

SILVICULTURA

Análisis de la biomasa de raíces en diferentes tipos de bosques. Avances en la evaluación de *Pinus radiata* en Chile*

Root biomass analysis in different forest types: research advances in the Chilean radiata pine forest.

JAVIER GUERRA C.¹, JORGE GAYOSO A.², JUAN SCHLATTER V.³, ROBERTO NESPOLO R.⁴

¹Doctorante en Cs. Forestales, U. Austral de Chile y U. de Concepción, Chile. E-mail: jguerra@uach.cl;

²Instituto de Manejo, Facultad de Cs. Forestales, U. Austral de Chile. E-mail: jgayoso@uach.cl.

³Instituto de Silvicultura, Facultad de Cs. Forestales, U. Austral de Chile, E-mail: jschlatt@uach.cl.

⁴Instituto de Ecología y Evolución, U. Austral de Chile. E-mail: robertonespolo@uach.cl

SUMMARY

We evaluated the root biomass in *Pinus radiata* in two different sites and measured the root:shoot index (proportion of roots over aerial biomass). In addition, we undertook a bibliographic review to understand the effects of species and environment on root development. We harvested 27 individuals of *Pinus radiata* ranging from 3 to 23 years old. Thirteen individuals were selected from a low-quality site and 14 from a high-quality site (according to the soil properties). Root exploration was performed with the semi-mechanical method of extraction, which allows the measurement of every root over 2 mm diameter. The root:shoot ratio was significantly different between the sites, reaching a difference of 5%, which shows that low quality soils allow for higher root:shoot ratios. In addition, we compiled data from 13 tree genera and about 40 species. However, the great variability of the existing data does not allow the inference of any clear effect on root biomass production of forest type, development state, age, and soil.

Keywords: biomass, roots, *Pinus radiata*, root: shoot ratio.

RESUMEN

Se evaluó la biomasa de raíces en la especie *Pinus radiata* (D. Don) en dos condiciones de sitio diferentes en Chile central, utilizando el índice raíz/vástago (proporción de raíces respecto de la biomasa aérea). Además, se analizó literatura referida a la proporción de sistemas radicales con el propósito de inferir el efecto de especies y medio ambiente sobre el desarrollo de raíces. Se cosecharon 27 individuos de *Pinus radiata* de diferentes edades en un rango de 3 hasta 23 años, 13 individuos en un sitio de baja calidad y 14 individuos en uno de buena calidad. La exploración de raíces se realizó bajo el método de extracción semimecánica, el cual permite la evaluación de raíces mayores a 2 mm de diámetro. La proporción raíz/vástago para *Pinus radiata* en Chile es diferente en los dos sitios evaluados, alcanzando una diferencia significativa de 5 puntos porcentuales e indicando que los suelos más restrictivos permiten una mayor producción de raíces. Además, se compiló información de 13 géneros y cerca de 40 especies forestales; sin embargo, la gran variabilidad de lo informado no permite inferir efectos significativos de las variables tipo de bosque, estado de desarrollo, edad y suelo en la producción de biomasa de raíces.

Palabras clave: biomasa, raíces, *Pinus radiata*, proporción raíz/vástago.

* Financiado por Proyecto FONDEF D98 I 1076 "Medición de la capacidad de captura de carbono en bosques de Chile y su promoción en el mercado mundial".

INTRODUCCION

Las raíces, como componentes subterráneos de los árboles, son el soporte de todo el crecimiento aéreo y juegan un rol vital en el abastecimiento y almacenamiento de agua y nutrientes (1). No obstante, la biomasa de raíces de especies forestales ha sido poco estudiada, seguramente por la dificultad y lo costoso de la extracción de los sistemas radicales completos (1, 2, 3, 4, 5, 6).

Investigaciones referidas al tema señalan que existe gran variabilidad en la producción de raíces finas y gruesas, según sea el tipo de clima donde se desarrollan, tipo de especie, estado de desarrollo o edad de los individuos. También, factores del suelo son determinantes para explicar las diferencias en productividad (7), especialmente aquellos que afectan la elongación de las raíces, el abastecimiento de agua, la aireación y la composición química de la solución del suelo. Factores como textura y estructura condicionan las características de la porosidad y drenaje interno, las cuales son importantes al momento de evaluar la fertilidad del suelo para la producción de biomasa subterránea, como así también lo son las actividades de uso anterior de estos suelos (8, 9, 10).

Así también, las características genéticas de la especie son influyentes en la forma y distribución de los sistemas radicales (11), ya que pueden determinar que una especie presente raíces axomorfadas (género *Pinus*) o fasciculadas (género *Nothofagus*), o bien, algunas especies presenten raíces profundas y otras superficiales (8, 12).

Cairns *et al.* (6) indican que la proporcionalidad raíz/vástago (en inglés root: shoot ratio), indicador importante de la alometría de los árboles, varía en un rango para árboles individuales entre 0,05 a 0,7 independiente de la latitud, tipo de árbol o textura del suelo analizado, estabilizándose entre 0,2-0,3. Sin embargo, no evidencian variables significativas para explicar estas variaciones. Por otra parte, estudios puntuales señalan que existen diferencias entre sitios, señalando que en sitios pobres se desarrolla mayor proporción de biomasa de raíces que en sitios de mejor calidad (5, 13). En este sentido, Creighton *et al.* (14) señalan que la proporción de la biomasa de raíces es mayor cuando existen restricciones de humedad y nutrientes. La proporción de raíces finas es ligeramente

mayor en sitios pobres o que presentan restricciones para el crecimiento y para la penetración de raíces (13).

En este contexto, las secciones aéreas y subterráneas dependen una de la otra para la producción de biomasa. Las raíces requieren los carbohidratos producidos en la sección aérea por fotosíntesis, mientras que la sección aérea requiere nutrientes y agua captados por las raíces (12). Debido a esto, se acepta que la producción de raíces por los árboles sigue la tendencia del crecimiento aéreo, aunque no siempre es el caso, alcanzando el máximo del incremento corriente antes de la ocupación del sitio que, a su vez, generalmente comienza a ocurrir con el cierre de copas (15, 16).

Según Karizumi (1), lo más adecuado para analizar las características de los sistemas radicales sería contar con información referida a una especie en distintas calidades de sitio y estados de desarrollo. Sin embargo, escasos son los documentos que evalúan la productividad de biomasa de raíces en sitios diferentes para una misma especie.

En Chile, las plantaciones productivas de la especie forestal *Pinus radiata* (D. Don) han sido establecidas en un amplio rango de latitud (33-41°S) y diversas condiciones de sitio, creciendo bien en diferentes tipos de suelos. *Pinus radiata* ha sido establecida tanto en suelos derivados de rocas metamórficas, de cenizas volcánicas, como también rojos arcillosos y en suelos derivados de rocas graníticas. Los suelos rojos arcillosos están formados por sedimentos eólicos finos de origen volcánico y/o cristalino del pleistoceno y difieren fuertemente en sus características de los suelos graníticos, que están formados por material intrusivo altamente meteorizado y rico en cuarzo. Material formador que define las características primarias como textura y estructura, importantes para la porosidad y altamente relacionadas con la capacidad de retención de agua y la aireación (9).

El primer objetivo de este trabajo es deducir la proporción de biomasa de raíces desde la literatura e identificar el efecto de especies y medio ambiente en esta proporción. En segundo lugar, comparar el crecimiento de las raíces en la especie *Pinus radiata*, en dos condiciones de sitio diferentes, determinando la proporción de biomasa subterránea respecto de la biomasa aérea.

MATERIAL Y METODOS

El análisis bibliográfico de la proporción de raíces consideró artículos que contenían mediciones directas de raíces, ya sea finas o gruesas, y que permitían calcular una proporción raíz/vástago para el análisis, seleccionando aquellos que cumplieran los siguientes criterios:

- 1) El estudio evalúa directamente los sistemas radicales. En el caso de haber utilizado funciones para estimación de biomasa de raíces, sólo se aceptaron aquellos en que se elaboraron funciones a partir de datos locales.
- 2) Los resultados son entregados en base a peso seco. No se consideraron los que entregaban datos en base al peso húmedo.
- 3) Los resultados permiten calcular una proporción raíz/vástago¹ para individuos, especie (valor medio) o para una unidad de superficie de bosque.

