac{1 - \frac{H}{kHmax}}{2H + fh * DBH}\right) * GRF$$
(1)

Donde kG es la tasa máxima de crecimiento de la especie, H es la altura del árbol, kHmax es la altura máxima de la especie, fh es una función que distribuye el crecimiento volumétrico entre el crecimiento del diámetro y la altura (i.e. ahusamiento del tronco) (Bugmann 1996, Didion *et al.* 2009, Huber et al., 2020). GRF se calcula:

$$GRF = \sqrt[2]{DDGF * SMGF * SNGF * ALGF * CLGF}$$
(2)

Donde DDGF representa el factor de reducción del crecimiento según la cantidad de días grados, SMGF es el factor de reducción según la humedad del suelo, SNGF es el factor de reducción según nitrógeno del suelo, ALGF es el factor de reducción según luz disponible y CLGF es el factor de reducción según la longitud de copa (Bugmann, 1996; Didion et al. 2009; Rasche et al. 2012; Huber *et al.*, 2020).

La probabilidad de mortalidad de los árboles se calcula combinando una probabilidad de mortalidad de base, una probabilidad de mortalidad inducida por el estrés y una producida por disturbios. La probabilidad de mortalidad se calcula para cada árbol, de la siguiente manera:

$$gPMort = gPDist + (1 - gPDist) * (gPBgr + [1 - gPBgr] + gPStr (3)$$

Donde gPMort es la probabilidad de mortalidad del árbol, gPDist es la mortalidad producto de disturbios, gPBgr es la mortalidad de base y gPStr es la probabilidad de mortalidad producto del estrés (Bugmann 1996). En este estudio se utilizó la versión del modelo 4.0.1 (Bugmann, 1996; Huber *et al.*, 2020) que distingue múltiples variantes del modelo según aplicaciones específicas, en este caso se utilizó la variante para simular bosques maduros.

#### Métodos

#### Estimación de parámetros de las especies

ForClim trabaja con parámetros especie específicos que describen la ecología de la especie. La determinación de estos parámetros fue a través del cálculo de ellos, consulta bibliográfica y a expertos según se presenta en el Cuadro 1.

Cuadro 1: Descripción de los parámetros especie específicos, incluye abreviatura, unidad y valores de acuerdo con las descripciones de Bugmann (1994), Bugmann (1996), Bugmann y Solomon (2000), Rish et al (2005) y Rasche *et al.* (2012).

Abreviatura	Unidad	Valores	Descripción			
		Bibliografía	a, expertos y base de datos			
kType	-	-	Tipo funcional de la especie			
kHMax	m	-	Altura máxima			
kAMax	Años	-	Edad Máxima			
kDMax	cm	-	DBH máximo			
kBrow	-	1 a 5	Sensibilidad al ramoneo			
kLyz	-	0 a 1	Tolerancia a la sombra			
kLa	-	1 a 9	Requerimiento lumínico mínimo de las plántulas para establecerse			

(Continúa)

Cuadro 1	(Continuación)
----------	----------------

Abreviatura	Unidad	Valores	Descripción
		Bibliografía,	, expertos y base de datos
kLQ	-	1 a 3	Relación C:N de la hojarasca
kImmT	Año	-	Primer año de simulación en que la especie se puede establecer
kRedMax	%	0 a 100	Porcentaje máximo de reducción de kHmax
kNTol	-	1 a 3	Tolerancia a la baja disponibilidad de nitrógeno
kWD		-	Densidad de la madera
			Calculados
kG	-	-	Tasa máxima de incremento diamétrico
kDDMin	°C*días	-	Suma anual mínima de días grados
kWiTN	°C		Temperatura mínima de invierno tolerable
kWiTX	°C		Temperatura máxima de invierno tolerable
kDrTol	-	0 a 1	Tolerancia a la sequia

#### Listado de especies

Como primer paso se identificaron las especies a integrar dentro del modelo, para esto se utilizó la descripción de Luebert y Pliscoff (2017) de los pisos vegetacionales presentes dentro del área de estudio, donde se mencionan las especies arbóreas dominantes en cada piso vegetacional. Se seleccionaron un total de 15 especies para incluir dentro de la simulación, de las cuales 11 son siempreverdes y 4 caducifolias.

#### **Parámetros funcionales**

Se realizó una revisión bibliográfica con énfasis en la autoecología de las especies con lo que se generó una base de datos de rasgos funcionales. Para la tolerancia a la sobra (kLy) la búsqueda se centró en descripciones cualitativas de la etapa sucesional en la que cada especie se encuentra presente dentro de su sucesión ecológica. Para el requerimiento lumínico mínimos para reclutar (kLa) se utilizaron datos empíricos de porcentaje de apertura de dosel para rodales donde se muestreo la regeneración de planta, estos estudios se obtuvieron solo para un grupo reducido de especies, por lo tanto, fue necesario definir en base a una relación con el kLy el parámetro de kLa de aquellas especies que no contasen con información. Para la edad máxima (kHMax), altura máxima (kAMax) y diámetro máximo (kDMax) de las especies, se utilizó la base de datos recopilada por Gutiérrez (2016) que cuenta con más de 60 mil registros de individuos; con representatividad para más de cuarenta especies de árboles de la ecorregión Valdiviana. Para aquellas especies a las que no se les pudo definir estos parámetros con la base de datos, se realizó una consulta a expertos en ecología de bosques chilenos, los cuales, además, revisaron y validaron todos los parámetros funcionales de las especies. En esta parametrización no se consideró el efecto de los parámetros kNtol, kBrow y kLQ por falta de información para su parametrización, utilizando el mismo valor para cada una de las especies. Además, se estimó que todas las especies pueden aparecer desde el primer año de simulación (kImmT).

#### Parámetros bioclimáticos de las especies

Para el cálculo de parámetros climáticos se utilizó los datos de la grilla climática CR2met (Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia, 2019), la cual provee datos de temperatura media mensual y precipitación acumulada para el periodo de tiempo entre 1979 y 2014. El modelo utiliza datos de precipitación mensual y temperatura media para calcular el valor de tolerancia a la sequía (kDrTol), la suma anual mínima de días-grados (kDDMin), la temperatura mínima de invierno tolerable (kWiTN) y la temperatura máxima de invierno tolerable (kWiTX), los cuales determinan el establecimiento, crecimiento y mortalidad de las especies según las condiciones climáticas del sitio en que se realiza la simulación (Bugmann 1996). En la implementación de modelos en el pasado se sugiere que para lograr ajustes óptimos a nivel local en composición de especies es necesario que los parámetros bioclimáticos sean generados de manera local (Gutiérrez et al. 2016). Siguiendo esta lógica se definió un dominio espacial que represente el clima predominante en el área de estudio (Fig. 1). El dominio espacial se determinó en base al cruce, por medio de Sistemas de Información Geográfica (SIG), de la clasificación climática de Köppen (1976-2000), incorporando el clima templado con estación seca y el clima templado húmedo, con la extensión de los pisos vegetacionales presentes en el área de estudio. De esta manera el modelo queda calibrado para el dominio local (Fig. 1)

Para el cálculo de kDrTol se requiere estimar la humedad aprovechable en el suelo por las plantas (BS por su nombre en inglés "Bucket Size", cm, Bugmann y Cramer, 1998). Con los datos obtenidos a partir de los estudios agroecológicos elaborados por CIREN (2002, 1999, 2003) se calculó el BS para las series de suelo presentes dentro del dominio espacial (Silva *et al.*, 2015), utilizando la ecuación 4:

$$BS = \left(\frac{CC + PMP}{100}\right) * Da * Pr \tag{4}$$

Donde BS es la humedad aprovechable, CC es la capacidad de campo (%), PMP es el punto de marchitez permanente (%), Da es la densidad aparente del suelo (gr/cm<sup>3</sup>) y Pr es la profundidad del suelo (cm). Para identificar la profundidad de los suelos se sumaron solo los perfiles en donde se describen raíces.

El BS se integró a los polígonos que representan las áreas espaciales donde se distribuye cada serie de suelo, luego con la utilización de SIG se generó un mapa ráster de 1 ha de resolución espacial con esta información. Ya con el cálculo del BS, se procedió a realizar mapas de los parámetros bioclimáticos de las especies según el método propuesto por Gutiérrez *et al.* (2016). Para esto, primero se extrajeron las coordenadas centrales de los píxeles pertenecientes a la grilla de CR2 que estuviesen dentro del dominio espacial, con

estas coordenadas se extrajo el valor de precipitación acumulada mensual, el valor de temperatura media y el valor de BS. Para el BS fue necesario calcular el promedio nacional para cubrir áreas dentro del dominio espacial que quedaron con vacíos de información producto de la falta de datos necesarios para su cálculo (ecuación 4). Ya con los datos de clima y suelo completos, se calculó para cada píxel los parámetros climáticos utilizados en ForClim.

La suma de días grados representa el número de días en un año donde se supera un umbral mínimo de temperatura sobre el cual las plantas pueden desarrollar sus procesos biológicos (Shugart, 1984, ecuación 5). En ForClim influye en el establecimiento y crecimiento de los árboles. Para el caso de especies deciduas, se suman solo los díasgrados de la temporada donde las especies pueden capturar CO2, es decir, se excluyen los meses sin hojas (Bugmann, 1994, ecuación 6), calculándose de la siguiente forma:

$$uDDan = \sum_{Tm \ge k} [MAX(Tm - k, 0) * kDays + gCorr(Tm)]$$
(5)

$$uDDse = \sum_{Tm \ge k, m [oct - abr]} [MAX(Tm - k, 0) * kDays + gCorr(Tm)]$$
(6)

Donde uDDan representa la suma anual de días-grados del sitio, Tm corresponde a la temperatura media del mes m, gCorr es una función empírica que corrige el sesgo inducido por la estimación de los días grados de crecimiento mensual a partir de las temperaturas medias mensuales, kDays es el número medio de días por mes, y k es la temperatura umbral ( $5.5^{\circ}$ C) (Bugmann 1996).

El índice de tolerancia a la sequía estima el déficit de evapotranspiración como representación del estrés que sufren las plantas por la sequía. Se calculó a través de una relación entre la oferta hídrica del suelo para la evapotranspiración calculado a partir de la humedad aprovechable en el suelo por las plantas (BS) y las condiciones climáticas del sitio, y su relación con la demanda hídrica neta de suelo acumulada en un año para la evapotranspiración (Bugmann y Cramer, 1998, ecuación 7), para especies caducas, se integra en el cálculo por sitio de índice de sequía estacional, entendiendo que el periodo de crecimiento está restringido para el periodo sin hojas (Bugmann y Solomon, 2000, ecuación 8).

$$uDr = 1 - \frac{\sum_{Tm \ge k} Em}{\sum_{Tm \ge k} Dm}$$
(7)

$$uDrSe = 1 - \frac{\sum_{Tm \ge k, m(oct-abr)} Em}{\sum_{Tm \ge k, m(oct-abr)} Dm}$$
(8)

Donde uDr es el índice de sequía calculado para cada punto, E la evapotranspiración del suelo en cm y D la demanda evapotranspirativa del suelo en cm, Tm representa un valor de umbral de temperatura de 5.5°C.

La temperatura de invierno (uWiT) para cada sitio se calculó con el promedio de las temperaturas de los meses de invierno junio julio y agosto, para el rango de años de los datos aportados por CR2.

Con los valores generados para cada píxel se procedió a generar mapas de las variables climáticas de ForClim, obteniendo 5 mapas con una resolución de 5 kilómetros (es decir, la resolución de la grilla de CR2) con la información de la temperatura de invierno (uWiT), la suma de días grados (uDDan/uDDse) y el índice de sequía (uDr/uDrSe) de cada píxel dentro del dominio espacial (definidos como mapas de variables bioclimáticas). Al utilizar la grilla climática de CR2 se infiere que cada píxel homogeniza el clima de la superficie que cubre, es decir, al tener una grilla de una resolución de 5 kilómetros las condiciones climáticas son iguales, por lo que se evitó repetir puntos dentro de un mismo píxel.

