



Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales

Relación entre rasgos foliares y el crecimiento de *Fitzroya cupressoides* en suelos con distinta disponibilidad de fósforo en el Parque Nacional Alerce Costero.

Profesor Patrocinante: Sra. Rocío Urrutia

Co patrocinante: Sr. César Marín

Trabajo de Tesina presentado

como parte de los requisitos

para optar al Título de

Ingeniero(a) en Conservación de Recursos Naturales

LYA DE LOS ÁNGELES ACEVEDO MEDINA

VALDIVIA

2026

	Índice de materias	Página
i	Calificación del Comité de Titulación	i
ii	Agradecimientos	ii
iii	Dedicatoria	iii
iv	Resumen	iv
1	INTRODUCCIÓN	1
1.1	Alerce (<i>Fitzroya cupressoides</i>)	3
1.2	Importancia de los nutrientes en las plantas	5
1.3	Estequiometría	10
2	MÉTODOS	12
2.1	Área de estudio	12
2.2	Diseño de muestreo	14
2.3	Colecta de tarugos de incremento y determinación del crecimiento	15
2.4	Colecta de hoja y determinación de nutrientes foliares y masa por unidad de área foliar	15
2.5	Análisis de datos	16
3	RESULTADOS	16
3.1	Descripción general del bosque en los tres sectores estudiados	16
3.2	Relación entre biomasa y nutrientes en el suelo y foliares	24
3.3	Relación entre el crecimiento y nutrientes foliares y disponibles en el suelo	25
3.4	Relación entre masa por unidad de área foliar y nutrientes	28
3.5	Relación entre nutrientes disponibles en el suelo y nutrientes foliares	29
4	DISCUSIÓN	30
4.1	Variación estructural y funcional entre sitios	30
4.2	Relación entre crecimiento, nutrientes y biomasa	31
5	CONCLUSIÓN	35
6	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	36
Anexos	A1 Cuadro con valores generales de las variables medidas	
	A2 Comparación múltiple entre sitios para DAP	
	A3 Comparación múltiple entre sitios para Altura	
	A4 Comparación múltiple entre sitios para Volumen	
	A5 Comparación múltiple entre sitios para la biomasa	
	A6 Comparación múltiple entre sitios para Masa por unidad de área foliar	

- A7 Comparación múltiple entre sitios para Crecimiento radial últimos 10 años
- A8 Comparación múltiple entre sitios para potasio foliar
- A9 Comparación múltiple entre sitios para calcio foliar
- A10 Comparación múltiple entre sitios para magnesio foliar
- A11 Comparación múltiple entre sitios para la relación N/P
- A12 Comparación múltiple entre sitios para fósforo foliar
- A13 Comparación múltiple entre sitios para nitrógeno foliar

Calificación del Comité de Titulación

		Nota
Patrocinante:	Sra. Rocío Urrutia	__6,3__
Co patrocinante:	Sr. César Marín	__6,5__
Informante:	Sr. Diego Aliste	__6,2__
Informante:	Sr. Duncan Christie	__6,6__

El Patrocinante acredita que el presente Trabajo de Titulación cumple con los requisitos de contenido y de forma contemplados en el Reglamento de Titulación de la Escuela. Del mismo modo, acredita que en el presente documento han sido consideradas las sugerencias y modificaciones propuestas por los demás integrantes del Comité de Titulación.



Sra. Rocío Urrutia

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento al proyecto FONDECYT N° 1240186, dirigido por el Dr. César Marín, del cual esta tesis formó parte. Su desarrollo fue posible gracias al marco de trabajo que dicho proyecto proporcionó.

Agradezco especialmente a la Dra. Rocío Urrutia, por su orientación durante todo el proceso, por compartir su conocimiento y experiencia tanto en terreno como en el trabajo diario, lo que contribuyó de manera significativa a mi formación académica y al desarrollo de este trabajo.

A Diego Aliste, por su valioso apoyo técnico y metodológico en el Laboratorio de dendrocronología, el cual fue fundamental para alcanzar los objetivos propuestos.

A mi padre, por su constante apoyo, confianza y respaldo a cada una de mis decisiones académicas y personales.

A mis amigas Carol y Macarena, por su compañía y apoyo incondicional en los momentos más exigentes de esta etapa.

DEDICATORIA

A mi padre, por su apoyo incondicional, su confianza en cada paso que di y por ser un ejemplo de perseverancia.

A quienes estuvieron conmigo durante este proceso, en especial a mis mejores amigas, sin duda, sin su compañía todo hubiera sido más difícil.

Y personalmente a mi Wallas, mi compañero perruno, quien me acompañó cada noche de estudio a lo largo de todos estos años.

RESUMEN

Fitzroya cupressoides (alerce) es una especie endémica de los bosques templados del sur de Chile y Argentina, caracterizada por su longevidad y un crecimiento extremadamente lento. La relación entre la disponibilidad edáfica de nutrientes, crecimiento y caracteres foliares de especies longevas es aún poco comprendida. En este contexto, el presente estudio evaluó cómo la disponibilidad de nutrientes en el suelo se relaciona con la química foliar, la masa por área foliar (LMA, por su sigla en inglés), y el crecimiento radial de *F. cupressoides*, en suelos con distinta disponibilidad de fósforo (P) en el Parque Nacional Alerce Costero. Se analizaron tres sitios con diferente disponibilidad de P-Olsen y se seleccionaron 12 árboles por sitio (36 árboles en total), a los cuales se midió el diámetro a la altura del pecho, altura, nutrientes foliares, LMA y el crecimiento radial de los últimos 10 años. Los análisis realizados mostraron que el crecimiento radial de alerce se asocia significativamente con la química foliar y la disponibilidad de P en el suelo. A nivel general, se observó una correlación positiva entre el Ca foliar y el crecimiento, mientras que el N total y el P Olsen del suelo se relacionaron negativamente con este. No se encontraron correlaciones significativas entre la biomasa aérea y los nutrientes foliares o edáficos. Tampoco se observaron asociaciones generales entre el LMA y los nutrientes, aunque a nivel de sitio, el LMA se relacionó positivamente con la relación N/P en condiciones de P medio. Los resultados indican que las asociaciones entre rasgos funcionales y el crecimiento de alerce responden de manera compleja a las condiciones edáficas, especialmente a la disponibilidad de P y su interacción con otros factores del suelo.

1. INTRODUCCIÓN

Los rasgos funcionales son atributos morfológicos, fisiológicos y/o bioquímicos de las plantas que influyen directamente en su desempeño y reflejan estrategias ecológicas frente a condiciones ambientales (Violle *et al.* 2014). Dentro de estos rasgos, se encuentran los de las hojas, tales como la masa por unidad de área foliar (LMA, por su sigla en inglés), el cual es uno de los parámetros más utilizados para caracterizar estrategias de uso de recursos (Wright *et al.* 2004). El LMA es una aproximación del espesor y densidad del tejido foliar, y se relaciona con otros rasgos como la tasa fotosintética y la longevidad foliar (Wright *et al.* 2004; Poorter *et al.* 2009). El LMA es más alto (hojas gruesas y/o densas) en especies conservadoras y de lento crecimiento, las cuales presentan hojas longevas y una menor tasa fotosintética (Anderegg *et al.* 2018). Lo contrario se observa en especies adquisitivas de rápido crecimiento (Wright *et al.* 2004; Poorter *et al.* 2009).

La composición química foliar, particularmente la concentración de macro-nutrientes como nitrógeno (N) y fósforo (P), también es clave en la caracterización funcional de las especies. El N está estrechamente relacionado con la capacidad fotosintética, ya que forma parte de la clorofila y de enzimas esenciales como la Ribulosa- 1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (rubisco), además cumple un rol estructural en las proteínas, ácidos nucleicos (ADN y ARN) y en otros compuestos celulares (Marschner 2012; Reich *et al.* 1998). Por su parte, el P es esencial para procesos energéticos, como la síntesis de trifosfato de adenosina (ATP) y ácidos nucleicos (Reich *et al.* 2003; Aerts y Chapin 2000). La relación entre el LMA y los nutrientes foliares ha sido ampliamente estudiada en diversos ecosistemas (Wright *et al.* 2004). Especies con bajo LMA tienden a presentar altas concentraciones de N y P, lo cual permite tasas fotosintéticas más altas y un crecimiento rápido, mientras que especies con alto LMA presentan bajas concentraciones de nutrientes en las hojas y tasas de crecimiento lentas (Wright *et al.* 2001; Reich 2014). Estos patrones han sido reportados tanto en bosques tropicales como templados; así, las especies de los bosques tropicales con bajo LMA también tienden a tener mayores tasas metabólicas y menor longevidad foliar (Ordoñez *et al.* 2009). Mientras que en los bosques templados las especies con alto LMA están asociadas a ambientes con recursos limitados (Wright *et al.* 2004; Poorter *et al.* 2009).

Se ha observado que el contenido de nutrientes foliares y el LMA varían en respuesta a gradientes de fertilidad del suelo con implicancias directas en la productividad primaria y en la dinámica de crecimiento de los árboles (Reich *et al.* 1997b; Wright *et al.* 2004; Craine *et al.* 2009). En suelos con alta disponibilidad de nutrientes, las especies tienden a presentar un

LMA bajo, asociado a hojas delgadas, con alta concentración de N y P, lo que permite una alta tasa fotosintética, un crecimiento rápido y una mayor producción de biomasa (Wright *et al.* 2004).

En condiciones de fertilidad intermedia, las especies tienden a presentar valores intermedios tanto de LMA como de concentración foliar de nutrientes, por lo tanto una tasa de crecimiento y productividad moderada (Wright *et al.* 2001; Craine *et al.* 2009; Ordoñez *et al.* 2009; Reich 2014). En contraste, en suelos con baja disponibilidad de nutrientes, predominan especies con LMA elevado, caracterizadas por hojas más gruesas, densas y longevas, con menor concentración de nutrientes foliares, tasa fotosintética reducida y crecimiento lento (Piper y Hoch 2012; Piper 2015). En coníferas como *Araucaria araucana* (araucaria), *Pilgerodendron uviferum* (ciprés de las Guaitecas) y *Fitzroya cupressoides* (alerce), el LMA tiende a ser elevado, lo que refleja adaptaciones a ambientes fríos o de baja fertilidad (Piper *et al.* 2005; Read *et al.* 2008). Estas adaptaciones también se asocian a tasas de crecimiento más lentas, ya que la inversión en tejidos estructurales y la conservación de nutrientes limita la velocidad con la que estas especies pueden generar nueva biomasa (Reich *et al.* 1997a; Wright *et al.* 2004; Piper 2015). En especies como el ciprés de las Guaitecas y el alerce, se ha reportado que las variaciones en las concentraciones de nutrientes foliares como N y P y la relación N/P, pueden estar estrechamente relacionadas con las condiciones edáficas y el crecimiento radial (Alberdi *et al.* 2002). En alerce, se ha observado que una mayor disponibilidad de P se asocia con un mayor crecimiento radial, por su rol en la formación de tejidos conductores y la actividad del cámbium vascular (Lara y Veblen 1993). Asimismo, el P es esencial para la producción de ATP y la regulación del metabolismo celular, por lo que su escasez puede limitar el crecimiento (Turner y Wright 2014). Por otro lado, en *Nothofagus dombeyi* se ha evidenciado que las concentraciones foliares de N y P se relacionan significativamente con la variabilidad en el crecimiento radial, destacando su relevancia en la mantención de tasas de crecimiento radial constantes en el tiempo (González de Andrés *et al.* 2021).