No se discriminó entre raíces vivas y muertas al momento de aceptar los datos, principalmente debido a que en la literatura los investigadores no hacen la diferencia, con excepción de muy pocos casos, cuando se estudian raíces menores a 5 mm de diámetro.

Los antecedentes principales, tales como: clase de bosque, especie, edad, número muestral y proporción raíz/vástago (ya sea directamente mencionada o calculada a partir de los antecedentes) fueron recopilados. No todos los antecedentes informados cumplían con la totalidad de los requisitos; por eso el análisis estadístico se realizó con aquellos que cumplían con todos ellos, descartando los casos con antecedentes incompletos. Sin perjuicio de lo anterior, estos últimos se utilizaron en los análisis descriptivos ordenados en tablas (17). Los antecedentes completos permitieron realizar un análisis de covarianza (ANCOVA), en el cual se seleccionó la *proporción raíz/vástago* como variable dependiente, el *género* como variable categórica y la *edad* y el *tamaño muestral* como variables continuas (covariables). Para la identificación de las diferencias significativas se utilizó la prueba de Tukey HSD. En todos los

casos se comprobó el supuesto de análisis de covarianza (mediante modelo de ángulos separados ($F=1,76823$, $p=0,10151$)) y se verificó homocedasticidad de residuos (18,19). Todos los análisis se realizaron utilizando el Software estadístico STATISTICA 6®.

El estudio se realizó en dos sitios de Chile central. El primero distante a 50 km de la ciudad de Concepción, en la cuenca del río Biobío, en el sector de Talcamávida (37°10'S, 72°50'O) de propiedad de Forestal Mininco S.A., sobre un suelo perteneciente a la serie San Esteban, de tipo granítico formado por rocas meteorizadas ricas en cuarzo, erosionado, de textura franca a arcillosa y de estructura muy cerrada y alta densidad aparente. Suelo muy profundo, con aumento de la arcilla desde los 35 cm en profundidad, moderadamente estructurado, presentando estructura granular en la superficie y poliédrica en la profundidad del perfil. Sin embargo, su consistencia es muy firme, lo que junto con una alta densidad, indica graves limitaciones para la penetración de raíces de árboles. Esto es agravado por el bajo volumen total de poros que indica un drenaje moderado a lento y además una baja capacidad de agua aprovechable (<100 mm en 1 m de profundidad), causantes de inadecuados regímenes de agua y aire, limitándose así el crecimiento vegetal. Suelo fuertemente ácido en todo el perfil, bajo contenido de materia orgánica y nitrógeno total, la relación C/N es favorable. Restrictivo en cuanto a su disponibilidad de fósforo, pero no del resto de nutrientes, encontrándose éstos en concentraciones moderadas (20). Su clima es templado seco con precipitaciones entre 1.200 y 1.500 mm/año y su temperatura media de 18°C en verano y 7,3°C en invierno.

El segundo sitio de estudio se ubica a 15 km de la ciudad de Valdivia (39°44'S y 73°10'W), en el predio "Los Pinos" del Centro Experimental Forestal de la Universidad Austral de Chile. Su suelo se clasifica como serie Los Ulmos (typic Paleudult), es rojo arcilloso, derivado de sedimentos eólicos del Pleistoceno, volcánicos y cristalinos, depositados sobre el complejo metamórfico de la costa, formando terrenos intermedios a bajos, de lomajes ondulados, con pendientes entre 5-45%. Estos suelos son profundos, de buen drenaje y textura limo arcillosa a arcillosa, tienen coloración homogénea, pardo rojizo a pardo oscuro, excepto en el horizonte superficial, el cual

¹ Corresponde al conjunto de tallo, ramas y hojas de un árbol y que consideran como biomasa aérea.

presenta una matriz oscura por mayor presencia de materia orgánica (6-10%). Tiene consistencia ligeramente plástica y ligeramente adhesiva a plástica y adhesiva a mayor profundidad. Fuerte a moderadamente ácido en todo el perfil (21). Su clima es templado lluvioso con influencia mediterránea (10). Posee precipitaciones entre 2.200-2.700 mm. El 75% cae entre los meses de abril y septiembre, la humedad relativa media es de 78% durante el año. La temperatura media mensual alcanza a 16,9°C en enero y 7,6°C en julio (21), la anual alrededor de 12 °C.

Gerding y Schlatter (22) establecieron que un índice de sitio (IS) <25 m ya indica limitaciones importantes para el crecimiento de la especie. De esta manera, las variables del sitio que arrojen un índice de sitio menor a 25 son consideradas como limitantes para la productividad (23). Este es el caso del sitio de Concepción, el cual tenía un IS 24², mientras que el de Valdivia un IS 26-28 (21).

Los suelos graníticos son más compactos, presentando una más alta densidad aparente (>1,1 g/cm³), un bajo volumen total de poros y una alta pedregosidad (21). El desarrollo radical es, en

consecuencia, más restringido que en los rojo arcillosos de la zona de Valdivia, afectando el abastecimiento de agua y la nutrición de la planta, pero no constituyen un factor limitante para el desarrollo. Además, debido al uso ganadero y a las técnicas de cultivo utilizadas con anterioridad, los suelos fueron afectados negativamente por erosión y compactación, influyendo esto marcadamente en su estructura y fertilidad en general (24), lo que en casos extremos sí pueden constituir una seria restricción para el desarrollo forestal. Los suelos rojo arcillosos del sur (Valdivia), en cambio, presentan una mejor estructura, mejor capacidad de retención de humedad, y mejor régimen nutrientes, siendo mejores que los suelos graníticos para el desarrollo de *Pinus radiata*.

Los individuos seleccionados para el muestreo se obtuvieron desde los rodales inventariados, los cuales tenían las características que se presentan en el cuadro 1.

Muestreo de raíces: Se cosecharon 27 individuos de *Pinus radiata* de diferentes edades en un rango de 3 hasta 23 años en ambos sitios, 13 individuos

CUADRO 1

Variables descriptivas de los árboles muestra según edad de las plantaciones y sitio.
Descriptive variation of plantation sample trees by age and site.

| Localidad | 1. Concepción | | | 2. Valdivia | | |
|-----------|---------------|------------------------------|--------------------------------|-------------|------------------------------|--------------------------------|
| | Arb/ha | Area Basal (m ²) | Diámetro área basal media (cm) | Arb/ha | Area Basal (m ²) | Diámetro área basal media (cm) |
| 23 años | 311 | 36,8 | 38,8 | 250 | 27,3 | 37,3 |
| 19 años | 387 | 35,4 | 34,1 | | | |
| 18 años | | | | 520 | 33,3 | 28,5 |
| 16 años | | | | 370 | 22,0 | 27,5 |
| 15 años | 512 | 38,0 | 30,7 | | | |
| 12 años | 408 | 15,3 | 21,8 | | | |
| 8 años | | | | 1.175 | 14,5 | 12,5 |
| 7 años | 560 | 10,0 | 15,1 | 813 | 13,6 | 14,6 |
| 5 años | | | | 1.416 | 6,8 | 7,8 |
| 3 años | 1.180 | 3,4 | 4,8 | 1.424 | 2,5 | 4,7 |
| 2 años | | | | 1.308 | 0,3 | 1,6 |

² Comunicación directa de la empresa Forestal Mininco S.A.

en Concepción y 14 individuos en Valdivia. Se evaluó biomasa total (aérea y subterránea) en todos los individuos, según la metodología desarrollada por Schlegel *et al.* (25).

Para la extracción y estudio de los sistemas radicales se utilizó el “método de excavación semi-mecánica”, consistente en la excavación manual de la raíz, apoyado por la utilización de tracción mecánica otorgada por un aparejo o tecla de cadena de 3 toneladas. Este método consiste en la exposición de las raíces con posterior anclaje y tracción del sistema radical (figura 1). Luego la raíz es limpiada y separada por clases tamaño (entre 0,5-2 cm, 2-5 cm, 5-10 cm, >10 cm y tocón radical), pesada en húmedo, luego se obtienen muestras de raíces para la determinación de contenido de humedad (%C.H.) en laboratorio. Para ello se utilizó como referencia la norma chilena oficial (NCH176/1-Of1984), desarrollada por el Instituto de Normalización (INN-CHILE), utilizando el procedimiento de secado en estufa. Posteriormente con los valores de contenido de humedad se determinó el peso seco de cada sistema radical evaluado.