Se generaron mapas de distribución geográfica potencial de las especies utilizando los pisos vegetacionales de Lubert y Pliscoff (2017). Los mapas se construyeron uniendo los diferentes pisos en donde se encontraba cada especie, obteniendo polígonos de distribución específicamente dentro del dominio espacial (Fig. 1). Se debe considerar que, en los bordes de los polígonos de distribución, la información climática de cada píxel puede ser interpretada como representativa de la especie o no, ya que cada píxel contará con un porcentaje de cobertura dentro del polígono y un porcentaje del fuera del polígono. Para evitar estos conflictos se decidió trabajar todas las capas en base a la resolución entregada por la grilla climática, procediendo a transformar estos polígonos de distribución cada píxel representa el porcentaje de cobertura que tenía el píxel en el polígono, 1 si el píxel estaba completamente dentro del polígono y 0 en el caso contrario, pasando por los distintos porcentajes de cobertura, para finalmente definir que los mapas de distribución de cada especie fueron aquellos integrados por todos los pixeles mayores a la mediana de los valores de cobertura por mapa.



Figura 3: Mapa de distribución de la especie *Araucaria araucana* dentro del área de estudio. Se ejemplifica la selección de pixeles para mapas de distribución de especies según la mediana de los valores de cobertura de cr2 sobre los mapas de distribución potencial de especies.

Finalmente, para obtener los parámetros de tolerancia bioclimática de las especies, se extrajo la información de los mapas de variables bioclimáticas para todos los píxeles que integran cada mapa de distribución. Para las especies con distribución reducida se extrajo todos los valores posibles siguiendo esta lógica, para aquellos con una distribución más amplia se definió que el máximo de valores por especie fuesen 300. De esta manera se obtuvieron nubes de valores para cada variable climática por especies, con los que se calculó su función de densidad de probabilidad y se obtuvieron los valores de percentil fijados por Gutiérrez et al. (2016) como umbral de corte para determinar valores base de cada parámetro para cada especie. Para la obtención del parámetro de máxima tolerancia a la sequía de las especies (kDrTol) se aplicó el umbral 95% a la curva de densidad de probabilidades, para la cantidad mínima de días grados (kDDMin) se utilizó el umbral del 10% de la curva, para el cálculo de la temperatura media mínima de invierno (WiTN) se utilizó el 10% de la curva de probabilidad obtenida a partir del mapa de temperatura media de invierno, y finalmente para la temperatura máxima de invierno tolerada (WiTX) se aplicó el 90%. Se optimizaron los valores base de cada parámetro bioclimáticos de las especies a partir del ajuste de los parámetros con el análisis visual de los mapas de distribución de las especies y los mapas de variables bioclimáticas. Se modificaron los parámetros bioclimáticos hasta que no se logró mejorar el ajuste luego de 20 simulaciones de prueba por especie, siguiendo el paradigma de lo modelación orientada a patrones (Grimm *et al.*, 2005).

#### Cálculo de la tasa de incremento diamétrico (kG)

Se utilizó la base de datos dendrocronológica SADA (Morales et al. 2020), complementada con mediciones de anchos de anillos del Laboratorio de Dinámica de la Vegetación Bosque Ciencia, e información del International Tree-Ring Data Bank (e.g. ITRDB). Se obtuvo un total mayor a 16.000 incrementos radiales de árboles individuales, los cuales fueron multiplicado cada uno por dos para estimar el incremento diamétrico anual. El incremento diamétrico anual observado en los anillos de crecimiento se ve afectado por las condiciones ambientales y de competencia, por esto se utilizaron percentiles específicos de la distribución de frecuencia de los incrementos diamétricos observados para cada especie (90%, 95% o 99%). Finalmente, el parámetro kG se calcula utilizando la fórmula de crecimiento de ForClim (Ecuación 1), donde el parámetro de crecimiento especie específico (kG) se calcula a partir del máximo incremento diamétrico anual calculado (Rasche et al., 2012). Para esto se asume que no existen restricciones de crecimiento, *i.e.* el factor de reducción de crecimiento máximo de la ecuación se establece en 1 (Rasche *et al.*, 2012). Se realizaron simulaciones de prueba utilizando el mejor set de parámetros bioclimáticos obtenidos en el paso anterior y el kG calculado utilizando el umbral 95% para todas las especies, luego se modificó el kG según las necesidades observadas al 90% o al 99%, hasta obtener el mejor ajuste para cada especie.

#### Evaluación del modelo

#### Caracterización de los sitios de simulación de distribución

Se generaron sitios de simulación especie específicos dentro de toda el área de estudio, para esto se utilizaron los polígonos de distribución de las especies realizados anteriormente, pero restringidos al área de estudio (Fig. 1 y 3). Dentro de los polígonos de cada especie se seleccionaron de manera aleatoria 66 sitios de simulación que correspondieron a las coordenadas céntricas de los píxeles de cada mapa de distribución, seleccionando 33 dentro de la distribución y 33 fuera de esta (Cantor, 1996).

Para obtener los parámetros que permiten caracterizar el clima en cada puto de simulación se extrajo la información sobre temperatura media y precipitación, para todos los meses de cada año, en un rango de 35 años desde 1969 hasta 2016, de la grilla climática CR2met (Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia, 2019), con una resolución espacial de 5 km<sup>2</sup> (Bugmann, 1994). ForClim está diseñado para el hemisferio norte, para que los periodos de invierno y verano coincidieran se invirtió la grilla climática, estableciendo junio como el primer mes del año. La grilla climática utilizada captura la influencia

topográfica en la temperatura y precipitación, en la Figura 4 se observa el efecto de la diferencia altitudinal (de 200 a 1900 m.s.n.m., Fig. 4A) dentro del área de estudio que influye en la diversidad climática presente, donde CR2 capturado el impacto del desnivel en estas variables, como se ve en la temperatura anual promedio (Fig. 4B) y el promedio de precipitación acumulada en un año (Fig. 4C). La temperatura anual promedio varía entre los 6 y los 12 grados dentro del área de estudio, en donde a mayor altura existe una menor temperatura (Fig. 4B). Las precipitaciones varían entre los 1.500mm y los 4.500mm acumulados (Fig. 4C), se observa que las partes con mayor precipitación coinciden con las cumbres de los cordones montañosos. Estas dos variables, temperatura y precipitación se compararon con lo capturado por Almeyda y Sáez (1958) que describe isotermas y mapas pluviométricos para Chile. Se observa que existe relación en tanto a la distribución de las precipitaciones, pero que CR2 tiene acumulados inferiores a lo propuesto por Almeyda (Fig. 4C). En tanto a temperatura, si bien Almeyda y Sáez (1958) no captura la gradiente altitudinal que se genera, coinciden las temperaturas promedio de CR2 y lo propuesto por las isotermas en la zona baja (Fig. 4B).

Se estimó el BS utilizando información levantada por CIREN en el estudio agroecológico de la región de La Araucanía (2002) sobre las series de suelo presentes en el área de estudio. La humedad aprovechable en el suelo por las plantas (BS, Fig. 4D), presenta vacíos de información para todo el sector este del área de estudio producto de la falta de datos proporcionado por los estudios agrológicos de CIREN, donde se completó con el promedio nacional (10cm). Se observa que existe una diferencia de 35 cm de BS entre los sectores con más humedad aprovechable y los sectores con menos humedad.



Figura 4: Caracterización climática y topográfica del área de estudio. A) Mapa de elevación extraído del satélite Alos Palsar (m s.n.m), B) Promedio de temperatura (°C) calculado a partir de CR2 y el mapa de isotermas de la temperatura promedio (°C) propuesto por Almeyda y Sáez (1958). C) Promedio calculado de precipitación acumulada en un año (mm) desde CR2 y el mapa pluviométrico anual (mm) propuesto por Almeyda y Sáez (1958). D) Humedad aprovechable en el suelo por las plantas (Bucket Size, cm) estimado a partir de los estudios agrologicos de CIREN.

#### Experimentos de simulación de distribución

La evaluación de la distribución simulada por el modelo ForClim se realizó para un experimento de simulación monoespecífico y para un experimento de simulación con competencia. En el experimento de simulación monoespecífica se evaluó la capacidad del

modelo para predecir el especio bioclimático de las especies. En cada sitio de simulación, se simularon 200 parches de  $800m^2$  (*i.e.* 16 ha de bosque), durante un periodo de 600 años de sucesión (Gutiérrez *et al.*, 2016).

El experimento con competencia evaluó la capacidad de ForClim incluyendo la competencia por luz dentro del rodal entre especies que comparten un mismo nicho climático, por lo que se incluyeron todas las especies dominantes estudiadas. En este experimento al igual que en el anterior se simularon 200 parches de 800 m<sup>2</sup> (*i.e.* 16 ha de bosque) en cada sitio de simulación, pero en un período de 1.500 años de sucesión, de manera en que se asegura que la simulación alcanzó el equilibrio dinámico (Gutiérrez *et al.*, 2016).

# Evaluación estadística de la distribución predicha por el modelo

En los 66 sitios de simulación se analizó si la presencia/ausencia predicha por el modelo de especies arbóreas coinciden con la presencia/ausencia de las especies dominantes descritas en los pisos vegetacionales propuestos por Luebert y Pliscoff (2017). Se consideró que una especie estaba presente en un punto de simulación cuando el modelo predijo que los árboles de la especie analizada, con DAP >12.5 cm, sumaban un área basal >1 m<sup>2</sup>/ha. Este umbral se utilizó ya que los árboles menores a estas medidas se consideran regeneración que aún no se ha establecido, estos valores son comúnmente utilizados en inventarios forestales para determinar presencia de especies arbóreas (Gutiérrez *et al.*, 2016; McRoberts *et al.*, 2005).

Se evaluó la confiabilidad del mapa predicho de distribución de la especie por medio de una matriz de confusión (Cuadro 2, Allouche, 2006), identificando como aciertos del modelo, los verdaderos positivos, es decir aquellos puntos donde el modelo simula correctamente la presencia de una especie, y los verdaderos negativos como aquellos sitios donde el modelo simula correctamente la ausencia de una especie. Los desaciertos del modelo se describen como falsos positivos, es decir cuando el modelo simula la ocurrencia de una especie que no debería estar presente en dicho sitio, y falsos negativos cuando una especie predicha ausente en un sitio donde si se encontraría de manera potencial.

		Set de validación					
		Presencia	Ausencia				
delo	Presencia	Verdaderos positivos (a)	Falsos positivos (b)				
Mo	Ausencia	Falsos negativos (c)	Verdaderos negativos (d)				

Cuadro 2: Matriz de confusión

Se utilizó el índice Kappa de Cohen para evaluar el grado de concordancia entregado por la matriz, donde entre más cercano a 1 el modelo arroja buenas aproximaciones con lo observados, mientras que, si es cercano a 0 se parece a un muestreo aleatorio y si es cercano a -1 los datos presentan un alto grado de discordancia (Cohen, 1960). El número de puntos definidos y su distribución aseguran la estimación estadística significativa del índice Kappa, donde un valor  $\geq 0.4$  indica no aleatoriedad en el patrón observado (*i.e.* Kappa significativo), y si es sobre 0.65 el resultado muestra una buena aproximación a lo esperado (Cantor, 1996). Además, se utilizó la sensibilidad y la especificidad como medidas alternativas, la sensibilidad es la proporción de verdaderos positivos, por tanto, cuantifica los errores por omisión, los cuales se presentan como proporción de omisión y se calculan como 1 menos la sensibilidad, la especificidad es la proporción de verdaderos negativos, por tanto, cuantifica errores de comisión (Allouche, 2006). El área bajo la curva (AOC) se obtiene al gratificar la relación de la sensibilidad con respecto a la correspondiente proporción de falsos positivos (1- especificidad; Allouche, 20006). Por último, se generaron mapas para observar de manera visual los puntos simulados donde se presentan los puntos pertenecientes a los distintos cuadrantes de la matriz de confusión, estos mapas se enfocaron en los bosques de interés, es decir, para las especies Araucaria araucana, Nothofagus dombeyi, Nothofagus pumilio, Nothofagus obliqua y Nothofagus alpina, además se integró la especie Saxegothaea conspicua para ver el comportamiento de una especie que no pertenece a los géneros dominantes.