La disponibilidad de nutrientes en el suelo, especialmente de P Olsen (P disponible para plantas), puede ser particularmente limitante en suelos volcánicos como los que caracterizan los ecosistemas del sur de Chile (Borie y Rubio 2003a). Esta limitación se debe a que P tiende a fijarse fuertemente en minerales como óxidos de hierro y aluminio, especialmente en suelos ácidos derivados de cenizas volcánicas (Bolan *et al.* 1990; Parfitt 1989; Borie y Rubio 2003b). Los suelos metamórficos antiguos presentan baja fertilidad ocasionada por una fuerte lixiviación y envejecimiento pedogenético, limitando aún más la disponibilidad de nutrientes (Dahlgren *et al.* 1997a; Borrero y Oyarzún 2008; Borie y Rubio 2003b). En suelos poco fértiles, los niveles de P disponible suelen ser extremadamente bajos, dando como

resultado una baja concentración de nutrientes foliares y una relación N/P más elevada (Alberdi *et al.* 2002; Turner *et al.* 2018). La escasez de recursos edáficos podría explicar en parte las estrategias funcionales que posee el alerce y otras especies del bosque templado, estas estrategias se manifiestan en un LMA alto y longevidad foliar, así como su crecimiento lento (Piper y Fajardo 2010; Urrutia-Jalabert *et al.* 2015b, Fajardo y Siefert 2016).

Pese a lo planteado, aún se conoce poco sobre cuál es la relación entre nutrientes, LMA y crecimiento radial en especies longevas y de crecimiento lento, como el alerce (*Fitzroya cupressoides*). Esta especie es emblemática de los bosques templados de Chile, particularmente a lo largo de gradientes nutricionales. Comprender cómo la disponibilidad de nutrientes influye en los rasgos foliares y cómo estos se relacionan con el crecimiento radial bajo distintos niveles de fertilidad del suelo permitirá profundizar en los mecanismos adaptativos que le han permitido a esta especie persistir en ambientes pobres en nutrientes.

1.1. Alerce (*Fitzroya cupressoides*)

El alerce (*Fitzroya cupressoides*) es una especie arbórea endémica de los bosques templados del sur de Chile y Argentina (Donoso 1993; Fraver *et al.* 1999; Hechenleitner *et al.* 2005). En Chile, se distribuye en la Cordillera de la Costa y Cordillera de los Andes, de las regiones de Los Ríos y Los Lagos y en la depresión intermedia, alrededor de Puerto Montt (39°50' y 43° S) (Donoso 1993). El alerce tiene un amplio rango de distribución altitudinal, que va desde el nivel del mar hasta aproximadamente los 1500 ms.n.m. (Donoso 1993; Hechenleitner *et al.* 2005).

De acuerdo con su distribución, el alerce forma diversas asociaciones de bosques. En la Cordillera de los Andes, el alerce se encuentra en elevaciones superiores a los 800 m, donde coexiste predominantemente con Coigüe de Magallanes (*Nothofagus betuloides*) y Lenga (*Nothofagus pumilio*) (Donoso *et al.* 1990; Donoso 1993). En la Depresión intermedia, se asocia a Coigüe de Chiloé (*Nothofagus nitida*), Mañío de hoja punzante (*Podocarpus nubigenus*), Tepú (*Tepualia stipularis*) y Canelo (*Drimys winteri* Lara *et al.* 1995; Armesto *et al.* 2010), y en la Cordillera de la Costa, se encuentra en altitudes cercanas e inferiores a 1000 m.s.n.m, donde forma bosques mixtos con Ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uviferum*), Coigüe de Chiloé (*Nothofagus nitida*), Tepa (*Laureliopsis philippiana*), y Mañío de hojas cortas (*Saxegothaea conspicua*) (Peralta *et al.* 1982; Donoso 1993; Donoso y Lara 1999; Veblen *et al.* 1996).

Los bosques de alerce de la Cordillera de la Costa se caracterizan por presentar un clima templado húmedo, con precipitaciones entre los 4000 y 5000 mm anuales, y temperaturas moderadas a frías, creando condiciones ideales para el crecimiento de la

especie (Donoso 1981, Donoso *et al.* 2006a). Los suelos son de origen metamórfico, antiguos y con un alto grado de meteorización y lixiviación, dando lugar a suelos ácidos, con baja fertilidad y ricos en materia orgánica (Donoso *et al.* 1991, 1993). Su alta acidez aumenta el contenido de aluminio intercambiable, lo que impide la absorción de nutrientes esenciales, como P y calcio (Ca), afectando el desarrollo de las raíces y la fisiología general de las plantas (Donoso *et al.* 1991; Donoso 1993).

El alerce es una especie de crecimiento lento, que presenta tasas de incremento radial de 0.2 a 0.5 mm por año en bosques adultos (González *et al.* 2022). Este crecimiento lento se explica por adaptaciones específicas como una baja tasa metabólica y eficiencia en la reutilización de nutrientes, las que le permite crecer en condiciones ecológicas restrictivas como suelos de baja fertilidad, climas fríos, y alta humedad (Lusk y Smith 1998; González y Lara 2009). El alerce también tiene una alta eficiencia en la captación de nutrientes, debido a que forma asociaciones micorrízicas que facilitan la absorción de P y de otros nutrientes esenciales (Lusk 1999; Godoy y Marín 2019). La especie es tolerante a las bajas temperaturas, en parte gracias a su corteza densa que actúa como aislante térmico, protegiendo los tejidos internos frente a heladas (Lusk y Smith 1998). Además, la presencia de traqueidas de menor diámetro, en comparación con especies de crecimiento más rápido, reduce el riesgo de cavitación en el xilema bajo condiciones de congelamiento- descongelamiento o estrés hídrico (Hacke y Sperry 2001; Ennos 2001). Por otro lado, durante el invierno, cuando las precipitaciones son más intensas y frecuentes, el alerce resiste al exceso de agua mediante raíces que permiten la absorción de oxígeno, evitando el anegamiento prolongado (Donoso *et al.* 2006b). En la Cordillera de la Costa, las poblaciones de alerce están expuestas a condiciones ambientales particulares, como una alta salinidad atmosférica y vientos constantes, por lo que esta especie desarrolló una cutícula foliar gruesa y cerosa, que no solo le impide la pérdida de agua por transpiración, sino que también actúa como una barrera física frente a los aerosoles salinos transportados por el viento (Lara *et al.* 1996; Donoso y Lara 2005). En la Cordillera de la Costa, la tasa de crecimiento es más rápida que en la Cordillera de los Andes, debido a las condiciones menos extremas y una temporada de crecimiento más larga (Lara y Varela 1993; Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a; González *et al.* 2022).

Durante siglos, el alerce se ha enfrentado a diversas amenazas que comprometen su conservación, tales como la explotación y los incendios forestales, los cuales han reducido considerablemente su superficie (Donoso *et al.* 2006a; González *et al.* 2013; Donoso *et al.* 2016). Durante el siglo XX, la explotación intensiva de su madera, debido a su alta calidad y durabilidad, provocó una disminución significativa en su población, afectando la

distribución y densidad de los bosques (Donoso *et al.* 2006a). Además, la expansión agrícola fragmentó su hábitat, lo que ha limitado su capacidad para regenerarse y adaptarse (Lara *et al.* 1996). Durante la colonización alemana en el sur de Chile, los incendios forestales provocaron pérdidas masivas en los bosques de la depresión intermedia, entre Puerto Montt y Llanquihue (Lara y Veblen 1993; Donoso 1983; Veblen y Ashton 1982). Actualmente, su distribución se concentra principalmente en la Cordillera de la Costa y la Cordillera de los Andes en el sur de Chile, abarcando cerca de 200.000 ha (SimBIO, Ministerio del Medio Ambiente 2023). Una de sus principales amenazas actuales es la tala ilegal, así como la expansión urbana e inmobiliaria, y los proyectos de infraestructura vial (Urrutia-Jalabert *et al.* 2018; 2023). Entre 2021 y 2023, CONAF denunció ocho casos de corta ilegal de alerces, de los cuales tres estaban vinculados a proyectos inmobiliarios, dos a obras viales y/o delimitación de predios, y tres relacionados a explotación maderera directa (CIPER Chile, 2023). Por otro lado, el cambio climático, caracterizado por una disminución de la precipitación y un aumento de temperatura en Chile, también afecta directamente el crecimiento y funcionamiento de la especie, alterando la disponibilidad hídrica y los ciclos fenológicos (Urrutia-Jalabert *et al.* 2018). Estas condiciones de estrés hídrico pueden reducir la capacidad fotosintética y el crecimiento de la especie, debilitando sus defensas naturales y aumentando su susceptibilidad frente a plagas y enfermedades (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a; Pérez-Quezada *et al.* 2023).

Debido a la gran afectación de la especie y su hábitat, el alerce fue declarado Monumento Natural a través del D.S 490 de 1976, prohibiéndose su explotación. Actualmente, se encuentra catalogada en peligro (EN) en la Lista Roja de la UICN por su restringida distribución y amenazas latentes (UICN 2024).

El crecimiento radial es una medida clave del desempeño a largo plazo de las especies, ya que refleja la acumulación anual de biomasa a través de los anillos de crecimiento (Fritts 1976). A través de la medición del ancho de los anillos, es posible relacionar este crecimiento medio durante los últimos años con factores edáficos y funcionales, como la química foliar y el LMA. Estas relaciones permiten entender cómo las especies optimizan el uso de recursos en entornos de baja fertilidad o con limitaciones ambientales (Pérez *et al.* 2019; Garrido *et al.* 2020; Poorter *et al.* 2009). En el caso de alerce, estudios han reportado valores altos de LMA, lo cual sugiere una estrategia conservadora de uso de recursos, adaptada a ambientes de baja fertilidad edáfica (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015b). Estas hojas presentan una baja tasa fotosintética por unidad de área foliar, pero compensan con una larga vida útil y mayor eficiencia en el uso de nutrientes acumulados en el tejido foliar (Reich *et al.*

1997a).

1.2.Importancia de los nutrientes en las plantas

Los macronutrientes son elementos químicos que las plantas requieren en grandes cantidades para llevar a cabo funciones fisiológicas para crecer y para su supervivencia (Marschner 2012). Entre los nutrientes más importantes se encuentra el carbono (C), el nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K), Calcio (Ca) y Magnesio (Mg). Estos nutrientes son esenciales en los procesos de la fotosíntesis, respiración celular, y como componentes estructurales de la planta (Marschner 2012). De acuerdo con la disponibilidad y concentración de nutrientes en las hojas, pueden alterar la capacidad de adaptación, competencia y rendimiento de la planta en diversas condiciones ambientales (Epstein y Bloom 2005).