Análisis estadístico: Para evaluar las tendencias del crecimiento de biomasa aérea y subterránea se realizaron análisis de covarianza (ANCOVA). Se aplicaron transformaciones logarítmicas entre las variables DAP y Biomasa para corregir heterocedasticidad y cumplir supuestos básicos de ANCOVA. Además, se comparó la proporción raíz/vástago de los dos sitios agrupando los individuos por diámetro a la altura del DAP entre 3-15 cm,

16-30 cm y >30 cm. Un análisis multivariante (MANOVA) fue realizado para verificar efectos de ambas secciones, actuando en conjunto (sección aérea y subterránea); en todos los casos se utilizó el DAP como covariable, descartando utilizar la edad como una segunda covariable debido a la alta correlación entre estas ($r= 0,97$ $p<0,01$). Por último, se realizó ANCOVA para analizar las diferentes clases de tamaño 0,5-2 cm, 2-5 cm, 5-10 y >10 cm y comparar la producción entre los dos sitios. Evaluados los antecedentes, se desarrollaron funciones de regresión para la biomasa aérea y subterránea de la especie, empleando la forma de ecuación alométrica exponencial, ya que es muy frecuente el uso de esta forma de modelo cuando se ha obtenido el peso por componente o total y se pueden relacionar estos pesos con algunas variables de estado del árbol de simple determinación (26). Debido a que estos modelos presentan las bondades de expresar una proporcionalidad de los incrementos relativos entre dos partes del árbol y que en la ecuación 2 gran variedad de relaciones dimensionales son reducidas a una línea recta ajustada por la ecuación doble logarítmica y son ampliamente consistentes para distintas formas de crecimiento (27, 28, 29, 30). Wang (31) ajustó la ecuación 1, donde Y es el peso seco de la biomasa de raíces y X es el DAP; según el autor, este tipo de ecuación provee un buen balance de precisión en la predicción y se requieren pocos datos al utilizar la variable más común, el DAP, solucionando las estimaciones para cada componente del árbol. Asimismo, Schubert *et al.* (32) utilizaron también este tipo de



Figura 1. Izquierda: Exposición de las raíces, mediante excavación manual y mecánica. Derecha: trípode y tecla de cadena de 3 t.

Left: Root extraction by means of manual and mechanical excavation. Right: Tripod (right) and 3-ton tackle.

modelos alométricos linearizados mediante logaritmos.

La forma del modelo alométrico es:

$$Y = a * X^b \quad [1]$$

y su expresión lineal doble logarítmica

$$\ln Y = a + b * \ln X + \epsilon \quad [2]$$

Donde: Y = variable dependiente (biomasa); X = variable independiente (DAP); a, b = parámetros de la función. ϵ = Error asociado.

RESULTADOS Y DISCUSION

Análisis bibliográfico de la proporción raíz/vástago: En total se colectó información de 13 géneros distintos, involucrando 40 especies (anexo 1 y 2).

La proporción raíz/vástago, presentó un rango entre 0,12 y 0,89, con un valor medio de 0,31 puntos. El 50% de los grupos (formados por distintos sitios y especies informados) se encontraron entre los valores 0,2-0,3, mientras que el 32% se encontró entre 0,3-0,4. Los extremos determinados por los límites confidenciales correspondieron a 0,293 ($p < 0,05$) por lo bajo y 0,323 ($p < 0,05$) por lo alto, lo que entrega un índice cer-

cano a 0,3 para el conjunto de especies y géneros estudiados (cuadro 2).

El género que presentó mayor proporcionalidad raíz/vástago correspondió a *Quercus*, con un 0,42, sin embargo, este antecedente no es estadísticamente válido debido a que solo se reportó en un estudio y un solo grupo no diferenciable. *Eucalyptus* fue el género que siguió a *Quercus* en cuanto a proporción de biomasa subterránea con un 0,398 (cuadro 3), que es un valor alto si lo comparamos con los antecedentes presentados por Cairns *et al.* (6), que mencionan solo un 0,26 para árboles tipo angiospermas, donde debiese clasificarse a nivel macro este género.

En análisis estadísticos pueden considerarse como "outliers" a aquellos que escapan de dos desviaciones estándares de la media, por lo que proporciones extremas sobre 0,5 y bajo 0,1 fueron revisadas. Sin embargo, no pudieron ser descartados de plano debido a que biológicamente son datos bien obtenidos y publicados como artículos científicos. No obstante, se hace necesario poner atención en este tipo de información, ya que puede provenir de estudios muy puntuales en sitios restrictivos o en condiciones especiales poco comunes. Por ejemplo, la gran mayoría de los datos por sobre 0,5 correspondieron a bosque del tipo Boreal y tamaños de árboles pequeños.

Montos de biomasa respecto del peso total del árbol, reportados por Kramer (12), indican que en cuatro especies de árboles, sólo el 18% aproximadamente de la materia seca se encontraba en las

CUADRO 2

Razón raíz/vástago en la literatura.
Root/shoot ratios in the literature.

| Raíz/Vástago | Conteo | Acumulado | % | % Acumulado |
|--------------|--------|-----------|------|-------------|
|]0,01-0,10] | 0 | 0 | 0,0 | 0,0 |
|]0,10-0,20] | 11 | 11 | 5,9 | 5,9 |
|]0,20-0,30] | 92 | 103 | 50,0 | 55,9 |
|]0,30-0,40] | 60 | 163 | 32,6 | 88,5 |
|]0,40-0,50] | 13 | 176 | 7,0 | 95,6 |
|]0,50-0,60] | 4 | 180 | 2,1 | 97,8 |
|]0,60-0,70] | 1 | 181 | 0,5 | 98,3 |
|]0,70-0,80] | 1 | 182 | 0,5 | 98,9 |
|]0,80-0,90] | 2 | 184 | 1,0 | 100,0 |
| Total | 184 | | | |

CUADRO 3

Valores medios de la proporción raíz/vástago para 11 géneros estudiados.
Mean root: shoot ratios for 11 genera analyzed.

| Género | Grupos | Estadígrafos proporción raíz/vástago | | | | | Fuentes |
|-----------------------|-----------|--------------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|----------------------------------|
| | | Media | Desv Est. | Error Est. | LC -95% | LC +95% | |
| Todos | 123 | 0,3055 | 0,0877 | 0,0079 | 0,2898 | 0,3212 | |
| <i>Abies</i> | 7 | 0,2725 | 0,0272 | 0,0103 | 0,2473 | 0,2977 | 1, 38. |
| <i>Cryptomeria</i> | 22 | 0,2968 | 0,0416 | 0,0088 | 0,2783 | 0,3152 | 1 |
| <i>Chamaencyparis</i> | 12 | 0,3078 | 0,0577 | 0,0166 | 0,2711 | 0,3445 | 1 |
| <i>Eucalyptus</i> | 11 | 0,3984 | 0,1713 | 0,0516 | 0,2833 | 0,5135 | 1, 39, 40, 41, 42, 43. |
| <i>Larix</i> | 31 | 0,3103 | 0,0808 | 0,0145 | 0,2807 | 0,3399 | 1, 36, 37, 38. |
| <i>Pinus</i> | 28 | 0,2785 | 0,0802 | 0,0151 | 0,2474 | 0,3096 | 1, 4, 6, 14, 38, 44, 45, 46, 47. |
| <i>Picea</i> | 5 | 0,3237 | 0,0906 | 0,0405 | 0,2112 | 0,4362 | 1, 38. |
| <i>Populus</i> | 2 | 0,2850 | 0,0919 | 0,0650 | 0,0000 | 1,1109 | 38, 48. |
| <i>Quercus</i> | 1 | 0,4195 | | | | | 1 |
| <i>Tsuga</i> | 3 | 0,2831 | 0,0152 | 0,0088 | 0,2452 | 0,3210 | 1 |
| <i>Zelkova</i> | 1 | 0,1888 | | | | | 1 |

raíces. Snowdon *et al.* (33), señalaron montos de 20% para el género *Pinus*. Además, se informó que los sistemas de raíces de *Pinus radiata* a los 18 años de edad comprenden alrededor del 10% del peso total de los árboles (12). Similarmente Fogel (34), señala que la biomasa de raíces de coníferas comprende entre 0,1 y 0,25 del árbol. Overend (citado por 28), entrega para *Picea* spp valores de participación del componente raíces de 10-20%, mientras que Pardé (28), hace referencia a un estudio efectuado en el sur de Rusia con *Quercus* spp, el cual señala que las raíces representan el 74% de la biomasa total al primer año de vida, para luego decrecer llegando a no más del 21% a los 50 años.