#### Caracterización de los sitios de simulación de estructura

En este objetivo se analizó la estructura y dinámica simulada por el modelo en comparación con la estructura actual de los bosques andinos de *Araucaria-Nothofagus*. La estructura actual de los bosques se extrajo de nueve parcelas de muestreo localizadas en bosques antiguos (Cuadro 3). Las parcelas de muestreo fueron de  $500m^2$ , y en ellas se midieron todos los individuos con DAP >=5 cm, permitiendo el cálculo del área basal y número de individuos total y por especie presente. Estos datos correspondieron a un estudio de árboles monumentales en la región (Gutiérrez, 2016), por lo que representan bosques donde se encontraron individuos de grandes dimensiones (DAP >80 cm) de la especie *Araucaria araucana*.

Condición	Especie dominante	Área basal por especie (m2/ha)	Densidad por especie (N/ha)
natural-	A. araucana	120	980
maduro maduro	N. pumilio	23	240
	A. araucana	27	27
natural- maduro	N. dombeyi	67	313
maduro	N. pumilio	20	60
	Condición natural- maduro natural- maduro	CondiciónEspecie dominantenatural- maduroA. araucana N. pumilionatural- maduroA. araucana N. dombeyi N. pumilio	CondiciónEspecie dominanteÁrea basal por especie (m2/ha)natural- maduroA. araucana120N. pumilio23A. araucana27N. dombeyi67N. pumilio20

(Continúa)

			Cuac	lro 3 (Continuación)
			Área basal	Densidad
Parcela	Condición	Especie dominante	por especie	por especie
	·	,	(m2/ha)	(N/ha)
Conquillio	seminatural-	A. araucana	89	200
Conguinto	maduro	N. antartica	2	120
		A. araucana	47	340
Huerquehue	natural	N. pumilio	24	200
		N. dombeyi	8	40
т /	natural-	A. araucana	53	275
Lanin	maduro	N. pumilio	26	533
Los	natural-	A. araucana	113	150
Carpinteros	maduro	N dombeyi	118	180
. 1		A. araucana	84	560
Puesco	natural- maduro	N. pumilio	4	20
	in <b>uuu</b> i o	N. antartica	1	20
		A. araucana	36	40
Quelembre	natural- maduro	N. dombeyi	130	160
	mauuro	S. conspicua	7	160
Sierra	natural-	A. araucana	19	40
Nevada maduro		N. pumilio	68	120

Se utilizaron las coordenadas geográficas de las parcelas para establecer sitios de simulación, se siguió el mismo procedimiento descrito en la sección caracterización del clima de los sitios de simulación de distribución para caracterizar el clima de los sitios de simulación de estructura. En este caso la humedad aprovechable (BS) se infiere en base a datos de profundidad medidos en terreno, el mapa de BS realizado para las simulaciones de distribución y la consulta a expertos en ecología. Estos valores que fueron asumidos de manera lógica se probaron en base a los resultados obtenidos. Se desestimó la exclusiva utilización de los estudios agroecológicos elaborados por CIREN dado que estos presentan vacíos de información que no permitió el cálculo del BS para todas las parcelas.

En el Cuadro 4 se presentan los parámetros de sitio de los sitios de simulación ubicados en las parcelas de muestreo, se separan en 3 grupos según latitud para reflejar tanto el gradiente climático norte-sur, así como oeste-este. En el primer grupo ubicado en el Parque Nacional Conguillio se encuentran las parcelas de muestreo Conguillio, Los Carpinteros, Captren y Sierra Nevada, en el segundo grupo, más al sur, en el sector norte del Parque Nacional Villarrica y en el Parque Nacional Huerquehue se encuentran las parcelas Quelembre, Cañi y Huerquehue, en el último grupo, al sureste del área de estudio, en la parte más austral del Parque Nacional Villarrica se encuentran las parcelas Puesco y Lanín. Las parcelas a menor altura son Conguillio, Puesco, Quelembre y Los Carpinteros, y las a mayor altura son Sierra Nevada y Lanín (Fig. 1). Los parámetros bioclimáticos de sitio muestran que existe en cada grupo una relación entre los parámetros climáticos y las diferencias altitudinales de cada sector, no obstante, entre los grupos esta relación se pierde.

En las parcelas Cañi, Captren y Sierra Nevada no se registraron datos de profundidad de suelo (Cuadro 4), las parcelas con mayor profundidad de suelo fueron Huerquehue y Quelembre, y la de menor profundidad es Conguillio, a partir de estos datos se estimó el BS, por ende, este parámetro se comporta de igual manera. Esto se refleja en el parámetro de sequía de los sitios de simulación, donde uDrAn y uDrSe es más alto en Conguillio que para el resto de las parcelas, dado que su condición de sitio es más restrictiva (Cuadro 4).

Parcela	Altitud (m.s.n.m)	Prof. Suelo (cm)	BS	uWiT	uDDan	uDDse	uDrAn	uDrSe
		Parque 1	Nacior	al Congu	illio			
Conguillio	1151	6	6	2.2	1702	1470	0.17	0.2
Los Carpinteros	1203	17	13	1.2	1614	1422	0.05	0.06
Captren	1347	-	11	1.4	1517	1341	0.07	0.08
Sierra Nevada	1475	-	11	1.4	1583	1401	0.08	0.09
Parque Nacional Villarrica norte (Lago Caburgua)- Parque Nacional Huerquehue								
Quelembre	1240	70	17	3.9	1908	1559	0.02	0.03
Cañi	1350	-	9	2.73	1724	1462	0.06	0.08
Huerquehue	1390	62	14	2.7	1714	1455	0.02	0.02
Parque Nacional Villarrica sur (volcán Lanín)								
Puesco	1212	10	7	2	1626	1415	0.09	0.1
Lanín	1559	30	9	2	1616	1405	0.07	0.08

Cuadro 4: Descripción de sitios de simulación según sus parámetros climáticos de sitio. Se incluye datos de altitud ordenado de menor a mayor cada grupo, además se incluye BS definido a partir de datos de profundidad de suelo.

#### Experimentos de simulación de estructura

Para realizar las simulaciones de predicción de estructura actual y dinámica de los bosques de *Araucaria-Nothofagus* se utilizó el mismo set de parámetros de las especies generado para las simulaciones de distribución potencial. Para cada uno de los bosques a modelar se simularon 200 parches de 800 m<sup>2</sup> (*i.e.* 16 ha de bosque), durante un período de 1.500 años de sucesión, para que la simulación alcance el equilibrio dinámico (Gutiérrez *et al.*, 2016). El análisis a la estructura simulada de los bosques de *Araucaria-Nothofagus* se realizó incluyendo los 9 sitios de simulación, luego se separaron las parcelas en donde se obtuvieron mejores resultados para cada composición observada y se estudió la dinámica sucesional obtenida.

#### Análisis de la estructura simulada por el modelo

La caracterización de la estructura simulada y observada se hizo en base a la dominancia de las especies, que representa el grado de ocupación de una especie dentro del rodal, calculada como la suma de las proyecciones horizontales de los fustes de los árboles en el suelo, para esto es necesario calcular el área basal de cada especie sumando el área cubierta por cada árbol de una especie, para luego calcular el porcentaje de ocupación de dicha especie dentro de la ocupación total del espacio.

Para observar el ajuste entre lo simulado y lo observado se calculó la raíz del error cuadrado medio (RMSE) entre la dominancia observada y la dominancia simulada siguiendo la siguiente ecuación extraída de Vargas *et al.* (2010):

$$RMSE = \sqrt[2]{\sum_{i=1}^{n} \frac{(Yi - Ji)^2}{n}}$$
(9)

Donde, Yi es el valor observado de dominancia, Ji es la dominancia simulada y n es el número de observaciones, en este caso i es el número de sitios de simulación.

Además, se comparó la composición de los bosques simulados y observados en términos de su área basal para identificar de manera visual los aciertos y errores del modelo en cada parcela. Finalmente se muestra la dinámica sucesional predicha por el modelo para cuatro situaciones de bosques estructuralmente diferentes. Para comprender la dinámica se obtuvo el área basal y el número de individuos por clase de DAP de las especies simuladas en el año 1500 de sucesión, y el área basal a lo largo de toda la sucesión.

## **RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

#### Análisis de la distribución predicha por el modelo

Los experimentos realizados para analizar la capacidad del modelo ForClim de simular la distribución potencial de los bosques de *Araucaria-Nothofagus* entregaron resultados optimistas. El primer experimento fue una simulación de distribución sin competencia que mostró el potencial de ForClim para predecir el espacio bioclimático de las especies. Luego el segundo experimento fue una simulación de distribución con competencia, en donde se observó la capacidad del modelo para predecir el espacio bioclimático de las especies en el contexto en donde distintas especies compiten por los recursos disponibles.

#### Experimento de simulación monoespecífica

Al realizar la simulación sin competencia, la parametrización obtenida del modelo (Anexo 3), entrega que de las 6 especies de mayor interés Nothofagus obliqua es la que obtiene un resultado que mejor se ajusta a la vegetación potencial esperada, con un valor para Kappa de 0,85, seguida por las especies Nothofagus dombeyi y Saxegothaea conspicua, las cuales tuvieron valores de Kappa de 0,42, mientras que Nothofagus aplina alcanza los 0,3 de Kappa. Por su parte, Araucaria araucana y Nothofagus pumilio, que tiene una distribución similar en el área de estudio, obtuvieron un Kappa = 0 dado que el modelo simulo la presencia de la especie (*i.e.* comisiones) en el sector oeste del área de estudio (Fig. 5), lo cual se contradice con lo propuesto por los pisos vegetacionales. De las 12 especies, 9 obtuvieron valores de Kappa  $\geq 0,4$  (Anexo 1) que representa un ajuste no aleatorio entre la presencia/ausencia simulada y la presencia/ausencia descrita a partir de los pisos vegetacionales en los sitios de simulación. De esas 9 especies, 6 obtuvieron valores de Kappa > 0.65, es decir que entre lo simulado y lo descrito por los pisos vegetacionales el ajuste es preciso. Los desacuerdos obtenidos para la materia de las especies fueron principalmente comisiones, en este experimento los errores por comisión se toman como un indicador secundario, ya que se entiende que el espacio climático de una especie no es obligatoriamente igual al área en donde esta se distribuye, siendo la competencia por recursos la razón por la cual la especies es excluida de dichas áreas. Por lo tanto, el indicador estadístico clave en este experimento es la sensibilidad que identifica los verdaderos positivos, 13 especies obtuvieron un valor de sensibilidad  $\geq 0.65$ , siendo N. antarctica y W. trichosperma las únicas especies con resultados mejorables con una sensibilidad de 0,42 y 0,61 respectivamente.



Figura 5: Resultados obtenidos de las simulaciones monoespecíficas para las seis especies arbóreas dominantes en el área de estudio. Incluye los valores de Kappa obtenidos. Se indican en los resultados verdaderos positivos, verdaderos negativos, omisiones (falsos negativos) y comisiones (falsos positivos).

#### Experimento de simulación con competencia

El resultado de la simulación con competencia mostros que el número de comisiones para las 6 especies de mayor interés disminuyó, así como aumentaron el número de omisiones. *Araucaria araucana* y *Nothofagus pumilio* disminuyeron el número de sitios con comisiones en el sector oeste del área de estudio y *N. pumilio* aumento en solo un sitio su número de omisiones, lo que significó el aumento en ambas especies en el valor de Kappa en comparación con el experimento sin competencia, obteniendo un valor de 0,36 y 0,48 respectivamente (Fig. 6). Las especies *Nothofagus alpina, Nothofagus dombeyi* y *Saxegothaea conspicua* mantienen valores de Kappa bastante similares a los de las simulaciones sin competencia (Fig. 5 y 6) ya que se genera un equilibrio entre la disminución de puntos de simulación en donde se generan comisiones y el aumento de puntos de simulación que obtienen omisiones. Finalmente, *Nothofagus obliqua* es la especie que, si bien obtiene el mayor Kappa de las especies de interés, disminuye este valor en comparación con las simulaciones sin competencia dado que aumenta sus omisiones.