Después del carbono, el N es el macro-nutriente más importante, ya que es esencial en los procesos de síntesis de proteínas, ácidos nucleicos, y clorofila, siendo un componente clave en la fotosíntesis y el crecimiento de las plantas (Vitra 2020). El N actúa como un indicador del estado nutricional de las plantas y de las limitaciones de nutrientes en los ecosistemas (Reich *et al.* 2009). La concentración de N foliar está relacionada directa y positivamente con la tasa fotosintética y el crecimiento (Reich *et al.* 1997a). Las plantas responden a la baja o alta disponibilidad de N mediante estrategias fisiológicas y morfológicas (Chapin *et al.* 1987; Bloom *et al.* 1985). En condiciones de deficiencia de N, las plantas ajustan su asignación de carbono para priorizar el desarrollo del sistema radicular, mejorando la absorción de este elemento (Bloom *et al.* 1985). En contraste, una alta disponibilidad de N promueve el crecimiento de la biomasa aérea y la expansión foliar (Reich *et al.* 2009). En bosques templados, se ha reportado que a medida que aumenta la disponibilidad de N en el suelo, tiende a aumentar la concentración de N foliar, la tasa fotosintética, y se incrementa el crecimiento radial de las especies arbóreas (Reich *et al.* 1997a; Peraski *et al.* 2005; Pérez *et al.* 2009).

El P, por otra parte, es fundamental para el transporte de energía dentro de las células vegetales y en la síntesis de fosfolípidos, que son componentes esenciales de las membranas celulares (Taiz y Zeiger 2002). El contenido de P en las hojas está estrechamente relacionado con la eficiencia y capacidad fotosintética y el crecimiento de estructuras fotosintéticamente activas, como hojas y tallos jóvenes (producción de biomasa, Wright *et al.* 2001; 2004). En suelos con P limitado, se puede restringir el crecimiento vegetal, observándose una menor elongación de tallos y raíces, y una reducción en el desarrollo foliar y reproductivo (Taiz y Zeiger 2002). Las especies con alto contenido de P foliar tienden a mantener tasas fotosintéticas relativamente más altas bajo condiciones de estrés hídrico, ya que el P es

esencial para la producción de trifosfato de adenosina (ATP) y la regeneración del ciclo de Calvin (Taiz y Zeiger 2002; Wright *et al.* 2004). Este mecanismo permite un uso más eficiente del agua disponible, especialmente en plantas adaptadas a ambientes secos o de baja fertilidad (Wright *et al.* 2004).

Las plantas absorben P principalmente en forma de iones ortofosfato (H_2PO_4^- y HPO_4^{2-}) del suelo. Sin embargo, su disponibilidad es limitada debido a la baja movilidad del P en el suelo y su tendencia a fijarse con minerales (Taiz y Zeiger 2002; Marschner 2012). En suelos ácidos, el P se fija principalmente a óxidos de hierro y aluminio, mientras que en suelos básicos forma compuestos insolubles con calcio, lo que reduce su disponibilidad para las plantas (Taiz y Zeiger 2002). Cuando las plantas enfrentan una deficiencia de fósforo, pueden producir clorosis en hojas más viejas, debido a la alteración del metabolismo energético, así como un desarrollo deficiente del sistema radicular, limitando la capacidad de la planta para absorber agua y nutrientes (Taiz y Zeiger 2002).

Para que las plantas tengan un buen crecimiento y desarrollo, es esencial mantener un equilibrio entre el N y el P foliar, ya que, un desbalance puede limitar la síntesis de las moléculas energéticas importantes en el metabolismo fotosintético y en el crecimiento celular (Reich y Oleksyn 2004). Con un alto contenido foliar de N y una baja concentración de P, la relación N/P será elevada, lo que indicaría una posible limitación por P (Güsewell 2004). En estas condiciones, las plantas tienden a acumular N sin poder utilizarlo para el crecimiento (Reich y Oleksyn 2004). Diversos estudios han demostrado que un desbalance en la relación N/P no solo reduce la eficiencia en el uso de N, sino también limita la productividad primaria en diversos ecosistemas (Elser *et al.* 2007; Güsewell 2004). Se ha evidenciado que las plantas no están limitadas solo por un nutriente, sino que tanto el N como el P pueden ser limitantes al mismo tiempo (Elser *et al.* 2007). Además, se ha observado que la relación N/P puede ayudar a identificar cuáles de estos nutrientes está afectando más el crecimiento (Elser *et al.* 2007).

La disponibilidad de P en los suelos está fuertemente relacionada con la edad del suelo. En bosques templados lluviosos del sur de Chile, los suelos antiguos de la Cordillera de la Costa suelen ser pobres en P debido al proceso de lixiviación (Vitousek y Sandford 1986; Peraski y Hedin 2001). Los bosques de alerce en la Cordillera de la Costa se comportan como sistemas oligotróficos, caracterizados por una baja disponibilidad de nutrientes (González *et al.* 2022). Además, presentan una alta acumulación de biomasa y hojas longevas, rasgos típicos de los bosques templado-lluviosos valdivianos (Veblen *et al.* 1996; Lusk 2002). Estas características reflejan estrategias adaptativas a ambientes con baja

fertilidad del suelo, en los que las especies desarrollan mecanismos conservativos de uso de recursos (Alberdi *et al.* 2009).

El K es un nutriente importante en la regulación de la turgencia celular, manteniendo el balance hídrico dentro de la célula (Marschner 2012; Taiz *et al.* 2015), siendo determinante en la respuesta al estrés hídrico ya que ayuda a reducir la pérdida de agua, aumentando la resistencia de las plantas en periodos de sequía (Wang *et al.* 2013). Este elemento también controla la apertura y cierre de los estomas, regulando el intercambio gaseoso y la transpiración de las hojas (Marshner 2012). La baja concentración de K en las plantas limita la apertura estomática, lo que reduce la tasa fotosintética, y por ende, el crecimiento (Marshner 2012).

Además, el K participa en el transporte de azúcares de las hojas hacia órganos de reserva o crecimiento, por lo que su deficiencia también limita el desarrollo de raíces, tallos y frutos (Marshner 2012). Este nutriente también es esencial en la activación de enzimas que ayudan a la síntesis de proteínas y carbohidratos, influyendo en el crecimiento y productividad (Cakmak 2005). La deficiencia de K puede provocar una reducción en la capacidad fotosintética, afectando directamente a la producción de la biomasa como también a la resistencia al estrés abiótico (Cakmak 2005).

El Ca, por otra parte, proporciona estabilidad y funcionalidad a la pared celular (Marshner 2012). Este elemento es esencial para el crecimiento celular y la resistencia estructural de las hojas (Marshner 2012). Además, el Ca regula la permeabilidad de membranas celulares y activa enzimas que protegen a la planta de patógenos (White y Broadley 2003). Una planta con deficiencia de Ca tendrá hojas con menor resistencia y tendrá problemas en la integridad de las paredes celulares (White y Broadley 2003).

El Mg es un nutriente esencial para la fotosíntesis, debido a que forma parte de la estructura de la clorofila (Hörtensteiner 2009). A su vez, es importante para la activación de enzimas fijadoras de carbono como la Ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (rubisco), PEP carboxilasa (Fosfoenolpiruvato carboxilasa, Malato deshidrogenasa, Piruvato fosfato diquinasa (PPDK), y la síntesis de trifosfato de adenosina (ATP) (Hermans *et al.* 2010). Estos procesos son claves para la realización de la fotosíntesis y el metabolismo energético de la planta (Wilkinson *et al.* 1990; Hermans *et al.* 2010; Hörtensteiner 2009). En ambientes donde el Mg es limitado, las plantas tienen un crecimiento reducido y una eficiencia fotosintética disminuida (Hermans *et al.* 2010; Marshner H 2012).

La concentración de nutrientes (N, P, K, Ca, Mg) y en general de compuestos orgánicos en las hojas, o química foliar, son rasgos funcionales que están directamente relacionados con la fisiología de las plantas, y permiten comprender las estrategias de uso de los recursos de las plantas y su respuesta frente a factores ambientales (Reich *et al.* 2003; Diaz *et al.* 2016).

El LMA, como se mencionó anteriormente, es un indicador de la estructura y funcionalidad de las hojas y se calcula como la proporción entre la masa seca y el área de una hoja (Poorter *et al.* 2009). Especies que tienen un alto LMA, tienen una tasa de fotosíntesis baja, y suelen crecer en un entorno con nutrientes escasos o limitados (Wright *et al.* 2004). Por el contrario, las especies con bajo LMA, tienen hojas delgadas y ligeras, de corta vida y crecen en ambientes ricos en recursos. Estas especies suelen tener una tasa fotosintética más alta por unidad de masa, lo que les permite crecer más rápido en condiciones favorables (Poorter *et al.* 2009).

Distintos factores ecológicos y evolutivos afectan la interacción entre la química foliar y LMA, y ambos rasgos se asocian a estrategias funcionales en las plantas (Wright *et al.* 2004). En general, un bajo LMA se asocia con altas concentraciones de N y P foliar, lo que refleja una estrategia de adquisición rápida de recursos, alta tasa fotosintética y crecimiento acelerado, típicamente observada en ambientes con alta fertilidad (Wright *et al.* 2004; Osnas *et al.* 2013). En ambientes con limitaciones edáficas como en suelos ácidos con una disponibilidad variable y heterogénea de P, como los que caracterizan la Cordillera de la Costa, las especies tienden a tener un alto LMA lo cual está asociado a una estrategia conservadora que maximiza la longevidad foliar y minimiza la pérdida de recursos (Niinemets 2001; Reich 2014). Sin embargo, es importante considerar que, a pequeña escala, dentro de esta misma cordillera existe una alta heterogeneidad en las concentraciones de nutrientes del suelo, lo que puede generar respuestas funcionales diferenciadas entre sitios.

A pesar de lo ya descrito, se ha observado que en algunos gradientes tropicales o en condiciones edáficas particulares, ciertas especies pueden presentar combinaciones inusuales de alto LMA y alto contenido de nutrientes foliares, lo que sugiere que la relación entre los rasgos foliares y crecimiento puede variar según el contexto evolutivo (Asner *et al.* 2000; Fortunel *et al.* 2009). Esta diferencia podría deberse a adaptaciones específicas al microclima local, o a estrategias evolutivas particulares que priorizan la longevidad foliar sin sacrificar la capacidad fotosintética (Asner *et al.* 2000; Fortunel *et al.* 2009). Además, en ambientes donde los nutrientes no son limitantes pero otros factores como la herbivoría o la alta radiación afectan el crecimiento vegetal, las plantas pueden desarrollar hojas densas y gruesas para protegerse, manteniendo al mismo tiempo una elevada concentración de

nutrientes foliares para mantener una tasa fotosintética alta (Asner *et al.* 2000; Fortunel *et al.* 2009). Estas excepciones muestran que la relación entre rasgos foliares y el crecimiento puede ser más compleja y estar modulada por múltiples factores ambientales y filogenéticos (Díaz *et al.* 2016).