Por otra parte, Wang *et al.* (31) indican que la distribución de la proporción raíz/vástago fue similar para dos especies estudiadas: 0,18 para *Abies lasiocarpa* y 0,21 para *Betula papyrifera*. Kajimoto *et al.* (35,36), quienes evaluaron la biomasa aérea y subterránea en *Larix gmelinii*, en suelos permanentemente congelados en Siberia central, estimaron que en esas condiciones la biomasa radical comprende cerca de 0,75 de la biomasa aérea, cercano a lo informado por Kanazawa (37), que señala un 0,886 para la especie *Larix gmelinii* y mayor a lo informado por Strong y La Roi (38), quienes señalan para la especie *Picea ma-*

riana una proporción raíz/vástago cercana a 0,45 en similares condiciones boreales.

Como se observa, existe una gran variación de la proporción entre las diversas especies. Esta variabilidad estadística, producida por las diferentes metodologías empleadas y los distintos estados de desarrollo de los bosques evaluados, son los que no permiten distinguir las posibles diferencias para cada especie, pudiendo provocar una confusión o un mal uso de los indicadores de biomasa subterránea.

Al analizar las diferencias de proporciones mediante ANCOVA, se observa que la edad no juega un rol significativo en el análisis ($p=0,788$), no obstante, la figura 2 muestra una tendencia a la estabilización de la proporción raíz/vástago con el aumento de la edad, lo que está fuertemente relacionado con las condiciones de desarrollo del rodal. Se observa que en las etapas juveniles la proporción es alta, disminuyendo con el aumento en edad y tendiendo hacia una estabilidad por sobre los 10 años. Es probable que la tendencia de estabilidad presentada por estos géneros posterior a la edad de 10 años corresponda a lo señalado por Kira y Shidei (15) y Schlatter (16), quienes señalan que esto ocurre posterior a la ocupación de sitio e inicio de la competencia ínter específica.

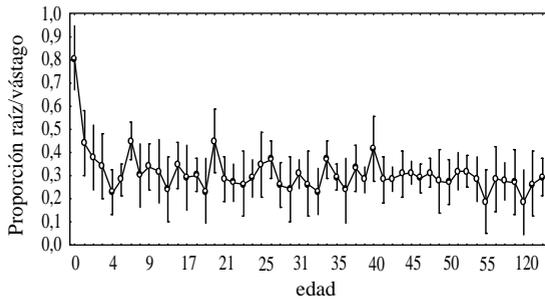


Figura 2. Medias de las proporciones raíz/vástago para cada condición de variación según edad.

Mean root/shoot ratio by tree age.

La variabilidad presente antes de este periodo puede explicarse por la libre capacidad de crecimiento de las raíces antes de la competencia interespecífica. También podría explicarse, dado a que los estudios realizados para cada género, en su gran mayoría, se realizan en edades tempranas (por la menor dificultad de extracción de sistemas completos), probablemente antes de la ocupación del sitio. Esto provoca que cuando se refieren a la proporcionalidad raíz/vástago para una especie, se cometa el error de utilizar el valor medio de antes del cierre de copas y antes de lograr la estabilización del crecimiento.

El análisis indica además que los géneros se diferencian levemente ($F_{(10,11)}=1,924$, $p=0,489$). Los géneros que marcan la leve diferencia son el género *Pinus* y *Eucalyptus* que tienen errores bajos, diferenciándose entre ellos y marcando la diferencia en el ANCOVA, mientras que el resto de géneros presenta amplios errores estándares que hacen agrupables los géneros con excepción de los mencionados *Pinus* y *Eucalyptus*.

Un aspecto importante para destacar corresponde a la alta proporción de raíces en el género *Eucalyptus*, la que alcanza un promedio de 0,39 puntos, sin desmedro de esto, antecedentes inéditos sin publicar (Schlatter comunicación personal), referidos a la proporción de biomasa de raíces en la X Región de Chile, indican que esta proporción en la especie *Eucalyptus globulus* no supera los 0,25 puntos, valor que cae bajo y fuera del área encontrada en la bibliografía para este género.

El género *Pinus* presenta una proporción de raíces promedio de 0,2785 (ES=0,0151) asociado a errores internos bajos (Desv. estándar = 0,08).

Los antecedentes disponibles permiten indicar que el sitio, en general, no presenta efectos significativos para los distintos géneros, al igual como lo evidenciaron Cairn *et al.* (6) y Jackson *et al.* (49). A pesar de esto, se pudo observar una tendencia media decreciente en cuanto a la variable *textura* de suelo, la cual no es significativa ($F_{(2,38)}=1,44$, $p=0,248$), pero que permite que se evidencien mayores proporciones promedio de raíces en suelos de textura gruesa que en suelos de textura fina (figura 3).

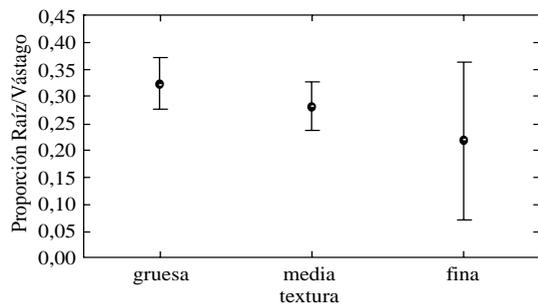


Figura 3. Tendencia de las proporciones raíz/vástago en diferentes condiciones de textura de suelo para género *Pinus* spp.

Trend in root/shoot ratios in different soil texture conditions for the *Pinus* genus.

Raíces de Pinus radiata: Al comparar biomasa aérea separado de la subterránea en ambos sitios, los resultados del ANCOVA indican que no presentan diferencia significativa ($F_{(1, 24)}=0,001$, $p=,972$). Similar resultado se produce al analizar la biomasa de raíces ($F_{(1, 24)}=,150$, $p=,701$), según esto se puede ajustar una función aérea por un lado y subterránea por otro, desestimando los sitios. Sin embargo, al realizar un análisis multivariado para evaluar biomasa total (en conjunto aérea y subterránea) del sitio 1 y el sitio 2, se observa que existen diferencias entre los sitios, probablemente debido a la acumulación de los errores de estimación. (figura 4).

Al comparar las diferentes clases de tamaño radical utilizando ANCOVA, se produce una agrupación significativa (Wilks 3,5758, $p=0,044$). Según lo anterior, no existen diferencias en la formación de los tamaños de raíces entre los dos sitios evaluados, ni se producen diferencias según el DAP de los árboles muestreados.

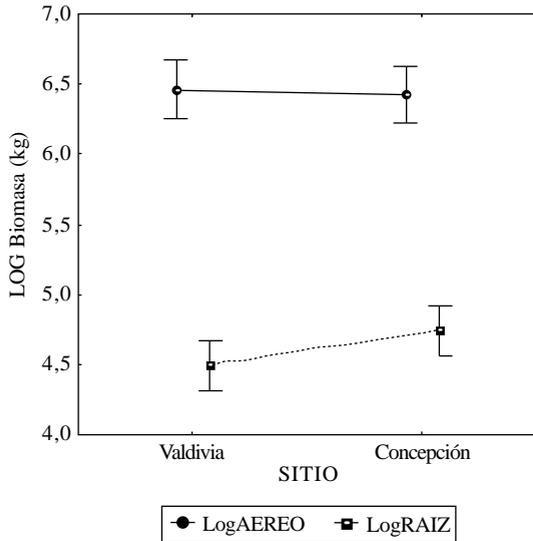


Figura 4. Biomasa de las secciones aérea y subterránea en los dos sitios muestreados.