Figura 6: Resultados simulaciones con competencia interespecífica obtenidos para las seis especies arbóreas dominantes en el área de estudio. Se incluyen los valores de Kappa obtenidos. Se observan los resultados verdaderos positivos, verdaderos negativos, omisiones (falsos negativos) y comisiones (falsos positivos).

El detalle por especie del análisis estadístico para la simulación con competencia lo observamos en el Cuadro 5, donde se muestra que *A. punctatum, L. sempervirens, N. obliqua, P. lingue y D. winteri* son las especies en que el modelo logra un mejor desempeño a la hora de predecir su distribución potencial, con valores aproximados de Kappa  $\ge 0.7$  y valores de AOC  $\ge 0.8$  lo que representa un ajuste preciso de la distribución potencial, la sensibilidad y la especificidad para estas especies muestra que para las primeras cuatro el modelo de distribución genera omisiones en parte de la distribución de la especie, mientras que para *D. winteri* las fallas del modelo son comisiones. Las especies *N. dombeyi, N. pumilio, L. philippiana, S. conspicua, A. araucana, D. diacanthoides* y *N. alpina* obtuvieron valores aproximados de Kappa  $\ge 0.4$  y valores de AUC  $\ge 0.7$  que representan un ajuste no aleatorio de los mapas predichos de distribución. En el caso de

las especies *N. dombeyi, N. pumilio* y *A. araucana* los principales errores son comisiones, mientras que para *S. conspicu*a son omisiones, para *L. philippiana, D. diacanthoides* y *N. alpina* hay un equilibrio entre los errores por omisión y por comisión. Finalmente, las especies *E. cordifolia, W. trichosperma y N. antartica*, son aquellas que tiene resultados de Kappa  $\leq 0.3$ , en estas especies los principales errores son por omisiones.

Cuadro 5: Resumen estadístico para la predicción de distribución con competencia interespecífica, al utilizar el mejor set de parámetros. Se muestra el índice Kappa, el AUC que representa el área bajo la curva, la proporción de omisiones, la sensibilidad y la especificidad del modelo.

Especie	Kappa	AUC	Omisión %	Especificidad %	Sensibilidad %
Aextoxicon punctatum	0,79	0,89	0,21	1,00	0,79
Laurelia sempervirens	0,76	0,88	0,21	0,97	0,79
Nothofagus obliqua	0,76	0,88	0,21	0,97	0,79
Persea lingue	0,76	0,88	0,24	1,00	0,76
Drimys winteri	0,67	0.83	0,12	0,79	0,88
Nothofagus dombeyi	0,48	0,74	0,09	0,58	0,91
Nothofagus pumilio	0,48	0,74	0,12	0,61	0,88
Laureliopsis philippiana	0,39	0,70	0,30	0,70	0,70
Saxegothaea conspicua	0,39	0,70	0,42	0,82	0,58
Araucaria araucana	0,36	0,68	0,00	0,36	1,00
Dasyphyllum diacanthoides	0,36	0,68	0,30	0,67	0,70
Nothofagus alpina	0,36	0,68	0,27	0,64	0,73
Eucryphia cordifolia	0,30	0,65	0,70	1,00	0,30
Weinmannia trichosperma	0,18	0,59	0,73	0,91	0,27
Nothofagus antarctica	-0,06	0,53	0,76	0,70	0,24

Los resultados obtenidos en ambos experimentos muestran el potencial de un modelo de dinámica de la vegetación a la hora de modelar la distribución potencial de los bosques andinos de *Araucaria-Nothofagus*. Estos resultados se alinean con los obtenidos por Gutiérrez *et al.* (2016), estudio que utilizó por primera vez el modelo ForClim para predecir distribución de especies, donde se simuló el bosque templado de Norte América con buenos resultados para 10 especies de las 18 incluidas en el análisis, donde se concluye que ForClim realiza una representación apropiada de los procesos involucrados en la determinación de las áreas de distribución de las especies, con claras ventajas ante otros modelos que solo incluyen correlaciones climáticas para determinar distribución de especies, dejando de lado la competencia intraespecífica e interespecífica. El experimento de simulación sin competencia se asemeja a estos modelos de correlación climática, por lo tanto, analizar las diferencias entre ambos experimentos entrega indicios de como los modelos dinámicos de vegetación integran procesos claves para obtener resultados más acercados a la realidad.

Al comparar el desempeño del modelo entre el experimento de simulación monoespecífico y el experimento de simulación con competencia (Cuadro 6) para las 15 especies integradas se obtiene que el Kappa promedio disminuye en un 0,01, y que el número de especies con un Kappa aprox.  $\geq 0,4$  pasó de 9 a 12. Del total de especies, 6 aumentan su Kappa, es decir la competencia las beneficia, y 8 disminuyeron su Kappa, en el caso de *Eucryphia cordifolia* disminuye en un 0,57. De las especies que aumentaron su Kappa, aquellas que tuvieron un cambio significativo son Araucaria araucana, con una diferencia de +0,36, Nothofagus antartica con una diferencia de +0,21 y Nothofagus *pumilio* con una diferencia de +0,42. Mientras que entre las especies que la competencia afecto negativamente en el rendimiento de las especies está Eucryphia cordifolia con una diferencia de -0,57. La competencia entre las especies beneficia en su mayoría a especies que son dominantes dentro del área de estudio y perjudica a especies en su mayoría acompañantes, siendo interesante analizar que a las especies que perjudica son aquellas que obtuvieron mejores resultados y a las que beneficia fueron a las que tuvieron resultados con un mayor número de desacuerdos con lo observado, por ende en un análisis general, si bien los valores máximos de kappa disminuyeron, un mayor número de especies obtuvo valores de Kappa que representan un ajuste no aleatorio entre lo observado y lo simulado.

Competitividad	Especie	Diferencia de Kappa
	Araucaria araucana	+0,36
	Nothofagus alpina	+0,06
<b>A</b>	Nothofagus antarctica	+0,24
Aumentan	Nothofagus dombeyi	+0,06
	Nothofagus pumilio	+0,42
	Laureliopsis philippiana	+0,06
	Nothofagus obliqua	-0,09
Disminuyen	Aextoxicon punctatum	-0,18
	Dasyphyllum diacanthoides	-0,15
	Drimys winteri	-0,06
	Eucryphia cordifolia	-0,57
	Laurelia sempervirens	-0,15
	Persea lingue	-0,15
	Weinmannia trichosperma	0
	Saxegothaea conspicua	-0,03
	Dif. Kappa promedio	-0,01

Cuadro 6: Diferencia entre el índice Kappa obtenido en la mejor simulación monoespecífica y el obtenido en la mejor simulación con competencia.

La competitividad de cada especie se modela a partir de parámetros de la autoecología de las especies que influyen en cómo se va a comportar cada una dentro del rodal, dentro de los parámetros que tienen una mayor relevancia en la competencia de las especies está el kG (Rasche et al, 2012), parámetro que en este estudio se calibró en base a simulaciones de prueba que entregaron como resultado que establecer diferentes umbrales de corte según las necesidades competitivas de cada especie mejoró para 7 especies el valor de Kappa, subiendo también el Kappa total de 0,45 a 0,47 (Anexo 2). Al comparar los experimentos de distribución realizados identificamos que Eucryphia cordifolia es excluida de su distribución por su baja capacidad competitiva, para esta especie en específico en las iteraciones de prueba se determinó que el percentil más apropiado para la especie era el 0,99 así fortalecer su capacidad competitiva, no obstante al modificar el percentil el valor de Kappa aumentó solo en un 0.09 (Anexo 2), esto debido a que los registros de anillos de crecimiento obtenidos para la especie E. cordifolia fueron 16 y sus valores se encuentran agrupados (Fig. 7), por ende, la modificación del percentil si bien mejoró el desempeño de la especie, no fue suficiente para que lograra competir con especies como Nothofagus obliqua, con quien comparte nicho climático.

En la Figura 7 se presentan los valores de incremento diamétrico anual y el número de registros para cada especie integrada en las simulaciones, ordenados de menor a mayor en base al valor del incremento diamétrico anual seleccionado para cada especie. Los resultados obtenidos para la parametrización de kG se vieron afectados directamente por la cantidad de registros que presenta cada especie, solo dos especies cuentan con una cantidad de registros >1.000, Araucaria araucana y Nothofagus pumilio, con 2.104 y 3.441 registros respectivamente. Los registros del incremento diamétrico anual de estas especies presentaron mayor dispersión, lo que generó que al definir diferentes umbrales de corte exista variabilidad en el valor seleccionado del incremento diamétrico anual lo que se ve reflejado en el cálculo del kG. En el caso contrario, Laurelia sempervirens y Persea lingue, cuentan con <5 registros, obteniendo valores agrupados y diferencias mínimas al evaluar los diversos umbrales de corte, obteniendo que al ingresar estos valores de incremento diamétrico anual a la formula, el valor final del parámetro no varía. El resto de las especies, poseen entre 12 y 150 registros, la dispersión de datos de cada especie tiende a estar relacionado con el número de registros obtenidos (Fig. 7). El comportamiento de las especies que compiten en un mismo nicho climático influye en los resultados obtenidos en la predicción de distribución de las especies, por tanto, en necesario balancear la competencia entre estas, para esto es importante contar con una cantidad de registros por especie que permita identificar adecuadamente los valores extremos.



Figura 7: Incremento diamétrico máximo de cada especie en un año (cm/año), se indica el percentil 95 y el percentil seleccionado para simulaciones con competencia intraespecífica.

Los resultados obtenidos para los experimentos de simulación de distribución muestran que ForClim logra describir patrones climáticos de forma correcta para múltiples especies de los Andes de La Araucanía, esto implica que la parametrización bioclimática de la mayoría de las especies es correcta, en el Anexo 3 se encuentra en detalle los parámetros seleccionados para cada especie. Para definir el mejor set de parámetros fue fundamental utilizar el índice Kappa para evaluar los resultados luego de cada iteración de prueba del modelo, es recomendable realizar simulaciones de ajuste para optimizar los parámetros en base a la observación visual y el análisis estricto de los limites climáticos de las especies, obteniendo mejoras sustanciales en comparación con realizar parametrizaciones bioclimáticas a partir de un enfoque matemático, en el anexo 1 se observa el contraste entre el primer set de parámetros utilizados extraídos desde el enfoque matemático, y el set de parámetros escogido, que fue realizado en base a iteraciones de ajuste. Al analizar los resultados obtenidos en el experimento de distribución con competencia se identifica que las especies con peor rendimiento, Weinmannia trichosperma y Nothofagus antarctica, son aquellas que presentan a) distribuciones acotadas y b) discontinuas dentro del área de estudio. Se ha descrito a *Nothofagus antartica* como una especie plástica que logra colonizar ambientes extremos siendo una de las especie con una de las distribuciones más amplias en términos de limite norte y sur de su distribución a nivel nacional, no obstante, es una especie con una muy baja capacidad de competencia por

ende queda supeditada a biotipos extremos donde otras especies no pueden crecer (*i.e.* suelos con poco drenaje), por tanto se ubica dentro de su distribución en zonas azonales donde las condiciones le permiten crecer dado que otras especies no pueden (Ramírez *et al.*, 1985). Lograr una buena simulación para estas especies no solo depende entonces de obtener una buena parametrización de los limites bioclimáticos de las especies, ya que la calidad de la caracterización de los sitios de simulación determina si es posible diferenciar las zonas con condiciones climáticas azonales. En el presente estudio se utilizó una grilla climática con una resolución de 5 km<sup>2</sup> como fuente de información para caracterizar los sitios de simulación, esta resolución si bien captura la gradiente climática altitudinal (Fig. 4) puede no ser tan rigurosa en el detalle de zonas con microclimas particularmente en zonas cordilleranas donde la pendiente, altura y exposición juegan un importante rol. Futuras aplicaciones del modelo ForClim en Chile podrían entregar mejores resultados para aquellas especies que se establecen en biotipos azonales al utilizar información climática de mayor resolución, combinada con información topográfica que permita representar de mejor manera los distintos microclimas.