1.3. Estequiometria

El análisis estequiométrico constituye una herramienta que estudia las proporciones elementales de C, N y P en los tejidos vegetales, y cómo estas relaciones influyen en el crecimiento, fisiología e interacciones entre la planta y el ambiente (Sternner y Elser 2002). Las relaciones estequiométricas permiten evidenciar las estrategias adaptativas que las plantas desarrollan frente a diferentes niveles de disponibilidad de recursos en el ambiente (Ding *et al.* 2022). En general, las especies que habitan suelos pobres en P tienden a desarrollar hojas con una mayor relación C:P, optimizando la eficiencia del uso del P mediante la reutilización interna o a través de asociaciones con hongos micorrízicos (Sternner y Elser 2002; Taiz y zeiger 2002). Los cambios en la temperatura, disponibilidad de agua y concentración de CO₂ pueden alterar las proporciones entre nutrientes (C:N:P) en los tejidos vegetales, debido a su efecto sobre los procesos fisiológicos como la fotosíntesis y la absorción de nutrientes y el crecimiento vegetal (Elser *et al.* 1996; Peñuelas *et al.* 2012). Un aumento en la concentración de CO₂, puede favorecer la acumulación de C en los tejidos sin un incremento proporcional en N o P, generando un desequilibrio nutricional (Peñuelas *et al.* 2012). La relación N:P es esencial en la regulación de los procesos metabólicos como la fotosíntesis y el crecimiento de la planta. Una relación baja de N:P (<10-12) indica que hay limitación de N, mientras que una relación alta de N:P (>20-25) indica que hay una limitación por P (Güsewell 2004; Reich y Oleksyn 2004; Townsend *et al.* 2007; Sardans *et al.* 2012).

A escala global, la tendencia varía; en bosques tropicales húmedos como los de la Amazonía o del sudeste asiático, los suelos son antiguos y lixiviados, por lo que el P es el principal factor limitante, con relaciones N:P > 20 (Vitousek y Sanford 1986). En bosques boreales o en ecosistemas jóvenes post glaciación como en Canadá o Escandinavia, el N suele ser el factor limitante con relaciones N:P < 10 (Aerts y Chapin 2000). En bosques templados, la limitación puede variar, dependiendo de la edad del suelo y el régimen de precipitación (Aerts y Chapin 2000). En el sur de Chile, los suelos volcánicos presentan una alta capacidad de fijación de P, lo que limita su disponibilidad para las plantas (Mora *et al.* 2017). Sin embargo, en estos suelos el N puede estar relativamente disponible o limitado en menor medida, debido a los procesos de meteorización y a los factores ambientales (Borie y

Rubio 2003b).

En los bosques esclerófilos mediterráneos de Chile central, donde existen suelos pobres por su origen geológico y por su baja acumulación de materia orgánica, las especies presentan una relación $N:P < 14$, lo que indica una limitación por N (Garrido *et al.* 2010). Por otro lado, en los bosques siempreverdes del sur de Chile, especialmente en suelos antiguos con alta precipitación, hay una alta lixiviación de P, lo que genera que la limitación por P sea más común, presentando una relación $N:P > 16$, especialmente en especies que tienen un crecimiento lento y hojas longevas (Alberdi *et al.* 2009).

Respecto a los bosques de alerce, se han evidenciado diferencias en la estequiometría foliar entre las poblaciones de la Cordillera de los Andes y la Cordillera de la Costa (Alberdi *et al.* 2007). En la Cordillera de los Andes, los suelos son volcánicos, más jóvenes, y ricos en nutrientes, y por ende, la relación entre ambos elementos es homogénea, con valores cercanos a 14-16 (Alberdi *et al.* 2007). Por el contrario, en la Cordillera de la Costa, los suelos son antiguos y pobres en P, por ende las hojas presentan una relación de $N:P > 16$, lo que indica que hay una limitación de este último nutriente (Alberdi *et al.* 2007; Perakis y Hedin 2001). No obstante, incluso en estos ambientes existe una marcada heterogeneidad en la disponibilidad de nutrientes en el suelo, lo que puede generar una variabilidad funcional entre sitios (Jackson y Caldwell 1993). Esta diferencia entre poblaciones está relacionada al gradiente ambiental y edáfico, lo que condiciona la fisiología y la estrategia de uso de nutrientes por parte del alerce (Alberdi *et al.* 2007).

Hipótesis

La relación entre los rasgos funcionales foliares (química foliar y masa por área foliar) y el crecimiento radial de alerce, varía según la disponibilidad de fósforo (P Olsen).

Objetivo general

Evaluar la relación entre rasgos funcionales foliares (química foliar y masa por área foliar) y el crecimiento radial de alerce en suelos con distinta disponibilidad de fósforo (P Olsen).

Objetivos específicos

- I. Analizar la química de macro y micronutrientes foliares, la masa por área foliar, y el crecimiento radial de árboles de *Fitzroya cupressoides* creciendo en sectores con distinta disponibilidad de P Olsen en el suelo del Parque Nacional Alerce Costero.
- II. Evaluar la correlación entre la concentración de nutrientes foliares y la relación

estequiométrica (N:P) y el crecimiento radial de *Fitzroya cupressoides* en sectores con distinta disponibilidad de P Olsen del Parque Nacional Alerce Costero.

- III. Evaluar la correlación entre la concentración de nutrientes foliares y la masa por área foliar (LMA) y entre esta última y el crecimiento radial de *Fitzroya cupressoides* en sectores con distinta disponibilidad de P Olsen en el suelo del Parque Nacional Alerce Costero.

2. MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El presente estudio se realizó en el Parque Nacional Alerce Costero, alrededor del sendero hacia el Alerce milenario. El Parque se encuentra localizado entre las comunas de La Unión y Corral en la provincia de Ranco, Región de Los Ríos (°58' S y 73°27' O; CONAF 2014; figura 1). Actualmente posee una superficie de 24.823 hectáreas (CONAF 2014).

El Parque presenta un clima templado lluvioso, con una marcada influencia oceánica (Fuenzalida 1971). La precipitación media anual alcanza los 4.250 mm en las zonas más altas (945 m s.n.m.), concentradas principalmente en invierno (junio-agosto), y siendo más escasas en verano (Cortés 1990). La temperatura media en verano es de 16°C y en invierno el promedio invernal varía entre 5 y 8° C (Luebert y Pliscoff 2006). Los suelos son ácidos, delgados, y de origen metamórfico, con alta retención de agua y baja fertilidad, destacando la baja disponibilidad de P (Borie y Rubio 2003a; Dahlgren *et al.* 1997b).

En términos de vegetación, el Parque forma parte de la ecorregión del bosque templado valdiviano, caracterizado por ser siempreverde, con múltiples estratos y alta biodiversidad (Armesto *et al.* 1996; Smith-Ramírez 2004). Se estima que el bosque de alerce ocupa cerca del 30% del Parque, cubriendo aproximadamente 6.801 ha, y se encuentra principalmente sobre los 700 m s.n.m.m, alcanzando la cima a 1.048 m s.n.m. (CONAF 2014). Además de alerce, se encuentran otras especies características del bosque valdiviano, como *Nothofagus dombeyi*, *Drimys winteri* y *Podocarpus nubigenus* (Donoso 1993; Hechenleitner *et al.* 2005). En el sotobosque predominan especies como *Chusquea nigricans* (quila), *Ugni candollei* (murta blanca), *Desfontainia spinosa* (taique), *Tepualia stipularis* (tepú) y *Gaultheria phyllireaeifolia* chaura) (Donoso 1993; Hechenleitner *et al.* 2005). Por otro lado, entre la fauna característica del Parque se encuentran especies endémicas como el monito del monte (*Dromiciops gliroides*) y el pudú (*Pudu puda*; Smith-Ramírez *et al.* 2005).

2.2.Diseño de Muestreo

Para este estudio se seleccionaron un total de 36 individuos de alerce, en tres áreas representativas de un gradiente edáfico P1 (baja disponibilidad de P Olsen), P4 (disponibilidad media de P Olsen) y P5 (disponibilidad alta de P Olsen, 12 individuos por área). En cada árbol se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) utilizando una cinta diamétrica y la altura con un hipsómetro de precisión (Haglof vertex). Posteriormente se estimó el volumen y la biomasa aérea utilizando una fórmula desarrollada específicamente para alerces del Parque Nacional Alerce Costero (Urrutia – Jalabert *et al.* 2015a). Además, se extrajeron dos tarugos por árbol para analizar el crecimiento radial y se recolectaron hojas adultas expuestas al sol, las cuales fueron utilizadas para determinar la composición química foliar y calcular el LMA.

Fórmula volumen aéreo para Parque Nacional Alerce Costero[1]:

$$\text{Volumen} = 0.00022 \times \text{DBH}^{2.18308} \quad [1]$$

Donde:

V: Volumen del árbol (m³)

DBH: Diámetro altura del pecho.

Fórmula Biomasa aérea para Parque Nacional Alerce Costero [2]:

$$\text{Biomasa} = V_c \times \text{BEF} \times P_{\text{madera}} \quad [2]$$

Donde:

V_c: Volumen con corteza m³

BEF: factor de expansión de biomasa (1.066 para alerce

P *madera*: densidad básica de la madera (kg/m³)

2.3. Colecta de tarugos de incremento y determinación del crecimiento

Se extrajeron dos tarugos de incremento de alerce por individuo, utilizando un taladro de incremento Haglöf de 5 mm de diámetro. Los tarugos se montaron en molduras de madera y se pulieron con lijas de diferentes granos, comenzando con granos gruesos y finalizando con granos finos. Para identificar los anillos de crecimiento, se utilizó una lupa binocular, y el conteo comenzó desde el último anillo de crecimiento completo, correspondiente al año 2023. Se realizó el fechado visual de los anillos en cada muestra y los anchos de los anillos fueron medidos utilizando el dendrómetro Velmex, con una resolución de 0.001 mm. Posteriormente, se realizó la verificación del fechado visual utilizando el programa COFECHA (Holmes 1983). Este programa permite detectar errores de medición o de sincronización en las cronologías de anillos mediante un análisis estadístico de correlación cruzada entre las series individuales y una serie maestra.

Para cada árbol, se calcularon los promedios de los anchos de anillos correspondientes a los últimos 5, 10, y 20 años, con el fin de evaluar el crecimiento radial en diferentes escalas temporales y su relación con las variables de química foliar y LMA.

2.4. Colecta de hoja y determinación de nutrientes foliares y masa por unidad de área foliar

Para el análisis químico de las hojas y la determinación de LMA, se colectaron hojas desde la parte superior de la copa de los individuos previamente seleccionados, específicamente en sectores del árbol expuestos a la radiación solar. La colecta se realizó utilizando una podadora telescópica, lo que permitió acceder a las ramas sin dañar otras partes del árbol. Una vez en el laboratorio, las hojas fueron secadas a 60° C por 48 horas y posteriormente analizadas para sus nutrientes en el Laboratorio de Suelos de la Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales la Universidad Austral de Chile. El procedimiento utilizado fue la digestión por vía seca, seguida de una extracción ácida. Las muestras fueron calcinadas a 500°C durante 7 horas, lo que permitió obtener cenizas inorgánicas. Posteriormente estas cenizas se disolvieron en una solución de ácido clorhídrico (HCl) al 10% para extraer los macros y microelementos presentes en el tejido foliar, incluyendo N, P, N/P, K, Ca, y Mg.

Para determinar la masa por área foliar, las hojas colectadas fueron escaneadas frescas. Para medir el área foliar, las hojas se colocaron sobre un papel blanco junto a una escala de 1 cm, luego se digitalizaron mediante un escáner de alta resolución (300 dpi), y se analizaron con el software ImageJ para calcular el área proyectada de las hojas. Para poder obtener el

área real de las acículas se utilizó un factor de corrección, multiplicando el área proyectada por 1.755 (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015b). Esto se debe a que las acículas de coníferas, como las del alerce, no son planas, sino que tienen una forma cilíndrica o prismática. Por lo tanto, el área proyectada subestima la superficie foliar real.