Above and below ground biomass at two sampling sites.

Proporción raíz/vástago: Al analizar la proporción raíz/vástago utilizando la covariable DAP, se encontró que existe diferencia significativa entre los dos sitios ($F_{(1,24)}=5,7961$, $p=,02411$), lo que concuerda con lo señalado por Creighton *et al.* (14), quienes sostienen que los suelos pobres o restrictivos producen una mayor proporción de biomasa de raíces. El sitio de Concepción, el cual presenta una condición restrictiva tanto física como nutricional, muestra efectivamente mayor proporción de raíces que el sitio de Valdivia sobre un suelo rojo arcilloso de mejores condiciones. Estos resultados pueden explicarse por las variaciones de las muestras, que en los casos de la biomasa

aérea y radical en valor absoluto tienen leves diferencias, las que estadísticamente no se manifiestan como significativas.

Desde el punto de vista biológico puede explicarse, debido a que en una condición restrictiva, tanto física como nutricional, los individuos utilizan más energía en desarrollar su sistema radical, con el objeto de alcanzar nutrientes y agua (esto reafirma que la diferencia puede ser por agua y menos por textura del suelo, aunque ambas están relacionadas), en cambio aquellos que crecen en buenas condiciones nutricionales al tener nutrientes cercanos, no siguen esta tendencia. Los individuos que tienen menos restricciones de suelo para el desarrollo de raíces (Valdivia), producen menos biomasa subterránea, lo que permite utilizar esa energía en aumentar su producción aérea, con lo que disminuye la proporción raíz/vástago. La diferencia de 5,2 puntos porcentuales (cuadro 4) entre el sitio de mejor calidad respecto del más restrictivo puede explicarse por la menor necesidad del árbol de extender sus raíces para captar agua, lo que genera un ahorro de energía utilizable en generación de otras estructuras

Para Oñate (23), las características climáticas de los sitios de Concepción son en parte causa del menor rendimiento que se obtiene (en biomasa aérea). Se destaca un balance hídrico estival más deficitario que se caracteriza por una menor pluviometría, un pronunciamiento del periodo seco, una humedad relativa más baja y además se caracteriza por un mayor número de heladas en invierno. En consecuencia, probablemente el periodo de crecimiento efectivo es más corto, limitando el crecimiento y el desarrollo de los árboles especialmente en los primeros años de vida.

CUADRO 4

Proporción raíz/vástago en cada sitio muestreado.

Root/shoot ratios for each sample site.

| | | Proporción raíz/vástago | | | | | |
|-------|------------|-------------------------|-------|---------------------|----------------|---------------------|---------------------|
| | Sitio | N | Media | Desviación Estándar | Error Estándar | Límite Conf.-95,00% | Límite Conf.+95,00% |
| Total | | 27 | 0,25 | 0,06 | 0,01 | 0,23 | 0,28 |
| SITIO | Valdivia | 13 | 0,227 | 0,05 | 0,01 | 0,19 | 0,26 |
| SITIO | Concepción | 14 | 0,279 | 0,06 | 0,02 | 0,24 | 0,32 |

Al evaluar las diferencias entre sitios de la proporción raíz/vástago considerando el DAP de los árboles, agrupados estos en diámetros entre 3-15 cm, 16-30 cm y >30 cm, se obtuvieron diferencias significativas entre los sitios ($F_{(2,20)}=3,60926$, $p=0,045883$). Las secciones entre 16-30 cm resultaron ser las que marcaron diferencias significativas ($p=0,031958$). Gráficamente se puede observar que las diferencias se producen en los tamaños pequeños e intermedios (figura 5), mientras que los tamaños mayores, aunque la variabilidad es alta, se mantienen los rangos de variación en los mismos valores. Lo anterior comprueba la alta variabilidad presente en la producción de raíces en los primeros estados de desarrollo y una estabilización hacia el estado más adulto, según lo señala Jackson *et al.* (49).

Funciones de biomasa: Se ajustó el modelo 2, para la obtención de las funciones de biomasa que representan a las secciones aérea y subterrá-

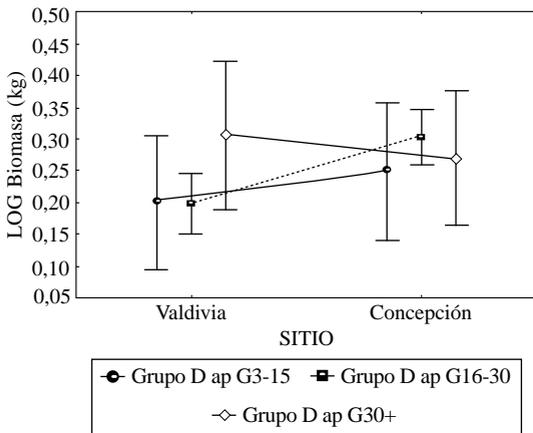


Figura 5. Comparación de medias de los grupos de tamaños de los árboles.

Tree size group mean comparison.

nea para la especie *Pinus radiata*. Los resultados se presentan en el cuadro 5.

El esfuerzo energético de producción de biomasa aérea y radical puede mejorarse cuando se conoce la respuesta de los individuos en distintas condiciones de suelo.

Por ello, es recomendable que futuros estudios utilicen diseños programados para explorar gradientes y relaciones que permitan explicar mejor la variabilidad de la producción de raíces de acuerdo a cada uno de los factores involucrados.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos ratifican la alta variabilidad del desarrollo radical evaluado mediante la proporcionalidad raíz/vástago. Las variables tipo de bosque, edad y textura de suelo, no fueron explicadoras de las diferencias en la proporción raíz/vástago, dada la alta variabilidad de los datos compilados.

La proporción de raíces respecto de la biomasa aérea, tiende a estabilizarse por sobre el cierre de copas para la generalidad de los bosques. Es recomendable entonces, que al utilizar la proporcionalidad raíz/vástago para estimar biomasa de raíces, este estimador provenga de mediciones realizadas una vez ocupado el sitio o posterior al cierre de copas.

La proporción raíz/vástago en *Pinus radiata* en Chile es diferente en los dos sitios evaluados, alcanzando una diferencia significativa de 5 puntos porcentuales, indicando que en los suelos más restrictivos se genera una mayor proporción de raíces. Sin embargo, esta diferencia se observa al evaluar la biomasa aérea y subterránea en conjunto mediante la covariable DAP. No obstante, la alta significación de la diferencia en la proporción raíz/vástago puede ser explicada por las pro-

CUADRO 5

Funciones ajustadas para la biomasa de raíces y aérea de ambos sitios.
Above and below ground biomass adjusted models.

| Modelo | a | b | R ² adj | F | p | Error Estándar |
|--|----------|--------|--------------------|----------|--------|----------------|
| 1.- Ln (Biomasa Raíces) = a + b * Ln (DAP) | -3,01902 | 2,4795 | 0,9741 | 981,0867 | 0,0000 | 0,32387 |
| 2.- Ln (Biomasa Aérea) = a+ b* Ln (DAP) | -2,71354 | 2,5123 | 0,9668 | 759,2628 | 0,0000 | 0,37301 |

propiedades de cada sitio otorgadas por el tipo de suelo, sus características físicas y nutricionales, pero no pudiendo inferir si la densidad o manejo son influyentes en esta diferencia debido a no contar con información correspondiente a esas variables.

Respecto de la producción de biomasa de raíces de diferentes tamaños en los dos sitios evaluados, no se encontraron diferencias. Los individuos desarrollaron similares pesos radicales en las diferentes clases de tamaño evaluadas. Sin embargo, esto no puede asegurarse para aquellos tamaños de raíces menores de 5 mm de diámetro, las que no fueron analizadas.

Finalmente, se concluye que, si bien existe información respecto de raíces y su proporción en el árbol, esta información es disgregada y escasa al analizar especies puntuales.