#### Análisis de la estructura de rodal predicha por el modelo

#### Estructura simulada por el modelo

Se utilizó la parametrización de las especies realizada para los experimentos de simulación de distribución, en la simulación de estructura. Se obtuvo que, de las 15 especies incluidas en las simulaciones, 12 obtienen un RMSE  $\leq 0.05$  (Cuadro 7), que representa un buen ajuste entre la dominancia simulada por el modelo ForClim y la dominancia observada en terreno en las parcelas de muestreo. De estas 12 especies con buenos resultados, 8 tiene un RMSE de 0, es decir un ajuste perfecto entre lo simulado y lo observado, esto se da por la correcta simulación de la no ocurrencia de estas especies en los rodales. Las 7 especies que aparecen en las simulaciones presentan valores entre los 0.01 y 0.33 de RMSE entre el área basal observada y la simulada, siendo la de peor rendimiento *Nothofagus dombeyi* con un 0.33, seguida de *Araucaria araucana* con un 0.25 y *Nothofagus pumilio* con un 0.17 de RMSE. Las cuatro especies restantes presentan ajustes precisos ya que se encuentran muy cercano a 0 (Cuadro 7).

Cuadro 7: Raíz del error cuadrado medio (RMSE) calculado para dominancia de las 15 especies incluidas en la simulación. Entre más cercano a 0, lo simulado y lo observado tienen una mejor correlación.

Especie	RMSE
Aextoxicon punctatum	0.00
Araucaria araucana	0.25
Dasyphyllum diacanthoides	0.00
Drimys winteri	0.00
Eucryphia cordifolia	0.00

(Continúa)

Cuadro 7	(Continuación)

Especie	RMSE
Laurelia sempervirens	0.00
Laureliopsis philippiana	0.05
Nothofagus alpina	0.01
Nothofagus antarctica	0.01
Nothofagus dombeyi	0.33
Nothofagus obliqua	0.00
Nothofagus pumilio	0.17
Persea lingue	0.00
Saxegothaea conspicua	0.01
Weinmannia trichosperma	0.00

Los valores altos de RMSE para las especies *Araucaria araucana*, *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus dombeyi* están dados por errores de omisión y comisión como se observa en la Figura 8. El modelo predijo apropiadamente en Sierra nevada, Captren, Huerquehue y Puesco la composición del bosque, pero el área basal total simulada en cada sitio fue menor al área basal observada en terreno, además se dieron diferencias en la especie dominante en las asociaciones, un claro ejemplo es la asociación *A. araucana*, *N. dombeyi y N. pumilio* que se presenta en los sitios Captren y Huerquehue, en el primero la especie observada en terreno que dominaba el rodal es *N. dombeyi* pero en la simulación la especie dominante fue *A. araucana*, mientras que en Huerquehue ocurrió lo opuesto, la especie que debió dominar el rodal según lo observado en terreno seria *A. araucana*, pero en las simulaciones se notó un claro dominio de *N. dombeyi*.

En Cañi, Lanín, Conguillio, Los Carpinteros y Quelembre en las simulaciones aparecen especies que no se encontraron en terreno, en Cañi y Lanin fue la especie *N. dombeyi*, en Conguillio y Los Carpinteros fue la especie *N. pumilio*, y en el sitio Quelembre se simulo la presencia de *L. philippiana* (Fig. 8). En Conguillio el modelo no predijo la ocurrencia de *Nothofagus antartica* que fue observada en terreno, generando un error por omisión. Cabe destacar que *Araucaria araucana* presenta menor área basal simulada que observada en los sitios Cañi, Conguillio, Los Carpinteros y Huerquehue (Fig. 8), pero que su presencia se simula correctamente en todos los sitios. El modelo tendió a subestimar el área basal total por parcela y solo para un caso el área basal simulada coincide con el área basal medida en terreno (Fig. 8). En promedio la diferencia de área basal simulada con la observada es de 65m<sup>2</sup>/ha.

Cani Quelembre SierraNevada Captren Conquillio Huerquehue Lanin LosCarpinteros Puesco B)Area basal simulada

Aepu Arar

Dadi Drwi

Euco

Lase Laph None Noan Nodo



Figura 8: Comparación entre el área basal simulada con ForClim (B) y el área basal observada en las parcelas de muestreo (A). Notar las diferentes escalas en el eje de las ordenadas. Códigos de las especies se encuentran en Cuadro 3.

Cabe destacar que en las simulaciones de estructura los resultados del modelo se compararon con datos muestreados en terreno los cuales representan la realidad actual del bosque de Araucaria-Nothofagus, el estado actual de un bosque es el resultado de su historia en la cual los humanos son un agente modelador, así como los disturbios naturales. Para el caso de los bosques de Araucaria araucana los principales disturbios son el volcanismo asociado a su distribución andina y los incendios forestales, los cuales se producen de forma natural y por causas humanas, quienes en la época de la colonización utilizaron el fuego como herramienta predilecta para la apertura de tierras para el pastoreo (González y Veblen, 2007). El modelo ForClim simula individualmente la mortalidad de los árboles en base a la Ecuación 3 la cual considera una mortalidad por disturbios de baja escala, como la caída de un árbol, pero no son considerado grandes eventos en masa como un incendio. Al ser los disturbios un agente modelador de los bosques de Araucaria-Nothofagus para simular su estructura actual es recomendable incluir estos eventos, para lo que se debe realizar una reconstrucción de los disturbios que han afectado a cada rodal y el efecto que estos tienen en los procesos de establecimiento, crecimiento y mortalidad de las distintas especies incluidas en la simulación, así, por medio del submodelo de manejo incluirlos a las simulaciones. Esta reconstrucción implica considerar eventos de al menos los últimos 1.500 años que hayan afectado los bosques muestreados, por tanto, considerar periodos que van más allá de los registros históricos, esto significa basarse en comportamientos razonables o esperables, determinados por opiniones de expertos en lugar de una comparación objetiva con datos

A)Area basal observada

250 200

5

Area basal m2/ha 150 ₿ medidos (Salas *et al.*, 2016). Un camino propuesto es probar distintas combinaciones de eventos, intensidades y efectos en cada rodal basados en los registros históricos que se obtengan y ver cual combinación entregue como resultado la estructura que más se aproxime a la muestreada en terreno.

Además, cabe destacar que los datos utilizados en terreno están sesgados a ciertas condiciones particulares de bosque por la escala de muestreo que se utilizó, donde se comparan parcelas de 500mts<sup>2</sup> con parches de bosque simulados de 16 hectáreas. Para abordar esta diferencia de escala se aplicó el estadístico RMSE a la dominancia y no a los valores absolutos de área basal. No obstante, el modelo es capaz de describir apropiadamente la composición y estructura en algunos puntos, lo que da cuenta del potencial de ForClim para predecir estructura y composición de bosques.

#### Dinámica sucesional de los bosques de Araucaria-Nothofagus

A partir de los resultados obtenidos en el experimento de simulación de estructura se seleccionaron las parcelas Conguillio, Huerquehue, Puesco y Quelembre ya que fueron buenas simulaciones de distintas condiciones de bosque, a las cuales se les describe el patrón sucesional.

Diversos autores han estudiado la dinámica de los bosques de *Araucaria-Nothofagus*, así como los patrones de regeneración de estos. Dentro de los estudios más conocidos está el realizado por Veblen (1982) donde postula que dada la ubicación de los bosques de *Araucaria araucana* la dinámica estaría sujeta a eventos de volcanismo, fuego, avalanchas de nieve y movimientos en masa, obteniendo como resultado que existe una importante relación entre estos eventos y la configuración de los bosques.

La dependencia a estos disturbios muestra que tanto *Araucaria araucana* como las especies del género *Nothofagus* con las que forma asociación responden a eventos de baja intensidad como la caída de un árbol con regeneración en los claros formados, mientras que en eventos de mayor dimensión, como incendios o depósito de escoria volcánica, si bien *Araucaria araucana* pose adaptaciones que le permite afrontar mejor estos eventos, luego de ellos, las especies del género *Nothofagus* tienden a tener mayor densidad de regeneración que *Araucaria araucana* (Veblen, 1982).

Donoso (2015) recopila estos estudios, así como los de González *et al.* (2010), Burns (1991), Muñoz (1984), entre otros, para describir la dinámica de los bosques de *Araucaria-Nothofagus*, señalando, tanto para rodales puros como mixtos, el balance de procesos contantes de mortalidad y reclutamiento que se reflejan en como fluctúan las variables estructurales (número de especies, densidad y área basal) en el rodal a través del tiempo. Estos estudios sirvieron como base para interpretar las salidas del modelo obtenidas.

#### Conguillio

En conguilla la simulación muestra que la especie *Araucaria araucana* tarda 200 años en alcanzar el equilibrio dinámico (Fig. 9C), y que la presencia *de Nothofagus pumilio* queda relevada a individuos con DAP<12cm (Fig. 9A) que representan regeneración que no logra establecerse en el sitio a largo plazo. En el último año de la simulación (1.500) *Araucaria araucana* presenta tanto regeneración como individuos adultos, con algunos que superan los 84 cm de DAP (Fig. 9B). En el rodal muestreado en terreno se encuentra la especie *Nothofagus antartica*, con un gran número de individuos, pero con un área basal poco significativa, formando un bosque dominado en su dosel superior por individuos multietáneos de *Araucaria araucana*, y bajo dosel arboles de baja altura pertenecientes a la especie *Nothofagus antartica* (Fig. 9D). Sin embargo, en la simulación este estrato lo ocupa *Nothofagus pumilio* (Fig. 9C).





En rodales de Araucaria araucana con Nothofagus antartica que no se han visto afectado por perturbaciones se observa que existe competencia entre las especies, ya que o están

dominados por una o por la otra, en aquello dominados por *Araucaria araucana* se encuentra *N. antartica* bajo dosel, con individuos de corta vida de forma achaparrada, en estos rodales *Araucaria araucana* es lo suficientemente tolerante a la sombra para establecerse bajo dosel con individuos suprimidos, pero para llegar a tener un desarrollo que le permita llegar al dosel es por claros, se observa que existe individuos de la especie en todas las clases diamétricas de DAP (Burns, 1991; Donoso, 2015). En el rodal simulado (Fig. 9), *Nothofagus antartica* no es simulada por la pobre parametrización bioclimática que obtuvo, por lo que fue sustituida por *Nothofagus pumilio*, no obstante, se observa que *Araucaria araucana* es simulada correctamente dado que posee individuos en todas las clases diamétricas (Fig. 9A y B).

#### Huerquehue

La simulación realizada en Huerquehue muestra que las especies se establecen hasta el año 300 de sucesión (Fig. 10C), y un evento importante de mortalidad de las primeras cohortes establecidas comienza a ocurrir luego de 400 años de sucesión y se repite periódicamente a los 1000 y a los 1300 años (Fig. 10C). Esto generó una disminución en el área basal de las especies *N. dombeyi* y *N. pumilio*, seguida por un aumento del área basal simulada. Estos eventos son por la muerte de grandes individuos que generan claros. El rodal lo domina notoriamente *Nothofagus dombeyi* en toda la sucesión, y a los 1.500 años de sucesión es la única especie con individuos con DAP > a 84 cm (Fig. 10B). Por su parte *Nothofagus pumilio* y *Araucaria araucana* presenta en su mayoría individuos jóvenes, con individuos con DAP <60 cm (Fig. 10A y B). En lo observado, por el contrario, *Araucaria araucana* domina el bosque en términos de área basal (Fig. 9D). En este sitio de estudio hay reclutamiento de múltiples especies (Fig. 10A), en la clase de diámetro de DAP de 0 a 4 cm hay presencia de *Saxegothaea conspicua, Weinmannia trichosperma* y *Laureliopsis philippiana*, las cuales no logran establecerse (Fig. 10B).