Posteriormente, las hojas fueron secadas a 60°C durante 48 horas, luego se pesaron, y se calculó la masa por área foliar (LMA) mediante la siguiente fórmula [3].

$$LMA = \frac{\text{Masa seca de la hoja (mg)}}{\text{Área foliar (cm}^2\text{)}} \quad [3]$$

2.5 Análisis de datos

Para estudiar las relaciones entre el crecimiento radial y las variables foliares (nutrientes y LMA), se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman. Además, se compararon las medias de estas variables entre los tres niveles de disponibilidad de P (baja, media y alta), mediante ANOVA de una vía, previa verificación de supuestos de normalidad (test de Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (test de Levene). Las variables analizadas mediante ANOVA incluyeron tanto características generales de los sitios como el DAP, biomasa aérea y volumen, como también LMA, crecimiento radial y nutrientes como P Olsen, N total disponible en el suelo, K, Ca y Mg foliar. En los casos donde los supuestos no se cumplieron, se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, esta prueba se utilizó para las variables de altura, N foliar, P foliar y la relación N/P. Con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$.

Los análisis estadísticos se realizaron en el software R (R Core Team 2024), utilizando la interfaz RStudio versión 2024.09.0+375 “Cranberry Hibiscus” (RStudio Team 2023).

3. RESULTADOS

3.1. Descripción general del bosque en los tres sectores estudiados

Para toda el área de estudio, el DAP presentó una media de 34.89 cm (DE = 8.07), con un rango entre 16.8 y 48.8 cm, mientras que la altura presentó una media de 13.39 m (DE = 1.40), con un rango entre 8.8 y 16.4 m. El volumen presentó una media de 0.547 m³ (DE = 0.25), con un rango entre 0.104 y 1.067 m³. La biomasa, presentó una media de 0.55 ton (DE = 0.11), con un rango entre 0.045 y 0.67 ton (figura 2; cuadro A1 en Anexos). Si bien se

observaron diferencias en los promedios entre sitios, los análisis estadísticos (ANOVA y Kruskal – Wallis) no detectaron diferencias significativas entre ellos para ninguna de las variables analizadas (figura 2; cuadros A2, A3, A4, y A5 en Anexos).

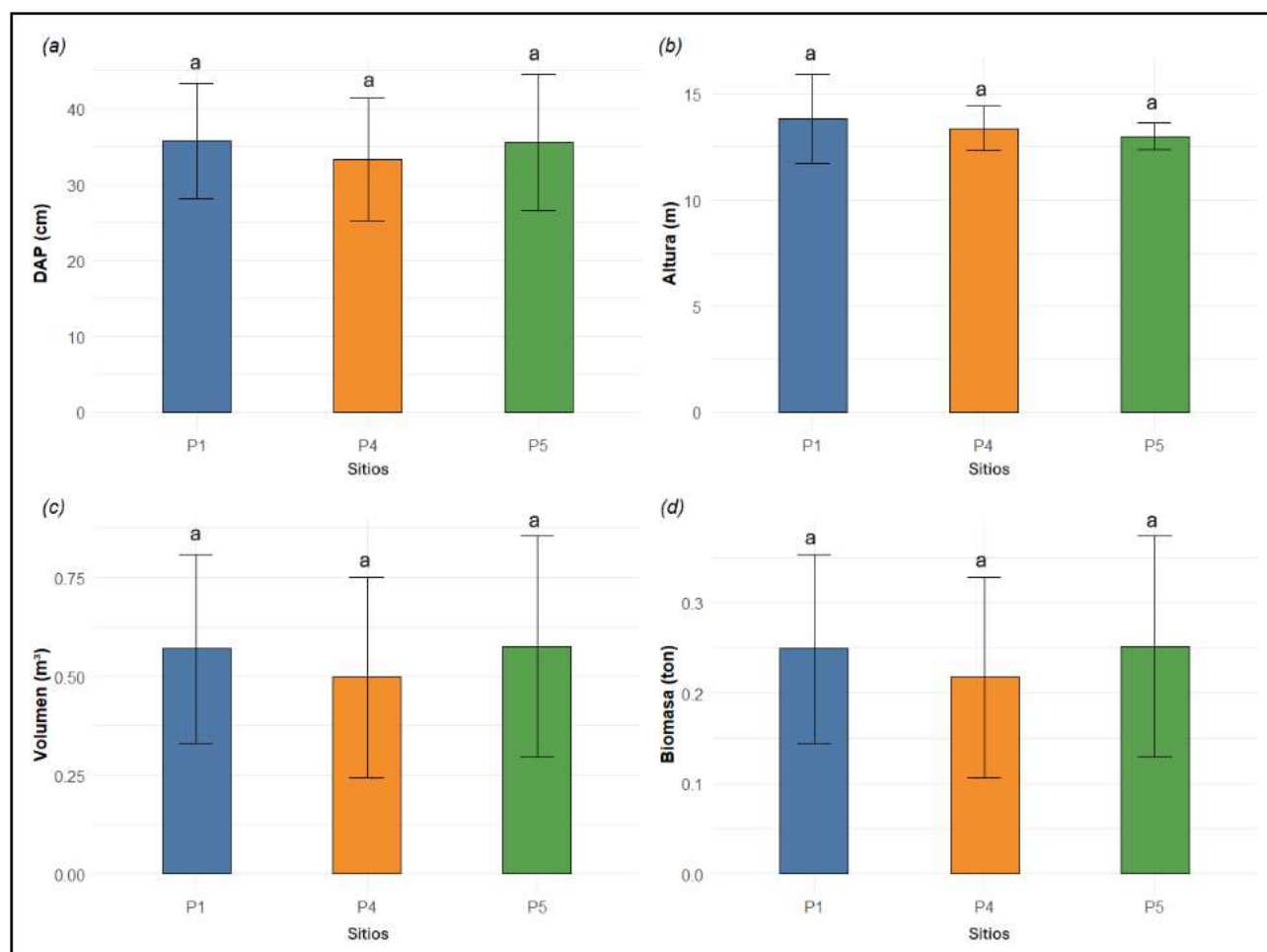


Figura 2. Comparación de variables estructurales medidas en alerce en los tres sitios con distinta disponibilidad de P en el suelo. Se muestran los promedios ($\pm$ DE) de (a) diámetro a la altura del pecho (DAP), (b) altura, (c) volumen y (d) biomasa aérea en los sitios P1, P4 y P5.

El LMA mostró una media de 261.70 g/m^2 ($\text{DE} = 39.56$), con un rango entre 177.88 y 346.51 g/m^2 (figura 3) En cuanto al crecimiento radial, en los últimos 10 años presentó una media de 0.39 mm ($\text{DE} = 0.229$) con un rango entre 0.042 y 1.02 mm/año (figura 4).

La comparación entre sitios para LMA y crecimiento radial de los últimos 10 años, reveló patrones contrastantes. En el caso de LMA, no se detectaron diferencias significativas entre sitios (ANOVA, $p = 0.689$), lo que indica una relativa homogeneidad entre los sitios P1, P4, y P5 (cuadro A6 en Anexos).

En contraste, el crecimiento radial presentó una diferencia significativa entre sitios ($p < 0.0001$). Las pruebas de post-hoc (Tuckey HSD) indicaron que los árboles en P1 tuvieron un

crecimiento significativamente mayor que en P4 ($p = 0.0006$) y P5 ($p = 0.0007$), mientras que no se observaron diferencias entre P4 y P5 ($p = 0.999$). Es importante mencionar, que dado que los resultados de la media y las correlaciones dieron similares para cuando se utilizó el crecimiento de 5, 10 y 20 años, todos los resultados mostrados en esta tesis son para el crecimiento medio de los últimos 10 años (cuadro A7 en Anexos).

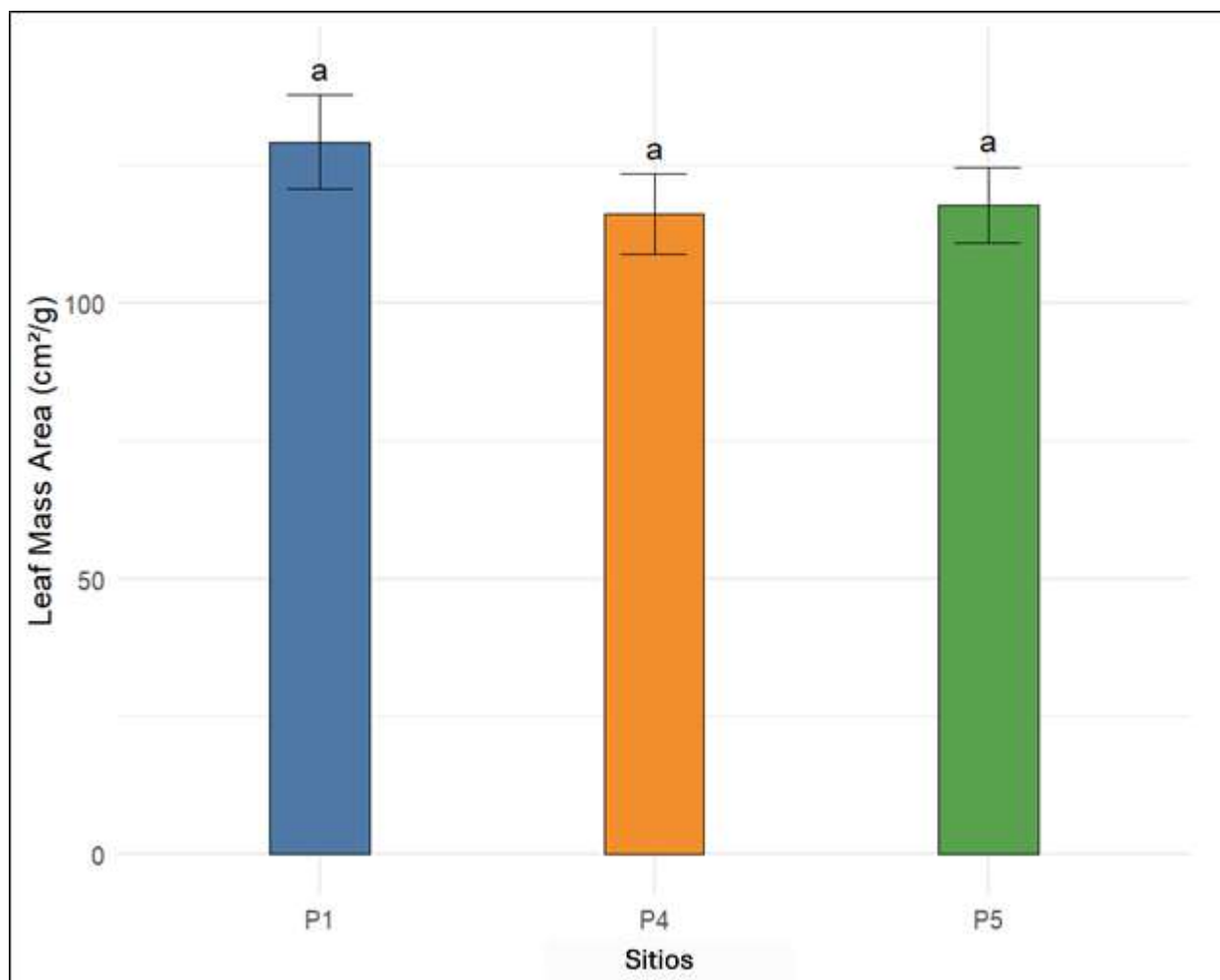


Figura 3. Comparación de masa por unidad de área foliar (g/m^2) en los tres sitios con distinta disponibilidad de P en el suelo. Se muestran los promedios ($\pm$ DE) en los sitios P1, P4 y P5.