La biomasa acumulada en las raíces y que está por sobre los requerimientos para dar estabilidad y alcance para la captación de nutrientes y agua, podría ser utilizada para aumentar biomasa aérea, involucrando aumento del volumen fustal. Esto se podría lograr con un adecuado manejo de las propiedades nutricionales y físicas del suelo, además de las propias de la gestión forestal. Para ello se requiere mayor investigación acerca del manejo de las raíces en estados juveniles y adultos de los árboles.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer la desinteresada colaboración del profesor de la Universidad Austral de Chile Dr. Víctor Gerding Salas, quien con sus comentarios y revisiones exhaustivas permitió mejorar este documento.

BIBLIOGRAFÍA

- (1) KARIZUMI, N. The mechanism and function of tree root in the Process of Forest Production. *Bull GovFor. Exp.Sta. Japan*. 1974. N° 259. 315 p.
- (2) MOIR, W. E. BACHELARD. Distributions of fine roots in tree *Pinus radiata* plantation near Canberra. *Australia. Ecology*, 1969, vol.50, p. 658-662.
- (3) SANTANTONIO, D., R. HERMANN, W. OVERTON. Root biomass studies in forest ecosystems. *Pedobiología*, 1977, vol.17. p. 1-31.
- (4) SATOO, T., H. MADGWICK. *Forest biomass. Forestry sciences*. Martinus Nijhoff / Junk publishers. London, Boston, The Hague. 1982. 152 p.
- (5) BERISH, C., Root biomass and surface area in tree successional tropical forests. *Can.J.For.Res.* 1982. vol. 12., p. 699-704.
- (6) CAIRNS, M., S. BROWN, H. EILEEN, G. BAUMGARDNER. Root biomass allocation in the world's upland forest. *Oecología*, 1997, vol. 111, p. 1-11.
- (7) MASSMANN, C. Características y variabilidad de sitios con plantaciones de *Pinus radiata* D. Don en suelos graníticos y metamórficos de las regiones VII, IX y X. Tesis Ing. Forestal. Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile. 2000. 93 p.
- (8) PRITCHETT, W. *Suelos forestales: propiedades, conservación y mejoramiento*. Limusa, México. 1986, 634 p.
- (9) SCHLATTER, J., R. GREZ, V. GERDING. *Manual para el reconocimiento de suelos*. 3ª Ed. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile, 2003, 114 p.
- (10) MORALES, E. Apuntes metodológicos para el estudio de raíces en plantaciones forestales y bosques naturales. Simposio Internacional. Posibilidades de Manejo Forestal Sostenible en América Tropical. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, 15-20 de julio de 1997. 11 p
- (11) DONOSO, C. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación estructura y dinámica*. 1ª ed., Editorial Universitaria, Chile, 1993, 484 p.
- (12) KRAMER, P. *Relaciones hídricas de suelo y plantas. Una síntesis moderna*. Centro Regional de Ayuda Técnica. México-Buenos Aires, 1974, 538 p.
- (13) KEYES, M., C. GRIEG. Above and below-ground biomass net production in 40-year-old-Douglas-fir stand on low and high productivity sites. *Can. J. For. Res.* 1981. vol 11, p. 599-605.
- (14) CREIGHTON M LITTON, MICHAEL G RYAN, DANIEL B TINKER, DENNIS H KNIGHT. Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forests of contrasting tree density. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, vol. 33, N° 2, p. 351.
- (15) KIRA, T., T. SHIDEI. Primary Production and Turnover of Organic Matter in Different Forest Ecosystems of the Western Pacific. *Japanese Journal of Ecology*, 1967, vol. 17, p. 70-87.
- (16) SCHLATTER, J. Dinámica del crecimiento de la biomasa. Apuntes Universidad Austral de Chile. Instituto de Silvicultura, Valdivia, Chile. 1996, 70 p.
- (17) WOLF, F. Meta-analysis. Quantitative methods for research synthesis. Series: Quantitative Applications in the Social Science. Number 07-059. Sage university papers, 1986, 65 p.
- (18) QUINN & KEOUGH. *Experimental design and data analysis for biologists*. 1ª ed. Cambridge University Press, 2003, 537 p.
- (19) SOKAL y ROHLF. *Biometry*. 2ª ed., New York, W.H. Freeman and Company, 1995, 859 p.
- (20) SCHÄLCHLI, G., J. SCHLATTER. Diagnóstico de la Fertilidad del suelo y el estado nutritivo de *Pinus radiata* D. Don en rodales fertilizados de Forestal Mínicco S.A. Serie Técnica, Informe de Convenio N° 114. Universidad Austral de Chile, 1986, 37 p.
- (21) SALAZAR, J., R. VALENZUELA. Elaboración de un mapa de suelos para un predio forestal. Tesis Ing. Forestal. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile, 1977, 89 p
- (22) GERDING, V., J. SCHLATTER. Variables y Factores del sitio de importancia para la productividad de *Pinus radiata* D. Don en Chile. *Bosque*, 1995. vol. 16, N° 2, p. 39-56.
- (23) OÑATE, M. Características y variabilidad de sitios con plantaciones de *Pinus radiata* D. Don en suelos graníticos de las Regiones VIII y IX. Tesis Ing. Forestal. Fa-

- cultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, 1997, 93 p.
- (24) GONZÁLEZ, E. Características y variabilidad de sitios con plantaciones de *Pinus radiata* D. Don en suelos graníticos de las provincias de Cardenal Caro (VI Región) y Talca (VII Región). Fac. Cs. Forestales, Universidad Austral de Chile, 2000, 89 p.
- (25) SCHLEGEL, B., J. GAYOSO, J. GUERRA. Manual de procedimientos para muestreos de biomasa forestal. En: UACH homepage. 10 diciembre 2003. [citado 20 marzo 2004]. Disponible en: <http://www.uach.cl/procarbono>.
- (26) GARCINUÑO, J. Biomasa aérea en plantaciones jóvenes de *Eucalyptus globulus* (Lab) en la costa de Valdivia, Xª región. Tesis Ing. Forestal. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 1995, 76 p.
- (27) WITTAQUER, R., G. WOODWELL. Measurement of net primary production of forest. En: Symposium on the Productivity of Forest Ecosystems. Brussels 1959. Productivity of Forest Ecosystems. Productivité des Ecosystèmes Forestières. Ed. Por P. Duvingneaud. París, UNESCO 1971. p 159-172.
- (28) PARDE. FORESTS BIOMASS. Forestry products abstract. Review article. *Commonwealth Forestry Bureau*. 1980. Vol. 3, N° 8 p. 165-184.
- (29) PHILLIPS, D., A. CLARK, D. FREDERICK, M. MESSINA. Estimating biomass, nutrient and energy content of lowland hardwoods in the southern United States. En: Mesures des biomasses et des accroissement forestières. Orléans 3-7 Octobre 1983. Ed. INRA. (Les Colloques de l'INRA, N° 19). p. 343-353.
- (30) PEDRASA, M. Producción de biomasa y circulación de nutrientes en un rodal de *Nothofagus alessandrii* espinoza (Ruñil) en la zona de Constitución. Tesis Ing. Forestal. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile, Santiago, 1989. 112 p.
- (31) WANG, J., T. LETCHFORD, P. COMEAU, J. KIMMINS. Above and below-ground biomass and nutrient distribution of a paper birch and subalpine fir mixed species stand in the Sub-Boreal Spruce zone of British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 1999, vol. 130, p. 17-26.
- (32) SCHUBERT, T., R. STRAND, T. COLE, K. MCDUFFLE. Equations for predicting biomass in six introduced species, island of Hawaii. Res. Note PSW-401 Berkeley, CA: Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Forest Service, US. Department of Agriculture. 1988. 6 p.
- (33) SNOWDON, P., D. EAMUS, P. GIBBONS, P. KHANNA, H. KEITH, R. RAISON, M. KIRSCHBAUM, M. National Carbon Accounting System: Synthesis of allometrics, review of root biomass and design of future woody biomass sampling strategies. NCAS Technical Report N° 17, Australian Greenhouse Office, Canberra. 2001, 114 p.
- (34) FOGEL, R. Root turnover and productivity of coniferous forest. *Plant and Soil*, 1983, vol. 71, p. 75-85.
- (35) KAJIMOTO, T., Y. MATSUURA, A. OSAWA, A. PROKUSHKIN, M. SOFRONOV, A. ABAIMOV. Root systems development of *Larix gmelinii* trees affected by micro-scale conditions of permafrost soils in Siberia. *Plant and Soil*, 2003, vol. 255, p. 281-292.
- (36) KAJIMOTO, T., Y. MATSUURA, M. SOFRONOV, A. VOLOKITINA, S. MORI, A. OSAWA, A. ABAIMOV. Above and belowground biomass and net primary productivity of a *Larix gmelinii* stand near Tura, central Siberia. *Tree Physiology*, 1999, vol. 19, p. 815-822.
- (37) KANAZAWA, Y., A. OSAWA, B. IVANOV, T. MAXIMOV. Biomasa of *Larix gmelinii* (Rupr) Litv. Stand in Spaskayapad Yakutsk. In Proc. Second Symposium on Joint Siberian Permafrost Studies between Japan and Russia in 1993. Ed. G. Inoue. National Institute for Environmental Studies, Tsukuba, Japan, 1994, p. 153-158.
- (38) STRONG, W., G. LA ROY. Root-system morphology of common boreal forest tree in Alberta, Canada. *Can. J. For. Res.*, 1983, vol. 13, p. 1, 164-1.174.
- (39) BAUHUS, J., P. KHANNA, N. MENDEN. Above-ground and Belowground interactions in mixed plantation of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Can. J. For. Res.* 2000.
- (40) DONOSO, S., E. OBISPO, C. SÁNCHEZ, F. RUIZ, M. HERRERA. Biomasa aérea y radical en plantaciones clonales de *Eucalyptus globulus*. En: Primer Congreso Latinoamericano IUFRO. Valdivia, Chile. 1998. 10 p.
- (41) LADEIRA, B., G. REIS, M. REIS, J. SILVA. Biomassa de eucalipto em sitios de Baixa produtividade de, em Minas Gerais, Brasil. En: Conferencia IUFRO sobre silvicultura e Melhoramento de Eucaliptos. Salvador de Bahia, Brasil, 24-29 agosto, 1997, 3 p.
- (42) WILDY, D., J. PATE. Quantifying Above- and Below-ground Growth response of the Western Australian *Oil Mallee, Eucalyptus Kochii* subsp. Plenissima, to contrasting Decapitation regimes. *Annals of Botany*, 2002, vol. 90, p. 185-197.
- (43) MISRA, R., C. TURNBULL, R. CROMER, A. GIBBONS, A. LASALA. Below- and above-ground growth of *Eucalyptus nitens* in a young plantation. I. Biomass. *Forest Ecology and Management*, 1998, vol. 106, p. 283-293.
- (44) RODRIGUEZ, R., G. HOFMANN, M. ESPINOSA, D. RIOS. Biomass partitioning and leaf area of *Pinus radiata* trees subjected to silvopastoral and convencional forestry in the VI región, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 2003, vol. 76, p. 437-449.
- (45) OLEKSYN, J., P. REICH, W. CHALUPKA, G. TJOELKER. Differential above- and below-ground biomass accumulation of european *Pinus silvestris* populations in a 12 year old provenance experiment. *Scand. J. For. Res.*, 1999, vol. 14, p. 7-17.
- (46) ADEGBIDI, H., N. COMERFORD, E. JOKETA, N. BARROS. Root development of young Loblolly Pine in Spodosols in southeast Georgia. *Soil Science society of America Journal*, 2004, vol. 68, p. 596-604.
- (47) VAN LEAR D., P.R. KAPELICK. Above- and below-stump biomass and nutrient content a mature loblolly pine plantation. *Can. J. For. Res.*, 1995, vol. 25, p. 361-367.
- (48) DESROCHERS, A., V. LIEFFERR. Root Biomass of regenerating aspen (*Populus tremuloides*) stand of different densities in Alberta. *Can. J. For. Res.*, 2001, vol. 31, p. 1.012-1.018.
- (49) JACKSON, R., J. CANADELL, J. EHLERINGER, H. MOONEY, O. SALA, E. SCHULZE. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 1996, vol. 108, p. 389-411.

ANEXO 1

Proporciones Raíz/Vástago para diferentes especies según Clasificación de Bosque (Boreal >45° Lat; Templado 30-45° Lat; Tropical 0-30 °Lat) y Textura del suelo (fina, media, gruesa).

Root/shoot ratios for different species by forest type and soil texture.

| Especie- | Tipo Bosque- Textura | Raíz/Vástago |
|------------------------------|---------------------------------------|---------------|
| Boreal (>45° Lat) | | 0,3579 |
| Fina | | 0,2688 |
| | <i>Populus tremuloides</i> | 0,35 |
| | <i>P. sylvestris</i> | 0,1877 |
| Gruesa | | 0,35456 |
| | <i>Abies balsamea</i> | 0,24 |
| | <i>Larix gmelini</i> | 0,817 |
| | <i>Picea glauca</i> | 0,305 |
| | <i>Populus tremuloides</i> | 0,22 |
| | <i>Pseudotsuga menziesii</i> | 0,175 |
| | <i>P. banksiana</i> | 0,296 |
| | <i>P. contorta</i> | 0,3608 |
| Orgánica | | 0,49 |
| | <i>Larix laricina</i> | 0,53 |
| | <i>Picea mariana</i> | 0,45 |
| Sin Información | | 1,985 |
| | <i>Populus tremuloides</i> | 1,985 |
| Templado (30-45° Lat) | | 0,3074 |
| Fina | | 0,47 |
| | <i>P. taeda</i> | 0,25 |
| | <i>E. nitens</i> | 0,5433 |
| Gruesa | | 0,1909 |
| | <i>Acacia mearnsii</i> | 0,1638 |
| | <i>E. globulus</i> | 0,2296 |
| | <i>P. radiata</i> | 0,025 |
| Media | | 0,2965 |
| | <i>Abies firma</i> | 0,2951 |
| | <i>Abies veichii</i> | 0,2607 |
| | <i>Acacia decurrens</i> | 0,4298 |
| | <i>Betula davurica</i> | 0,3394 |
| | <i>Betula platyphylla v. Japonica</i> | 0,4295 |
| | <i>C. Japonica</i> | 0,2968 |
| | <i>Ch. obtusa</i> | 0,3183 |
| | <i>Ch. pisifera</i> | 0,3025 |
| | <i>E. globulus</i> | 0,4055 |
| | <i>L. leptolepis</i> | 0,3003 |
| | <i>P. densiflora</i> | 0,2777 |

Continuación Anexo I

| Espece- | Tipo Bosque- Textura | Raíz/Vástago |
|--|---|---------------|
| Boreal (>45° Lat) | | 0,3579 |
| | <i>P. pinaster</i> | 0,2709 |
| | <i>P. strobur</i> | 0,1681 |
| | <i>P. taeda</i> | 0,2654 |
| | <i>P. thunbergii</i> | 0,3147 |
| | <i>Picea jezoensis var hondoensis</i> | 0,2793 |
| | <i>Quercus mongolica v groseserrata</i> | 0,4195 |
| | <i>Tsuga canadensis</i> | 0,2998 |
| | <i>Tsuga diversifolia</i> | 0,2747 |
| | <i>Z. serrata</i> | 0,1888 |
| Sin Información | | 0,6700 |
| | <i>P. taeda</i> | 0,345 |
| | <i>Eucalyptus spp</i> | 0,2403 |
| | <i>E. kochii</i> | 1,75 |
| Tropical (0-30°Lat) | | 0,4496 |
| Gruesa | | 0,4496 |
| | <i>E. camaldulensis</i> | 0,502 |
| | <i>E. pellita</i> | 0,522 |
| | <i>E. urophylla</i> | 0,325 |
| (Sin Información de Latitud) | | 0,2716 |
| Sin Información | | Suelo |
| | Betula spp | 0,1506 |
| | <i>P. taeda</i> | 0,2909 |
| | <i>Picea spp</i> | 0,2294 |
| | <i>P. spp</i> | 0,2473 |
| Según Jackson <i>et.al</i> 1996 | | |
| | Conífera templado | 0,18 |
| | Boreal | 0,32 |
| | Siempreverde tropical | 0,19 |
| | Deciduo templado | 0,23 |
| | Deciduo tropical | 0,34 |
| Total general | | 0,3211 |

ANEXO 2

Proporción raíz/vástago según especie, tipo de bosque y edad evaluada.