Figura 10: Estructura y dinámica sucesional del rodal simulado en Huerquehue. A) Número de individuos simulados por especie en las clases de DAP inferiores al año 1.500. B) Número de individuos por especie en las clases de DAP superiores al año 1.500. C) Área basal simulada por especie en los 1.500 años de sucesión. D) Área basal observada en terreno. El código de las especies se encuentra en el Cuadro 3.

Donoso (2015) menciona que *Araucaria araucana* tiene dificultades para crecer bajo el dosel de un bosque denso como lo es el caso de la simulación realizada en el sitio Huerquehue (Fig. 10), en donde se observa regeneración, esto muestra que se debe ajustar el parámetro de tolerancia a la sombra (kLy) que fue establecido para *Araucaria araucana*. En condiciones menos densas *Araucaria araucana* puede establecerse bajo dosel, quedando suprimida, tendiendo a ser un poco más tolerante que sus acompañantes del género *Nothofagus* (Donoso, 2015).

#### Puesco

El rodal simulado en Puesco representa un bosque mixto de *Araucaria araucana* y *Nothofagus pumilio* el cual demora 200 años en establecerse (Fig. 11C). La especie *A. araucana* domina en el bosque durante los 1.500 años de sucesión, al año 1.500 es la especie con individuos en las clases de DAP más grande >76cm (Fig. 11B), esto coincide con lo medido en terreno (Fig. 11D). Para ambas especies se simulan al año 1.500

individuos en las clases de DAP que representan regeneración (Fig. 11A), se destaca que *Araucaria araucana* tiene más individuos que *Nothofagus pumilio* en las clases de DAP superiores (Fig. 11B), mientras que en las clases de DAP inferiores *Nothofagus pumilio* tiene un mayor número de individuos (Fig. 11A). Se observa en terreno que existe área basal para la especie *Nothofagus dombeyi* (Fig. 11D), la cual en lo simulado se encuentra presente con individuos juveniles (Fig. 11A).



Figura 11: Estructura y dinámica sucesional del rodal simulado en Puesco. A) Número de individuos simulados por especie en las clases de DAP inferiores al año 1.500. B)
Número de individuos por especie en las clases de DAP superiores al año 1.500. C)
Área basal simulada por especie en los 1.500 años de sucesión. D) Área basal observada en terreno. El código de las especies se encuentra en el Cuadro 3.

Los rodales de *Nothofagus pumilio* con *Araucaria araucana* en que se evidencia un estado sucesional avanzado presentan poblaciones multietaneas con una constante mortalidad de individuos a medida que envejecen y una buena regeneración que se asume es por claros creados (Veblen, 1982; Burns, 1991; Donoso, 2015). Otras configuraciones se logran dependiendo de los disturbios que afecten al rodal, hay evidencia de rodales en donde se encuentran individuos emergentes de *Araucaria araucana* enterrados hasta 1 m con escoria volcánica, mientras que no existe supervivencia de individuos de *Nothofagus* 

*pumilio*, siendo esta última la especie que gana en densidad de regeneración, además cabe destacar que dada la diferencia en longevidad de las especies, existe la posibilidad de que existan varias generaciones de *Nothofagus pumilio* en un rodal en donde solo existe una generación de *Araucaria araucana* (Donoso, 2015). En Puesco (Fig. 11) ambas especies tiene poblaciones multietaneas, *A. araucana* probablemente por condiciones climáticas o de suelo es más competitiva, siendo así una simulación característica de un rodal en un estado sucesional avanzado, lo cual concuerda con lo muestreado en terreno.

#### Quelembre

En los casos anteriores observamos que la distribución de individuos por clase de DAP tenía en las 3 clases forma de jota invertida (*i.e.* exponencial negativa), sin embargo, en la simulación de Quelembre (Fig. 12) el modelo predijo una distribución de individuos por clase de DAP multimodal (Fig.12A y B). En este caso la especie simulada con mayor presencia en el bosque es *Nothofagus dombeyi*, coincidiendo con lo observado en terreno (Fig. 12D). Por su parte *Araucaria araucana* se presenta en la simulación en las clases de DAP inferiores con pocos individuos que no persisten en el tiempo (Fig. 12A). En este rodal aparece *Laureliopsis philippiana* como la segunda especie con mayor presencia dentro del rodal simulado, mientras que en lo observado *Saxegothaea conspicua* aparece (Fig. 12D). Esta última se encuentra en las clases de DAP de regeneración en conjunto con otras especies que no llegan a convertirse en arboles de mayores dimensiones (Fig.12A). Cabe destacar que *Nothofagus dombeyi* es la especie con mayor área basal, esta se da principalmente por el número de árboles de gran tamaño, ya que en las clases de DAP de regeneración, la especie posee pocos individuos (Fig. 12A y B).



Figura 12: Estructura y dinámica sucesional del rodal simulado en Quelembre. A) Número de individuos simulados por especie en las clases de DAP inferiores al año 1.500. B) Número de individuos por especie en las clases de DAP superiores al año 1.500. C) Área basal simulada por especie en los 1.500 años de sucesión. D) Área basal observada en terreno. El código de las especies se encuentra en el Cuadro 3.

Este rodal representa un estado de transición, en donde se presenta *Nothofagus dombeyi* como dominante en el dosel superior y lo acompañan *Araucaria araucana y Nothofagus pumilio*, en el estrato secundario se encuentra *Saxegothaea conspicua*, en estos rodales el reclutamiento de especies se genera por claros (Finckh, 1995).

#### Futuras aplicaciones del modelo

Los resultados obtenidos muestran que se puede simular los bosques Chilenos de *Araucaria-Nothofagus* con el modelo ForClim, punto de partida para la aplicación del modelo en futuras investigaciones. Dentro de las principales aplicaciones que se le ha dado al modelo está el estudio de los impacto que tendrán distintos escenarios de cambio climático en los bosques, identificando los efectos negativos que pudiese tener en la dinámica de los bosques el aumento de la temperatura y la disminución de la disponibilidad de agua (Thrippleton *et al.*, 2020; Cailleret *et al.*, 2014; Huber *et al.*, 2021),

así el modelo ForClim se puede utilizar como una herramienta para investigar cambios futuros en el patrón sucesional, en la composición y estructura de rodal, además de los cambios en la distribución actual de las especies dominantes de los bosques de *Araucaria-Nothofagus*. La utilidad del modelo para predecir cambios en los bosques ante distintos escenarios de cambio climático ha permitido investigaciones fundamentales respecto a la futura provisión de servicios ecosistémicos entregados por el bosque ante estos escenarios, donde destacan servicios como el secuestro y captura de carbono, la provisión de agua y la regulación del clima, fundamentales para la vida (Mina *et al.*, 2016). Al integrar, con el submodelo de manejo, distintas estrategias de manejo forestal enfocadas a contrarrestar el efecto del cambio climático sobre los bosques, se favorece la toma de decisiones correctas para mantener estados deseables de rodal (Mina *et al.*, 2017b, Klopčič *et al.*, 2017). En base a los resultados obtenidos en este estudio se puede mirar con optimismo la aplicación del modelo para resolver distintas interrogantes sobre los bosques antiguos de *Araucaria-Nothofagus*.

#### **Recomendaciones para futuras investigaciones**

Los resultados obtenidos muestran el potencial del uso del modelo ForClim para predecir la distribución, composición, estructura y dinámica de los bosques de *Araucaria*-*Nothofagus*. Este trabajo a distintas escalas permitió identificar desafíos para fortalecer futuras investigaciones.

La escala de análisis es importante en el estudio de bosques ya que a diferentes escalas se observan distintos procesos ecológicos que configuran estos ecosistemas (Gutiérrez y Huth, 2012). A escala regional las variaciones climáticas son el factor que debe ser simulado correctamente para identificar los patrones regionales, teniendo en cuenta en segundo lugar a procesos ecológicos que se producen a escala de rodal, mientras que en el caso contrario, para estudios de una comunidad, la clave es describir correctamente la estructura del rodal, para esto en necesario enfocarse en la competencia por los recursos hídricos, de luz y nutrientes, además de cómo se organizan en el espacio las distintas especies en base a dicha competencia. En los modelos dinámicos de vegetación estos factores se describen a partir de parámetros, en simulaciones de distribución el esfuerzo de parametrización se enfoca principalmente en obtener parámetros bioclimáticos que describan los patrones de distribución de la especies, mientras que se sacrifica el detalle a escala local, obtener buenos resultados de distribución (Cuadro 5) implica que la parametrización bioclimática realizada se enfocó en obtener dichos patrones, lo que no asegura que al bajar la escala de análisis al rodal y utilizar los mismos parámetros entregue buenos resultados de rodal (Gutiérrez et al., 2016). Este compromiso de detalle a escala local se observa en las simulaciones de estructura (Fig. 8), si sabemos que en un rodal la especie se encuentra presente como el caso de Nothofagus dombeyi en la parcela Los Carpinteros (Cuadro 4) podríamos asumir que en sus límites bioclimáticos dicho sitio debe estar contenido, pero en los parámetros bioclimáticos de la especie (Anexo 3) la kWiTN es 1.4, mientras que la uWiT promedio del sitio Los Carpinteros es 1.2 (Cuadro 4), este cambio significaría comprometer los resultados de distribución de Nothofagus dombeyi, la cual obtuvo un valor de Kappa de 0.48 (Cuadro 5). Al centrar los esfuerzos

de parametrización en los parámetros bioclimáticos para obtener buenos resultados de distribución, aumenta la incertidumbre respecto a él origen de los errores producidos en la estructuras simuladas (Fig. 8) ya que no permite identificar con claridad si se generan a partir de este compromiso en la parametrización bioclimática que se asume al bajar a una escala de rodal, o si es necesario abordar los parámetros que definen el comportamiento de las especies dentro del rodal, como el kLy, el cual según los resultados obtenidos podría ser necesario modificar para la especie *Araucaria araucana*. Para fortalecer simulaciones a nivel estructural y de dinámica se recomienda centrar los estudios a una escala local, preferiblemente controlando la incertidumbre en parámetros climáticos a partir de la utilización de datos empíricos obtenidos de estaciones meteorológicas cercanas a los puntos de muestreo, así centrar los esfuerzos de parametrización en aquellos parámetros que describen las dinámicas dentro del rodal.

El parámetro BS juega un importante rol ya que define el comportamiento de los bosques en momentos de sequía, y se ha demostrado que las salidas del modelo son altamente sensibles al parámetro (Huber *et al.*, 2018). El parámetro de sitio BS en las simulaciones realizadas de distribución unifica el efecto de la sequía para todo el sector este del área de estudio producto de la falta de información sobre los suelos estimada a partir de las series de suelo obtenidas de CIREN (Fig. 4D), desestimando el efecto de la sequía en todo ese sector. Aquí radica un importante desafío a la hora de modelar bosques a escala regional (Huber *et al.*, 2021), la falta de datos de suelo en zonas montañosas por factores como el poco esfuerzo en el levantamiento de datos ya que son suelos que no llaman la atención productivamente, así como la mayor dificultad que representa la topografía para poder tomar datos (Simon *et al.*, 2020). A escala de rodal se deberían realizar análisis de suelo para determinar la profundidad efectiva de las raíces y la humedad aprovechable disponible para las plantas, así tener seguridad de que este parámetro se modelo correctamente.

Finalmente es destacable que se utilizaron los pisos vegetacionales realizados por Luebert y Pliscoff (2017), para realizar la parametrización bioclimática de las especies, así como para el análisis de los resultados de distribución potencial, estos pisos de vegetación también representan un modelo de la realidad, que infiere información a partir del cruce entre bioclimas e inventarios florísticos realizados en Chile, esta representación por tanto puede tener errores, como cualquier modelo, pero es lo más certero que se encuentra en chile en términos de distribución de especies. Contar con un catastro nacional de observaciones de especies podría significar una mejora sustancial tanto en la parametrización de las especies como a la hora de ponerlo a prueba. Los resultados obtenidos en este estudio por ende hay que mirarlos con cautela, ya que los errores por comisión en zonas de borde podrían ser generados a partir del error por parte de los pisos vegetacionales al identificar si la especie está o no presente en dicha zona.