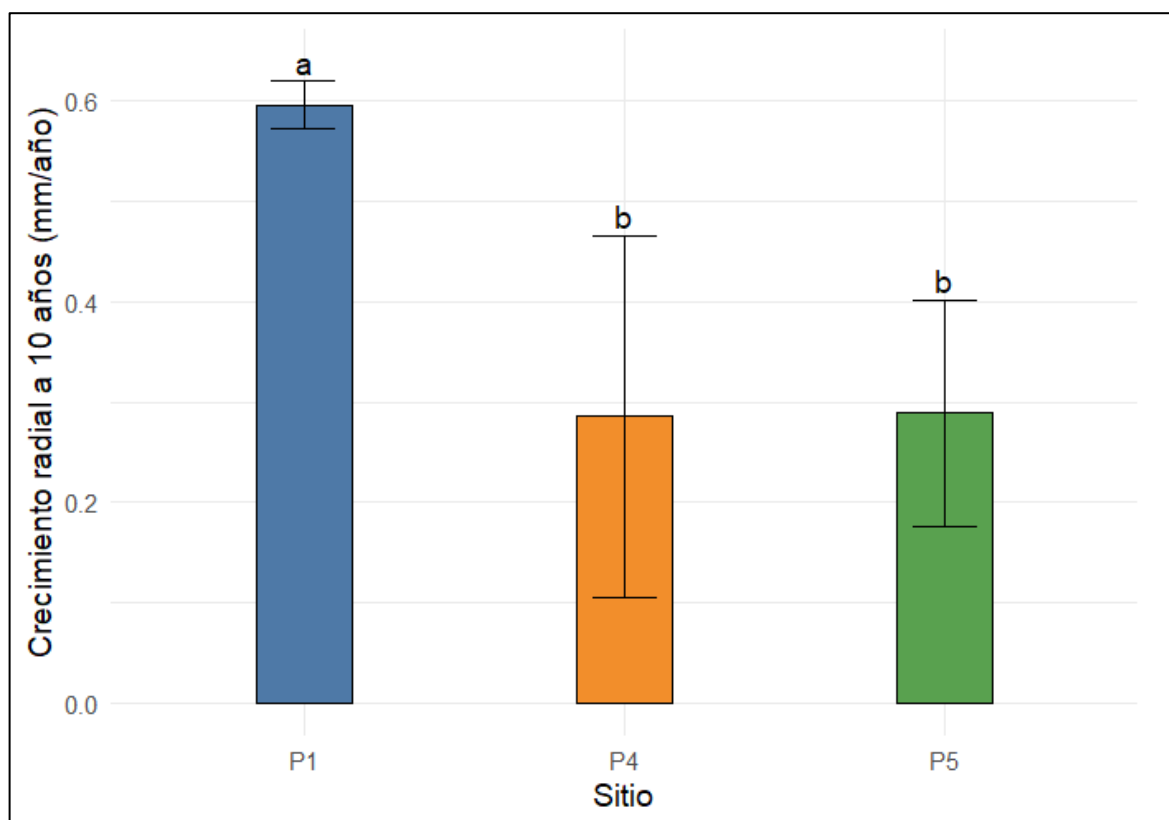


Figura 4. Comparación del crecimiento radial de los últimos 10 años de crecimiento (mm/año) en los tres sitios con distinta disponibilidad de P en el suelo. Se muestran los promedios ($\pm$ DE) en los sitios P1, P4 y P5.

En relación con la química foliar, la concentración de N varió entre 0.60% y 0.98%, con un promedio de 0.736% ($\pm$ 0.074; figura 5). El P foliar presentó un rango entre 0.05% y 0.09% con una media de 0.067% ($\pm$ 0.008; figura 6). La relación N/P presentó un rango de 0.22 y 13.2 y un valor promedio de 8.52 ($\pm$ 4.52; figura 7) En cuanto a los otros macronutrientes, K presentó un rango entre 0.29% y 1.20% (figura 8), Ca entre 0.30% (figura 9) y 1.23% y por último el Mg entre 0.04% y 0.18% (figura 10).

De acuerdo con los análisis estadísticos, se detectaron diferencias significativas en el K ($p = 0.003$), donde el sitio P5 mostró concentraciones significativamente mayores que P1 ($p < 0.05$) y P4 ($p < 0.01$), mientras que no se observaron diferencias entre P1 y P4 (cuadro A8 en Anexos). Para el Ca, se evidenciaron diferencias significativas entre sitios ($p < 0.001$), la concentración fue significativamente menor en P5 y P4 respecto a P1 ($p < 0.05$; $p < 0.001$). No se encontraron diferencias significativas entre P4 y P5. (cuadro A9 en Anexos).

En cuanto al Mg, se encontraron diferencias significativas ($p = 0.031$). El sitio P4 presentó concentraciones significativamente mayores que P1 ($p = 0.028$), mientras que no hubo diferencias entre P5 y P4 (cuadro A10 en Anexos). La relación N/P, presentó diferencias significativas entre sitios ($p = 0.007$), el sitio P5 mostró una relación N/P significativamente menor en comparación con los sitios P1 y P4 ($p = 0.0399$; 0.0018) y no se encontró

diferencias significativas entre P1 y P4 ($p = 0.1185$; cuadro A11 en Anexos). En los nutrientes P y N no se encontraron diferencias significativas entre sitios ($p > 0.05$; cuadros A12, A13 en Anexos).

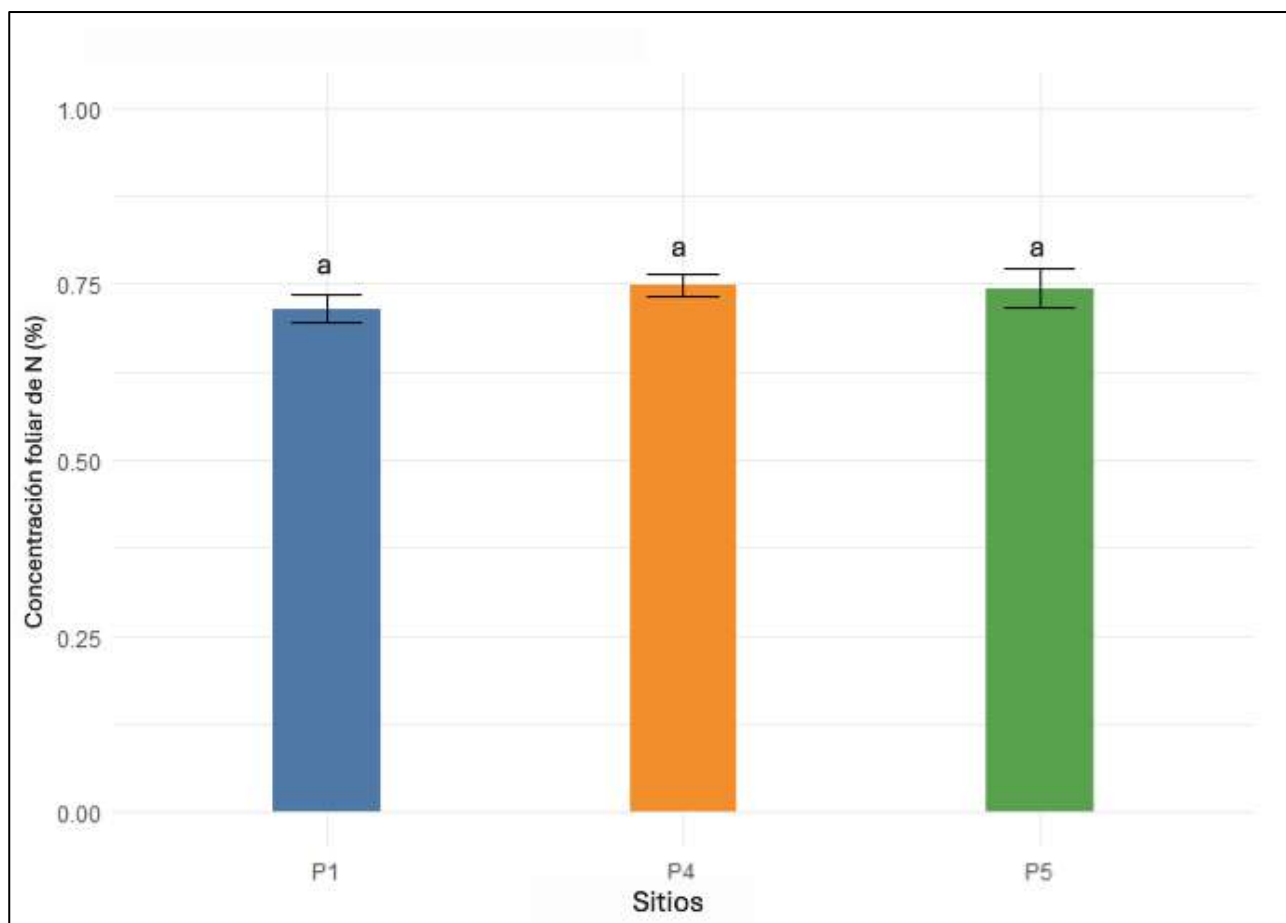


Figura 5. Comparación de la concentración de N foliar en los tres sitios con distinta disponibilidad de P en el suelo. Se muestran los promedios ($\pm$ DE) en los sitios P1,P4 y P5.