Se presentan todos los antecedentes recopilados.

Root/shoot ratios for different species by forest type and age. Complete list.

| Especie | Tipo Bosque | Edad | N | Raíz/Vástago |
|---------------------------|-------------|------|-----|--------------|
| <i>Abies balsamea</i> | boreal | 33 | 2 | 0,2400 |
| <i>Abies firma</i> | templado | 200 | 14 | 0,2952 |
| <i>Abies veichii</i> | templado | | 17 | 0,2608 |
| | | 30 | 1 | 0,2443 |
| | | 80 | 8 | 0,2724 |
| | | 150 | 8 | 0,2657 |
| <i>Acacia decurrens</i> | templado | S.i | 5 | 0,4299 |
| <i>Acacia mearnsii</i> | templado | 6,5 | | 0,1638 |
| <i>Betula davurica</i> | templado | S.i | 2 | 0,3395 |
| <i>Betula platyphylia</i> | templado | S.i | 2 | 0,4296 |
| <i>Betula spp</i> | | S.i | 150 | 0,1507 |
| <i>C. Japonica</i> | templado | | 128 | 0,2968 |
| | | 8 | 10 | 0,3015 |
| | | 9 | 5 | 0,2724 |
| | | 17 | 15 | 0,2926 |
| | | 20 | 6 | 0,4521 |
| | | 21 | 13 | 0,2865 |
| | | 23 | 5 | 0,2665 |
| | | 24 | 20 | 0,2910 |
| | | 28 | 5 | 0,3329 |
| | | 29 | 10 | 0,2608 |
| | | 31 | 5 | 0,3041 |
| | | 34 | 10 | 0,2937 |
| | | 38 | 8 | 0,2493 |
| | | 45 | 10 | 0,3057 |
| | | 48 | 5 | 0,3106 |
| | | 49 | 1 | 0,2772 |
| <i>Ch. obtusa</i> | templado | | 61 | 0,3183 |
| | | 10 | 4 | 0,3199 |
| | | 18 | 5 | 0,3175 |
| | | 28 | 10 | 0,3875 |
| | | 31 | 5 | 0,2995 |
| | | 32 | 8 | 0,2670 |
| | | 38 | 10 | 0,2992 |
| | | 48 | 5 | 0,3005 |
| | | 53 | 12 | 0,2158 |
| | | S.i | 2 | 0,3631 |
| <i>Ch. pisifera</i> | templado | | 8 | 0,3026 |
| | | 38 | 4 | 0,3141 |
| | | 57 | 3 | 0,2870 |
| | | S.i | 1 | 0,3066 |

Continuación Anexo 2

| Especie | Tipo Bosque | Edad | N | Raíz/Vástago |
|-----------------------|-------------|--------|--------|--------------|
| <i>E. globulus</i> | templado | | 15 | 0,2589 |
| | | 4 | 6 | 0,2290 |
| | | 5 | 6 | 0,2700 |
| | | 6,5 | | 0,1500 |
| | | 9 | 3 | 0,4056 |
| <i>L. leptolepis</i> | templado | | 118 | 0,3004 |
| | | 31 | 10 | 0,3137 |
| | | 33 | 5 | 0,2257 |
| | | 37 | 10 | 0,2176 |
| | | 43 | 3 | 0,2268 |
| | | 44 | 5 | 0,3090 |
| | | 45 | 18 | 0,3146 |
| | | 47 | 15 | 0,2921 |
| | | 48 | 8 | 0,3197 |
| | | 50 | 3 | 0,2768 |
| | | 51 | 19 | 0,3186 |
| | | 52 | 16 | 0,3193 |
| | | 53 | 2 | 0,3584 |
| S.i | 4 | 0,2804 | | |
| <i>Larix gmelini</i> | boreal | | 6 | 0,8170 |
| | | 169 | | 0,8860 |
| | | S.i | 6 | 0,7480 |
| <i>Larix laricina</i> | boreal | | 2 | 0,5300 |
| <i>P. densiflora</i> | templado | | 141 | 0,2777 |
| | | 5 | 5 | 0,3113 |
| | | 11 | 8 | 0,2418 |
| | | 16 | 20 | 0,3461 |
| | | 18 | 29 | 0,2993 |
| | | 19 | 23 | 0,2351 |
| | | 22 | 15 | 0,2698 |
| | | 25 | 16 | 0,3490 |
| | | 35 | 10 | 0,2587 |
| | | 36 | 5 | 0,2377 |
| | | 38 | 5 | 0,2422 |
| 120 | 5 | 0,1873 | | |
| <i>P. pinaster</i> | templado | | 2 | 0,2710 |
| <i>P. strobur</i> | templado | | 3 | 0,1682 |
| <i>P. taeda</i> | templado | | 167 | 0,2895 |
| | | 3 | | 0,3000 |
| | | 4 | | 0,3900 |
| | | 15 | | 0,2366 |
| | | 48 | | 0,2500 |
| | | S.i | 15 | 0,2750 |
| S.i | | 9 | 0,3450 | |

Continuación Anexo 2

| Especie | Tipo Bosque | Edad | N | Raíz/Vástago |
|------------------------------|-------------|------|------------|---------------|
| | | 12 | | 0,3100 |
| | | 14 | | 0,2400 |
| | | 16 | | 0,2300 |
| | | 25 | | 0,2200 |
| | | S.i | 152 | 0,2946 |
| <i>P. thunbergii</i> | templado | | 25 | 0,3147 |
| | | 3 | 5 | 0,3426 |
| | | 5 | 5 | 0,2832 |
| | | 35 | 15 | 0,3159 |
| <i>Picea glauca</i> | boreal | | 4 | 0,3050 |
| | | 35 | 2 | 0,3000 |
| | | 43 | 2 | 0,3100 |
| <i>Picea jezoensis</i> | templado | 60 | 2 | 0,2794 |
| <i>Picea mariana</i> | boreal | 37 | 3 | 0,4500 |
| <i>Picea spp</i> | S.i | | | 0,2295 |
| | | 84 | | 0,2295 |
| | | 212 | | 0,2294 |
| <i>Populus tremuloides</i> | boreal | | 40 | 0,8517 |
| | | 41 | 5 | 0,2850 |
| | | S.i | 35 | 1,9850 |
| <i>Pseudotsuga menziesii</i> | boreal | 40 | | 0,1750 |
| <i>Quercus mongolica</i> | templado | 40 | 2 | 0,4196 |
| <i>Tsuga canadensis</i> | templado | 38 | 5 | 0,2999 |
| <i>Tsuga diversifolia</i> | templado | | 13 | 0,2748 |
| | | 50 | 7 | 0,2700 |
| | | 60 | 6 | 0,2795 |
| <i>Z. serrata</i> | templado | 55 | 5 | 0,1889 |
| <i>P. banksiana</i> | boreal | | 5 | 0,2960 |
| <i>E. nitens</i> | templado | | 38 | 0,5433 |
| | | 0,83 | 22 | 0,8100 |
| | | 1,83 | 10 | 0,4400 |
| | | 2,83 | 6 | 0,3800 |
| <i>E. camaldul.</i> | tropical | 7 | 9 | 0,5020 |
| <i>E. pellita</i> | tropical | | 9 | 0,5220 |
| <i>E. urophylla</i> | tropical | | 9 | 0,3250 |
| <i>P. radiata</i> | templado | | 36 | 0,0250 |
| <i>P. contorta</i> | boreal | 13 | | 0,3608 |
| <i>P. sylvestris</i> | boreal | 12 | | 0,1877 |
| <i>P. spp</i> | S.i | | | 0,2473 |
| <i>Eucalyptus spp</i> | templado | 51 | | 0,2404 |
| <i>E. kochii</i> | templado | | | 1,7500 |
| TOTAL GENERAL | | | 898 | 0,3212 |