#### Futuro de la modelación y cambio climático

En el análisis de la estructura simulada de los bosques de Araucaria araucana se observó un déficit de crecimiento de los árboles de esta especie simulados que genero una diferencia promedio de 65m<sup>2</sup>/ha entre el área basal simulada y el área basal observa en las parcelas de muestreo (Fig. 8). Este problema de crecimiento se puede deber a los datos climáticos que entregamos como fuente de información al modelo, los cuales representan, en base a las variables de precipitación y temperatura, el clima entre 1979 y 2014, periodo en que los efectos del cambio climático ya habían provocado un aumento de las temperaturas y disminución de las precipitaciones (González-Reyes & Muñoz, 2013). A partir del análisis de anillos de crecimiento de individuos de Araucaria araucana de distintas edades se observó que existe una importante correlación entre el crecimiento diamétrico anual de la especie y la temperatura en los meses de verano, así como de las precipitaciones en la época de crecimiento, esto ha afectado al crecimiento diamétrico de los árboles de Araucaria araucana ya que han disminuido a partir de los años 70' (Mundo et al., 2011; Muñoz et al., 2014). La disminución en el crecimiento de los árboles y el aumento en la mortalidad de individuos producido por el aumento de las temperaturas y el aumento en la frecuencia e intensidad de los periodos de seguía es un fenómeno que se viene observando y describiendo para distintas partes del mundo (Gutiérrez et al., 2008, Allen et al., 2010, Gutiérrez et al. 2014, Urrutia-Jalabert et al., 2015, Matskovsky et al., 2021). Tanto de manera empírica como a partir del uso de modelo se ha evaluado que el cambio climático afectaría negativamente a la biomasa forestal, la cual dependería de la distribución de la especie (Mina et al., 2016), en especies longevas que han vivido cientos o miles de años el efecto del cambio climático en el crecimiento de los individuos es un fenómeno que ya es visible, una de las especies con registros de individuos de mayor edad en el mundo es Fitzroya cupressoides (Urrutia-Jalabert et al., 2015), se le han descrito proceso de cambio en la biomasa producto del cambio climático, en donde existen parches donde el aumento en la radiación ha favorecido su crecimiento, en cambio, en parches donde la seguía predomina, la especie se encuentra más susceptible a disminuir sus tasas de crecimiento, se proyecta que en un futuro en aquellas áreas donde el crecimiento se ha visto favorecido por temperaturas más altas, el aumento en la biomasa podría detenerse o revertirse por el efecto que tendría la mayor disminución en el suministro hídrico en condiciones climáticas más secas proyectadas a futuro (Urrutia-Jalabert et al., 2015).

Conforme a estos antecedentes podemos deducir que los datos climáticos entregados al modelo no representan la realidad del clima optimo en el que crecieron los individuos de *Araucaria araucana* hace 500 o más años atrás, donde las condiciones ambientales favorecían su crecimiento permitiendo individuos de gran tamaño como los observados en terreno, mientras que la información entregada al modelo, afectada ya por el cambio climático, representa más bien la condición actual en la que se encuentran los bosques y se acercaría por tanto al tamaño que lograrían en un futuro los árboles de la especie.

#### **CONCLUSIONES**

En la presente investigación se evalúa la capacidad del modelo de dinámico vegetacional ForClim para simular los bosques de *Araucaria-Nothofagus* de los Andes de la Araucanía. El modelo generó resultados aceptables para predecir la distribución, estructura actual y dinámica sucesional los bosques de *Araucaria-Nothofagus* de los Andes. Se parametrizaron 15 especies arbóreas dominantes de los bosques de *Araucaria-Nothofagus* para el dominio regional establecido en el estudio, describiendo las especies en base a rasgos funcionales, su tolerancia bioclimática y su capacidad para competir con otras especies.

El modelo ForClim simuló la distribución potencial de los bosques de *Araucaria*-*Nothofagus* con una aproximación aceptable a la distribución postulada por Luebert y Pliscoff (2017) para 9 especies integradas en la simulación. Estos resultados muestran el potencial del modelo para predecir la distribución de los bosques antiguos en Chile, incluyendo la competencia y procesos demográficos de las especies. Las simulaciones de estructura mostraron una correlación entre las especies y los parámetros climáticos de sitios, entregando un RMSE aproximadamente de 0 para 12 especies por la correcta simulación de la no ocurrencia de dichas especies en los rodales estudiados en terreno. La dinámica sucesional predicha por el modelo mostró el comportamiento esperado para 4 situaciones distintas de bosques antiguos de *Araucaria araucana* en su asociación con especies del género *Nothofagus*.

Con este estudio se establece un punto de partida para la aplicación de modelos de dinámica de la vegetación para simular bosques antiguos, donde viven individuos con una longevidad mayor a 1.000 años, como son los bosques de *Araucaria-Nothofagus*. Esta herramienta de investigación nos permitirá realizar investigaciones que facilitaran la restauración y conservación de los bosques, y que nos permitan explorar los efectos del cambio climático sobre el bosque nativo de Chile, he identificar como se verá afectada la la disponibilidad de los servicios ecosistémicos que estos entregan. Se identificaron mejoras que se deben abordar para obtener simulaciones más próximas a la realidad de los bosques de *Araucaria-Nothofagus* de los Andes de la Araucanía.

#### BIBLIOGRAFÍA

Aguilera-Betti, I.; Muñoz, A. A.; Stahle, D.; Figueroa, G.; Duarte, F.; González-Reyes, Á. *et al.* 2017. The First Millennium-Age Araucaria Araucana in Patagonia. Tree-Ring Research. 73(1), 53-56.

Allen, C.D.; Macalady, A. K.; Chenchouni, H.; Bachelet, D.; McDowell, N.; Vennetier, M. *et al.* 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risk for forest. Forest Ecology and management. 259: 660-684.

Allouche, O.; Tsoar, A. y Kadmon, R. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). Journal of Applied Ecology. 43: 1223-1232.

Almeyda, E. y Sáez, F. 1958. Recopilación de datos climáticos de Chile y Mapas Sinópticos respectivos. Santiago de Chile. Ministerio de Agricultura. 195pp.

Botkin, D. B.; Janak, J. F. y Wallis, J. R. 1972. Some Ecological Consequences of a Computer Model of Forest Growth. Journal of Ecology, 60(3): 849–872.

Bugmann, H. y Cramer, W. 1998. Improving the behaviour of forest gap models along drought gradients. Forest ecology and management. 103(2-3): 247-263.

Bugmann, H.K.M. 1994. On the Ecology of Mountainous Forests in a Changing Climate: ASimulation Study. Doctoral Thesis. ETH Zurich.

Bugmann, H.K.M. 1996. A simplified forest model to study species composition along climategradients. Ecology. 77(7): 2055-2074.

Bugmann, H.K.M. 2001. A review of forest gap models. Climatic Change, 51(3-4): 259-305.

Bugmann, H.K.M. y A.M. Solomon. 2000. Explaining Forest composition and biomass acrossmultiple biogeographical regions. Ecological Applications. 10.

Burns, B. R. 1991. The regeneration dynamics of *Araucaria araucana*. University of Colorado at Boulder.

Cantor, A. B. 1996. Sample-size calculations for Cohen's kappa. Psychological methods, 1(2), 150.

Cailleret, M.; Heurich, M. y Bugmann, H. 2014. Reduction in browsing intensity may not compensate climate change effects on tree species composition in the Bavarian Forest National Park. Forest Ecology and Management. 328: 179-192

Cifuentes, G.;Contreras, S. y Cerda-Peña, C. 2020. Evaluation of the Foliar Damage That Threatens a Millennial-Age Tree, Araucaria araucana (Molina) K. Koch, Using Leaf Waxes. Forests. 11: 1-59.

CIREN (Centro de Información de Recursos Naturales). 1999. Estudio Agrológico: Descripción de suelos, materiales y símbolos. VIII Región. Publicación CIREN N° 121. 550 p.

CIREN (Centro de Información de Recursos Naturales). 2002. Estudio Agrológico: Descripción de suelos, materiales y símbolos. IX Región. Publicación CIREN N° 122. 343 p.

CIREN (Centro de Información de Recursos Naturales). 2003. Estudio Agrológico: Descripción de suelos, materiales y símbolos. X Región. Publicación CIREN N° 123. 374 p.

CIREN (Centro de Información de Recursos Naturales). 2010. Determinación de la erosión actual y potencial de los suelos de Chile Región de La Araucanía. Publicación CIREN N° 149. 50p.

Cohen, J. 1960. A coefficient of agreement for nominal scales. Educational and Psychological measurement. 20: 37-46

CONAF (Corporación Nacional Forestal). 1999a. Plan de Manejo Parque Nacional Huerquehue. Ministerios de Agricultura, Gobierno de Chile.

CONAF (Corporación Nacional Forestal). 1999b. Catastro y Evaluación de Recursos vegetacionales nativos de Chile, Informe Regional Novena Región. 88p.

Contreras, M. Y Perret, S. 1984. Definición de áreas bioclimáticas homogéneas a través de un método analítico en la IX Región de Chile. Tesis Ingeniería Forestal. Santiago. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. 205 p.

CR2met (Centro de ciencia del clima y la Resiliencia). [On-line]. Plataforma de Simulaciones Climáticas. Disponible en el http://www.cr2.cl/datos-productos-grillados/. Citado el: 15 de noviembre de 2019.

Decreto N°43/1990 del Ministerio de Agricultura. Por el cual se Declara Monumento Natural a la *Araucaria Araucana*. 03 de Abril de 1990.

Denslow, J. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. Annual review of ecology and systematics. 18(1): 431-451.

Didion, M.; Kupferschmid, A.D. y Bugmann, H. 2009. Long-term effects of ungulate browsing on forest composition and structure. Forest Ecology and Management. 258: 44-55.

Donoso, 2015. Estructura y dinámica de los Bosques del Cono Sur de América. Edición Universidad Mayor. 406p.

Donoso, C. 1981. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Santiago, Chile.

Donoso, C. 1983. Modificación de los bosques mediterráneos de Chile. Bosque.4 (2): 117-146p.

Donoso, C. 2006. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: autoecología. Valdivia. Chile. 678p.

Finckh, M. 1995. Análisis de las comunidades boscosas del Parque Nacional Villarrica (IX Región, Chile) y sus consecuencias para la conservación del patrimonio natural. Temuco. 115p.

González, M. E. y Veblen. T.T. 2007. Incendios en bosques de Araucaria araucana y consideraciones ecológicas al madereo de aprovechamiento en áreas recientemente quemadas. Revista Chilena de Historia Natural. 80: 243-253.

González, M. E., Szejner, M., Muñoz, A. A. y Silva, J. 2010. Incendios catastróficos en bosques andinos de Araucaria-Nothofagus: Efecto de la severidad y respuesta de la vegetación. Bosque Nativo. 46: 12-17.

González, M. E.; Veblen, T. T., y Sibold, J. S. 2005. Fire history of Araucaria–Nothofagus forests in Villarrica National Park, Chile. Journal of Biogeography. 32(7): 1187-1202.

González, M.E. y Veblen, T.T. 2006. Climatic influences on fire in Araucaria araucana-Nothofagus forests in the Andean cordillera of south-central Chile. Ecoscience 13: 342-350.

González-Reyes, Á. y Muñoz, A. 2013. Cambios en la precipitación de la ciudad de Valdivia (Chile) durante los últimos 150 años. Bosque (Valdivia). 34(2): 200-213.

Grimm, V.; Revilla, E.; Berger, U.; Jeltsch, F.; Mooij, W. M.; Railsback, S. F. *et al.* 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. Science. 310(5750): 987-991.

Gutiérrez, A. G. 2016. Árboles monumentales: un patrimonio natural no reconocido en Chile. Bosque (Valdivia). 37(3): 445-449.