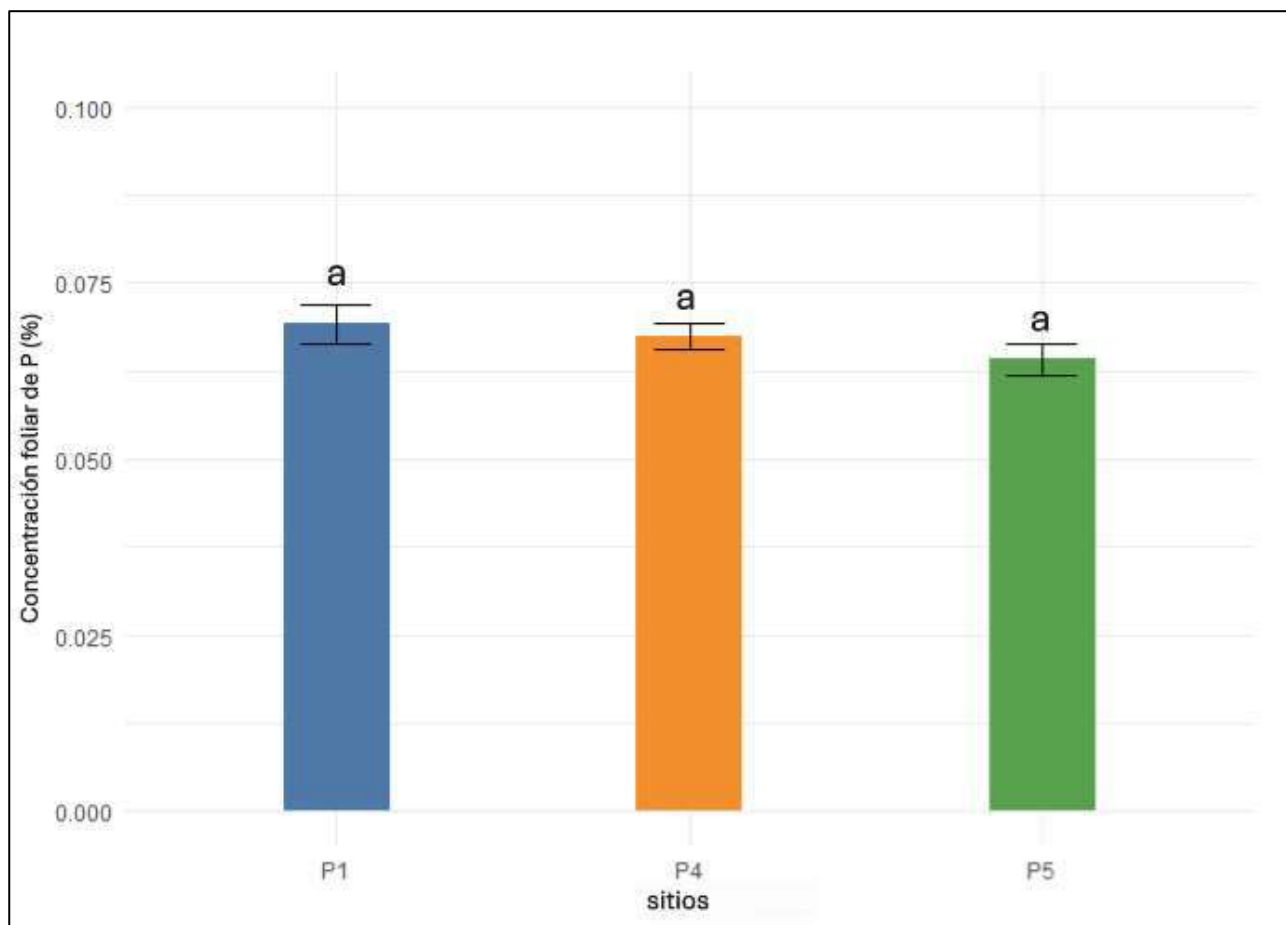


Figura 6. Comparación de la concentración de P foliar en los tres sitios con distinta disponibilidad de P en el suelo. Se muestran los promedios ($\pm$ DE) en los sitios P1,P4 y P5.

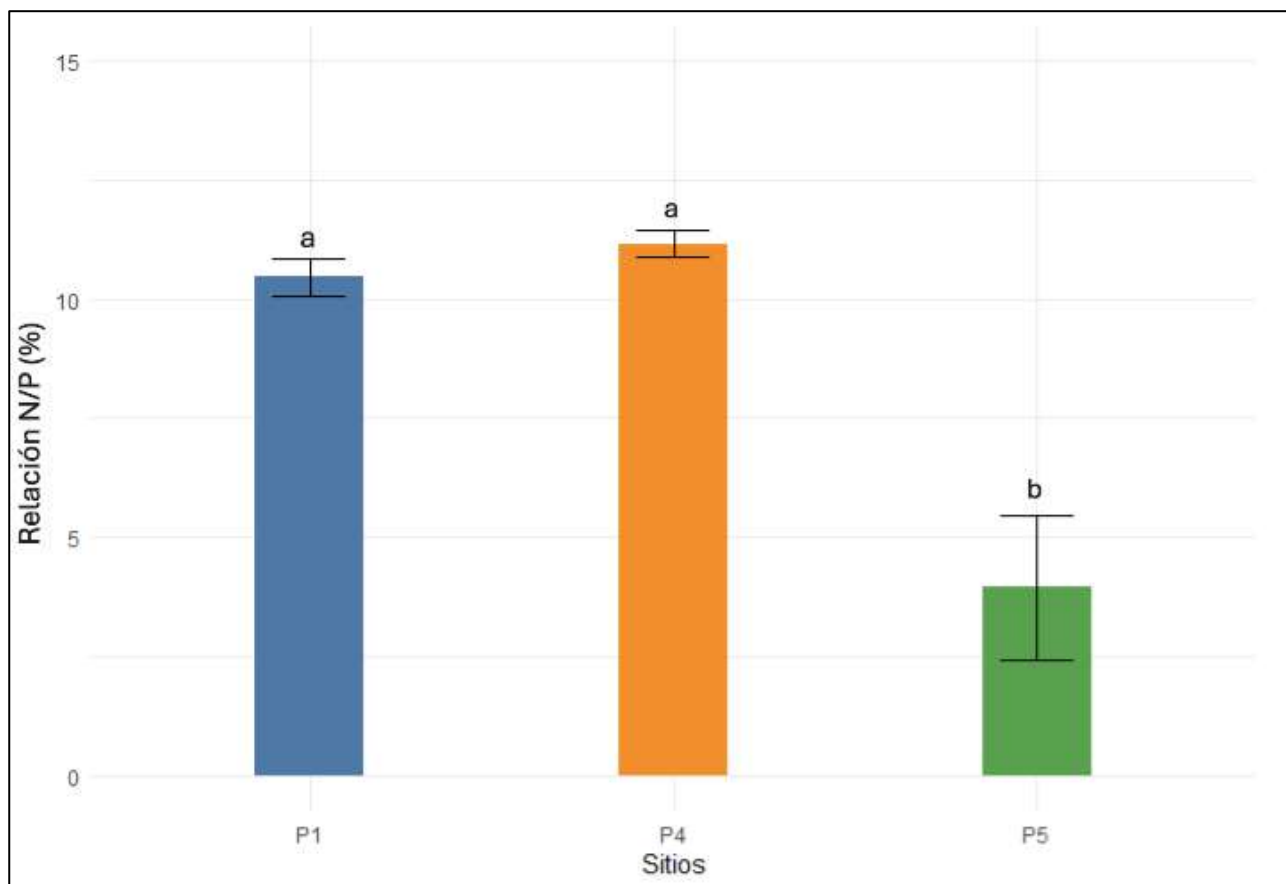


Figura 7. Comparación de la relación N/P en los tres sitios con distinta disponibilidad de P en el suelo. Se muestran los promedios ($\pm$ DE) en los sitios P1,P4 y P5.

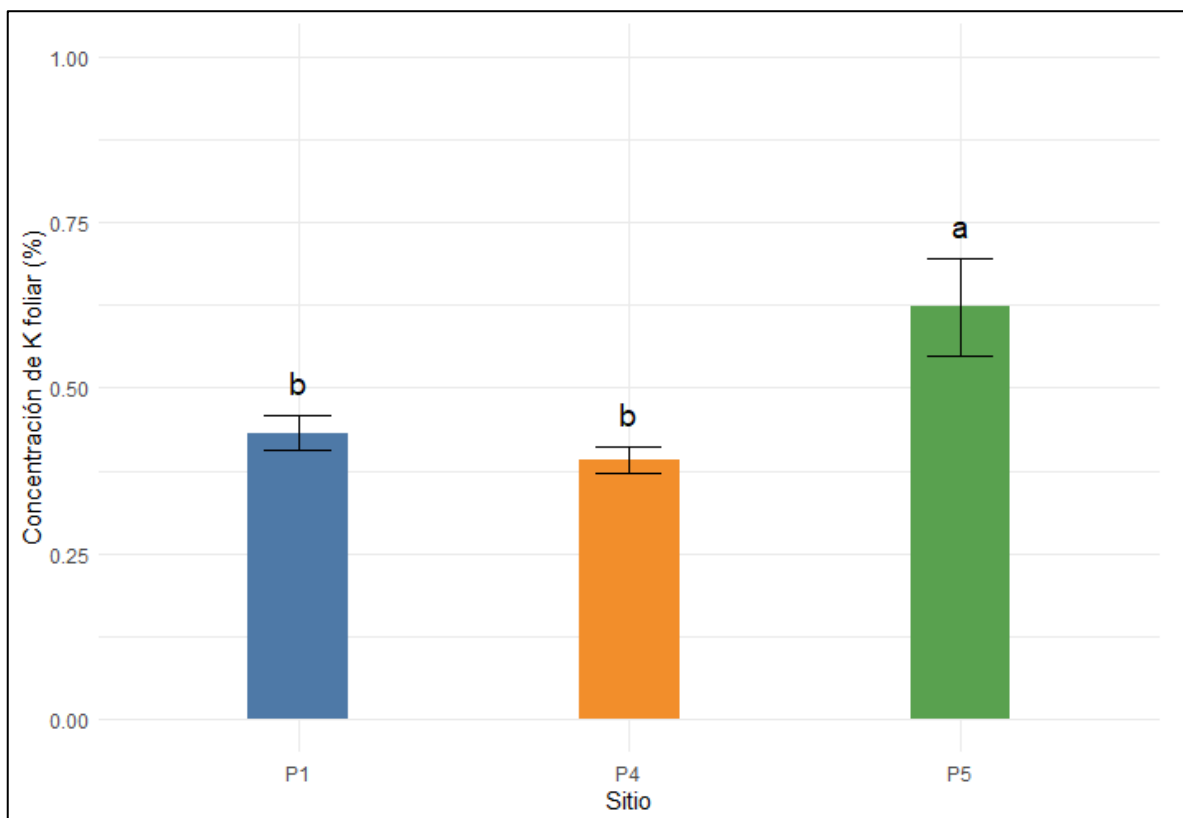


Figura 8. Comparación de la concentración de K foliar en los tres sitios con distinta disponibilidad de P en el suelo. Se muestran los promedios ($\pm$ DE) en los sitios P1,P4 y P5.