Gutiérrez, A. G. y Huth, A. 2012. Successional stages of primary temperate rainforests of Chiloé Island, Chile. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 14(4): 243-256.

Gutierrez, A. G., Armesto, J. J., Diaz, M. F. y Huth, A. 2014. Increased drought impacts on temperate rainforests from southern South America: results of a process-based, dynamic forest model. PloS one. 9(7): e103226.

Gutiérrez, A. G.; Barbosa, O.; Christie, D. A.; Del-val, E. K.; Ewing, H. A.; Jones, C. G. *et al.* 2008. Regeneration patterns and persistence of the fog-dependent Fray Jorge Forest in semiarid Chile during the past two centuries. Global Change Biology. 14(1): 161-176.

Gutiérrez, A.G.; Snell, R.S. y H. Bugmann. 2016. Using a dynamic forest model to predict tree species distributions. Global Ecology and Biogeography. 25(3): 347–358.

Huber, N.; Bugmann, H. y Lafond, V. 2018. Global sensitivity analysis of a dynamic vegetation model: Model sensitivity depends on successional time, climate and competitive interactions. Ecological modelling. 368: 377-390.

Huber, N.; Bugmann, H. y Lafond, V. 2020. Capturing ecological processes in dynamic forest models: why there is no silver bullet to cope with complexity. Ecosphere. 11(5): e03109.

Huber, N.; Bugmann, H.; Cailleret, M.; Bircher, N. y Lafond, V. 2021. Stand-scale climate change impacts on forests over large areas: transient responses and projection uncertainties. Ecological Applications. 31(4): e02313.

Klopčič, M.; Mina, M.; Bugmann, H. y Bončina, A. 2017. The prospects of silver fir (*Abies alba Mill.*) and Norway spruce (*Picea abies (L.) Karst*) in mixed mountain forests under various management strategies, climate change and high browsing pressure. European journal of forest research. 136(5): 1071-1090.

Lara, A.; Solari, M. E.; Prieto, M. D. R. y Peña, M. P. 2012. Reconstrucción de la cobertura de la vegetación y uso del suelo hacia 1550 y sus cambios a 2007 en la ecorregión de los bosques valdivianos lluviosos de Chile (35° - 43° 30′ S). Bosque (Valdivia). 33(1): 13-23.

Lara, A.; Urrutia, R.; Little, C. y Martínez, A. 2010. Servicios Ecosistémicos y Ley de Bosque Nativo: No basta con definirlos. Bosque Nativo. 47: 3-9.

Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology 73 (6): 1943–1967.

Luebert, F. y Pliscoff, P. 2017. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. 2° Edición. Editorial Universitaria.

Matskovsky, V.; Venegas-González, A.; Garreaud, R.; Roig, F. A.; Gutiérrez, A. G.; Muñoz, N. *et al.* 2021. Tree growth decline as a response to projected climate change in the 21st century in Mediterranean mountain forests of Chile. Global and Planetary Change. 198.

McRoberts, R.E.; Bechtold, W.A.; Patterson, P.L; Scott, C.T. y Reams, G.A. 2005. The enhanced forest inventory and analysis program of the USDA Forest Service: historical perspective and announcement of statistical documentation. Journal of Forestry. 103: 304–308.

Messier, C.; Puettmann, K. J. y Coates, K.D. 2013. Managing forests as complex adaptive systems: building resilience to the challenge of global change. 1ra Edición. Routledge.

Mina, M.; Bugmann, H.; Cordonnier, T.; Irauschek, F.; Klopcic, M.; Pardos, M. y Cailleret, M. 2017a. Future ecosystem services from European mountain forests under climate change. Journal of Applied Ecology. 54(2): 389-401.

Mina, M.; Bugmann, H.; Klopcic, M. y Cailleret, M. 2017b. Accurate modeling of harvesting is key for projecting future forest dynamics: a case study in the Slovenian mountains. Regional Environmental Change. 17(1): 49-64.

Mina, M.; Martin-Benito, D.; Bugmann, H. y Cailleret, M. 2016. Forward modeling of tree-ring width improves simulation of forest growth responses to drought. Agricultural and Forest Meteorology. 221: 13-33.

MMA (Ministerio del Medio Ambiente). 2017. [On-line]. Estrategia Nacional de Biodiversidad. Disponible en el WWW: https://mma.gob.cl/wpcontent/uploads/2018/03/Estrategia\_Nac\_Biodiv\_2017\_30.pdf. Citado: 23 de octubre de 2019

Morales, M. S.; Cook, E. R.; Barichivich, J.; Christie, D. A.; Villalba, R.; LeQuesne, C. *et al.* 2020. Six hundred years of South American tree rings reveal an increase in severe hydroclimatic events since mid-20th century. Proceedings of the National Academy of Sciences. 117(29): 16816-16823.

Mundo I.; Roig F.; Villalba R.; Kitzberger T. y Barrera M. 2011. *Araucaria araucana* tree-ring chronologies in Argentina: spatial growth variations and climate influences. Trees. 26: 443–58.

Muñoz, A. A.; Barichivich, J.; Christie, D. A.; Dorigo, W.; Sauchyn, D.; González-Reyes, Á. *et al.* 2014. Patterns and drivers of Araucaria araucana forest growth along a biophysical gradient in the northern Patagonian Andes: linking tree rings with satellite observations of soil moisture. Austral Ecology. 39(2): 158-169.

Muñoz, R. 1984. Análisis de la productividad de semillas de Araucaria araucana (Mol.) C. Koch en el área de Lonquimay- IX Región. Santiago. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, Universidad de Chile.

Premoli. A.; Quiroga, P. y Gardner, M. 2013. Araucaria araucana. The IUCN red list of threatened species. Disponible en http://bcn.cl/21bxi. Citado: 25 de Octubre de 2020.

Ramírez, C.; Correa, M.; Figueroa, H. y José San Martín, A. 1985. Variación del hábito y hábitat de Nothofagus antárctica en el centro sur de Chile. Bosque. 6(2): 55-73.

Rasche, L.; Fahse, L.; Zingg, A. y Bugmann, H. 2012. Enhancing gap model accuracy by modeling dynamic height growth and dynamic maximum tree height. Ecological Modelling. 232: 133–143.

Risch, A. C.; Heiri, C. y Bugmann, H. 2005. Simulating structural forest patterns with a forest gap model: a model evaluation. Ecological Modelling. 181: 161-172.

Salas, C.; Gregoire, T. G.; Craven, D. J. y Gilabert, H. 2016. Modelación del crecimiento de bosques: estado del arte. Bosque (Valdivia). 37(1): 03-12.

Schmidt, H. 1977. Dinámica de un bosque virgen de Araucaria-Lenga (Chile). Bosque. 2(1): 3-11.

Schmithüsen, J. 1960. Conifers in the forest associations of the southern Andes. Vegetation. 9: 313-327.

Shugart, H.H. 1984. A theory of forest dynamics. Springer-Verlag. New York. 278p.

Simon, A.; Geitner, C. y Katzensteiner, K. 2020. A framework for the predictive mapping of forest soil properties in mountain areas. Geoderma. 371: 114383.

Snell, R.; Huth, A.; Nabel, J.; Bocedi, G.; Travis, M.; Gravel, D. *et al.* 2014. Using dynamic vegetation models to simulate plant range shifts. Ecography. 37(12): 1184-1197.

Thrippleton, T.; Lüscher, F. y Bugmann, H. 2020. Climate change impacts across a large forest enterprise in the Northern Pre-Alps: dynamic forest modelling as a tool for decision support. European Journal of Forest Research. 139(3): 483-498.

Urrutia-Jalabert, R.; Malhi, Y.; Barichivich, J.; Lara, A.; Delgado-Huertas, A.; Rodríguez, C. G. y Cuq, E. 2015. Increased water use efficiency but contrasting tree growth patterns in Fitzroya cupressoides forests of southern Chile during recent decades. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences. 120(12): 2505-2524.

Vargas-Larreta, B., Corral-Rivas, J., Aguirre-Calderón, Ó. y Nagel, J. 2010. Modelos de crecimiento de árbol individual: Aplicación del Simulador BWINPro7. Madera y bosque. 16(4): 81-104.

Veblen TT. 1982. Regeneration patterns of Araucaria araucana forests in Chile. Journal of Biogeography. 9: 11-28. Vegetacionales Nativos de Chile. Chilean Forest Service, Santiago, Chile.

Watt, A. S. 1947. Pattern and Process in the plant community. Journal of Ecology. 35: 1–22.

# APÉNDICES

Apéndice 1: Comparación del índice Kappa obtenido en las simulaciones de prueba, entre el primer set de parámetros bioclimáticos y el mejor set obtenido a partir de la optimización de los parámetros.

Especie	Set base	Optimizado	
Araucaria araucana	-0,39	0,00	
Nothofagus alpina	-0,03	0,30	
Nothofagus antárctica	-0,70	-0,30	
Nothofagus dombeyi	0,67	0,42	
Nothofagus obliqua	0,00	0,85	
Nothofagus pumilio	-0,67	0,06	
Saxegothaea conspicua	0,42	0,42	
Aextoxicon punctatum	0,42	0,97	
Dasyphyllum diacanthoides	0,55	0,52	
Drimys winteri	0,52	0,73	
Eucryphia cordifolia	0,48	0,88	
Laurelia sempervirens	0,30	0,91	
Laureliopsis philippiana	0,39	0,33	
Persea lingue	0,36	0,91	
Weinmannia trichosperma	0,06	0,18	
Kappa promedio	0,16	0,48	

Especie	kG 95%	kG especifico por especie
Araucaria araucana	0,33	0,36
Nothofagus alpina	0,33	0,36
Nothofagus antarctica	-0,09	-0,06
Nothofagus dombeyi	0,48	0,48
Nothofagus obliqua	0,70	0,76
Nothofagus pumilio	0,42	0,48
Saxegothaea conspicua	0,39	0,39
Aextoxicon punctatum	0,79	0,79
Dasyphyllum diacanthoides	0,39	0,36
Drimys winteri	0,67	0,67
Eucryphia cordifolia	0,21	0,30
Laurelia sempervirens	0,76	0,76
Laureliopsis philippiana	0,36	0,39
Persea lingue	0,70	0,76
Weinmannia trichosperma	0,24	0,18
Kappa promedio	0,45	0,47

Apéndice 2: Comparación índice Kappa entre simulaciones de prueba utilizando el umbral de corte para el parámetro kG del 95% y utilizando una parametrización especie especifica.

Nombre	Códigos	kG	kDDMin	kWiTN	kWiTX	kDrTol
Aextoxicon punctatum	AEPU	175	1924	4.8	7.42	0.17
Araucaria araucana	ARAR	154	1150	1.1	3.5	0.28
Dasyphyllum diacanthoides	DADI	241	1863	3.74	6.17	0.13
Drimys winteri	DRWI	558	2000	5.4	7.47	0.15
Eucryphia cordifolia	EUCO	188	2100	5.5	7.59	0.14
Laurelia sempervirens	LASE	247	1900	4.7	7.38	0.17
Laureliopsis philippiana	LAPH	157	1700	2.3	4.8	0.12
Nothofagus alpina	NONE	452	1350	2.5	7.1	0.17
Nothofagus antarctica	NOAN	535	1380	1.3	2.8	0.22
Nothofagus dombeyi	NODO	456	1420	1.4	7.45	0.12
Nothofagus obliqua	NOOB	655	1500	3.1	7	0.19
Nothofagus pumilio	NOPU	160	980	0	3.1	0.26
Persea lingue	PELI	380	1980	4.2	7.4	0.17
Saxegothaea conspicua	SACO	123	1700	3.3	6.1	0.13
Weinmannia trichosperma	WETR	172	1560	2	3	0.11

Apéndice 3: Especies arbóreas incluidas en la investigación, cada una con sus parámetros obtenidos a partir del cálculo matemático de estos. La definición de los códigos de los parámetros se encuentra en el Cuadro 1.