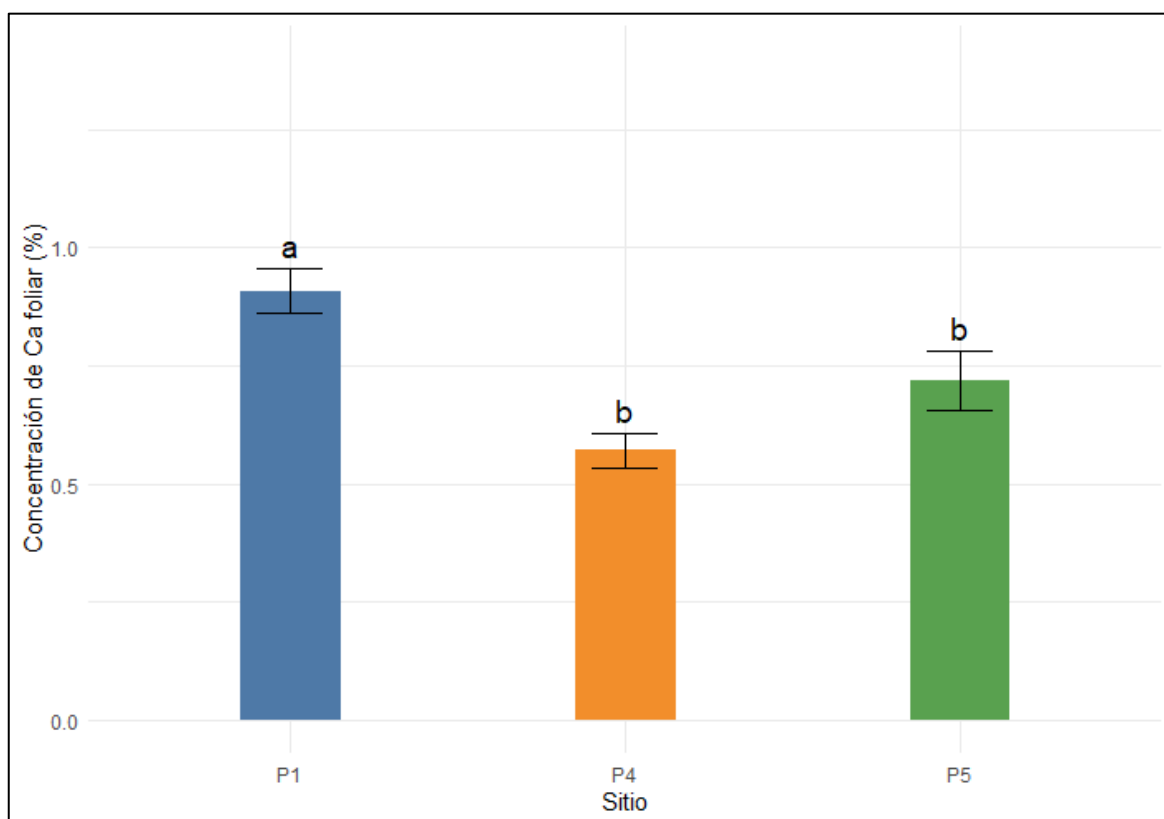


Figura 9. Comparación de la concentración de Ca foliar en los tres sitios con distinta disponibilidad de P en el suelo. Se muestran los promedios ($\pm$ DE) en los sitios P1,P4 y P5.

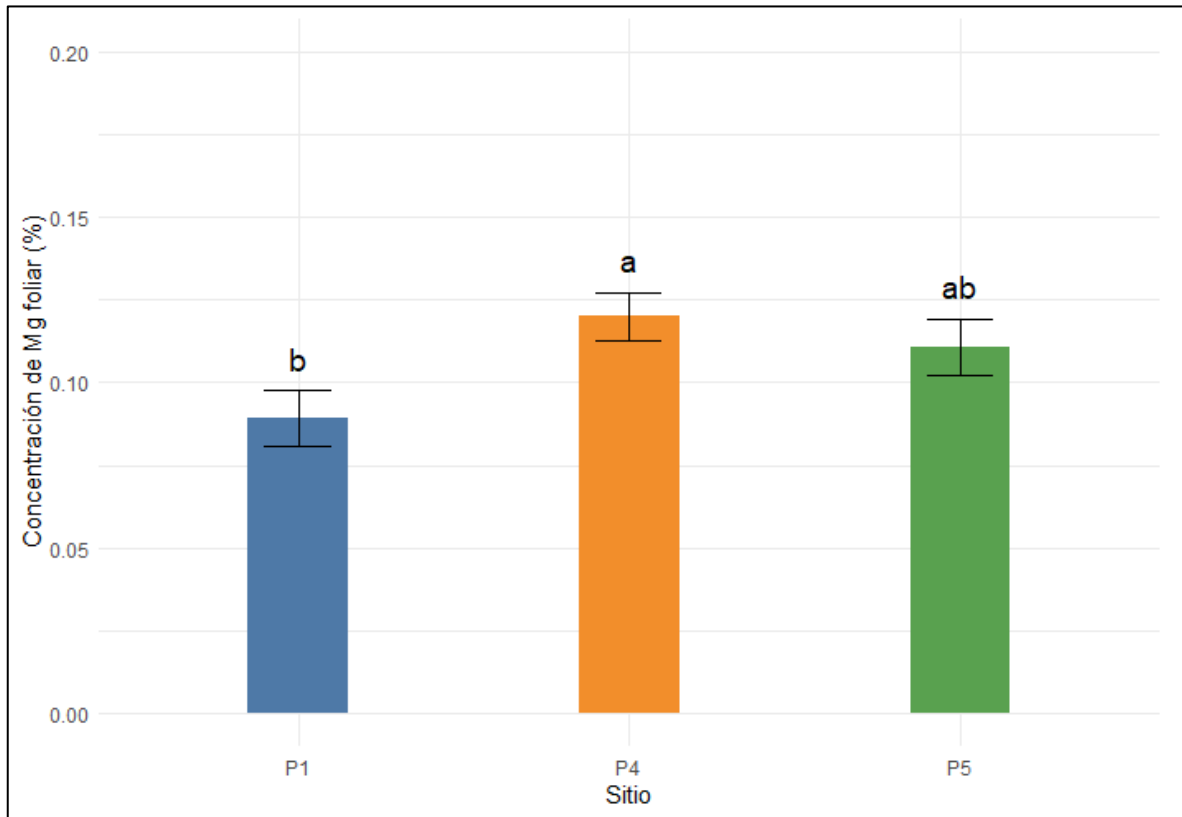


Figura 10. Comparación de la concentración de Mg foliar en los tres sitios con distinta disponibilidad de P en el suelo. Se muestran los promedios ($\pm$ DE) en los sitios P1, P4 y P5.

3.2 Relación entre biomasa y nutrientes en el suelo y foliares

A nivel general de los tres sitios de estudio ($n = 36$), no se observaron correlaciones significativas entre la biomasa y las concentraciones de nutrientes en el suelo y foliares (N, Ca, K, Mg, P, N/P; $p > 0.05$). No obstante, se observaron algunas correlaciones moderadas pero no significativas como la relación N/P ($r = -0.3$) y Mg ($r = 0.24$; cuadro 1).

Cuadro 1. Correlación de Spearman entre biomasa aérea y nutrientes disponibles en el suelo y foliar. r : corresponde al coeficiente de Spearman, * < 0.05 .

Nutriente	coeficiente de correlación (r)	valor p	significancia
Disponible en el suelo			
N	0.125	0.466	<i>ns</i>
P	0.071	0.680	<i>ns</i>
foliar			
N	0.192	0.261	<i>ns</i>
P	0.119	0.489	<i>ns</i>
N/P	-0.299	0.076	<i>ns</i>
K	0.025	0.885	<i>ns</i>
Ca	-0.108	0.531	<i>ns</i>
Mg	-0.237	0.165	<i>ns</i>

3.3 Relación entre el crecimiento y nutrientes foliares y disponibles en el suelo

A nivel general, se observó una correlación positiva significativa entre el contenido de Ca foliar y el crecimiento radial (últimos 10 años: $r = 0.547$; figura 11).

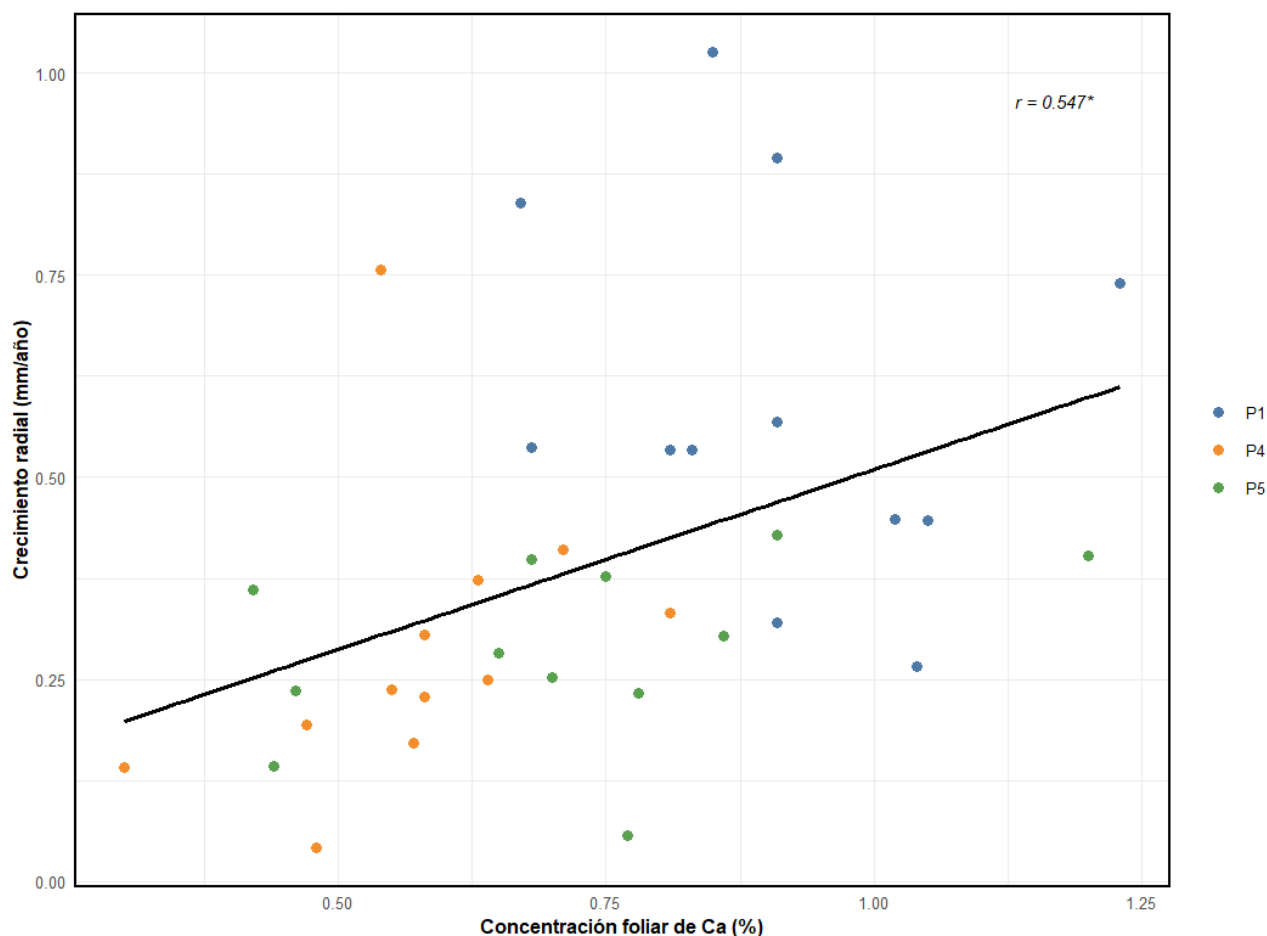


Figura 11. Relación entre el contenido de Ca foliar y el crecimiento radial de *Fitzroya cupressoides* en los últimos 10 años. Se observa que a nivel general existe una correlación positiva significativa ($p < 0.05$).

En contraste, los nutrientes foliares K, Mg, N, P, y la relación N/P, no mostraron correlaciones significativas con el crecimiento radial. Sin embargo, se observó una correlación negativa significativa entre el crecimiento con P ($r = -0.596$; $p < 0.05$; figura 12), y con el N disponible en el suelo ($r = -0.653$; $p < 0.05$, figura 13).

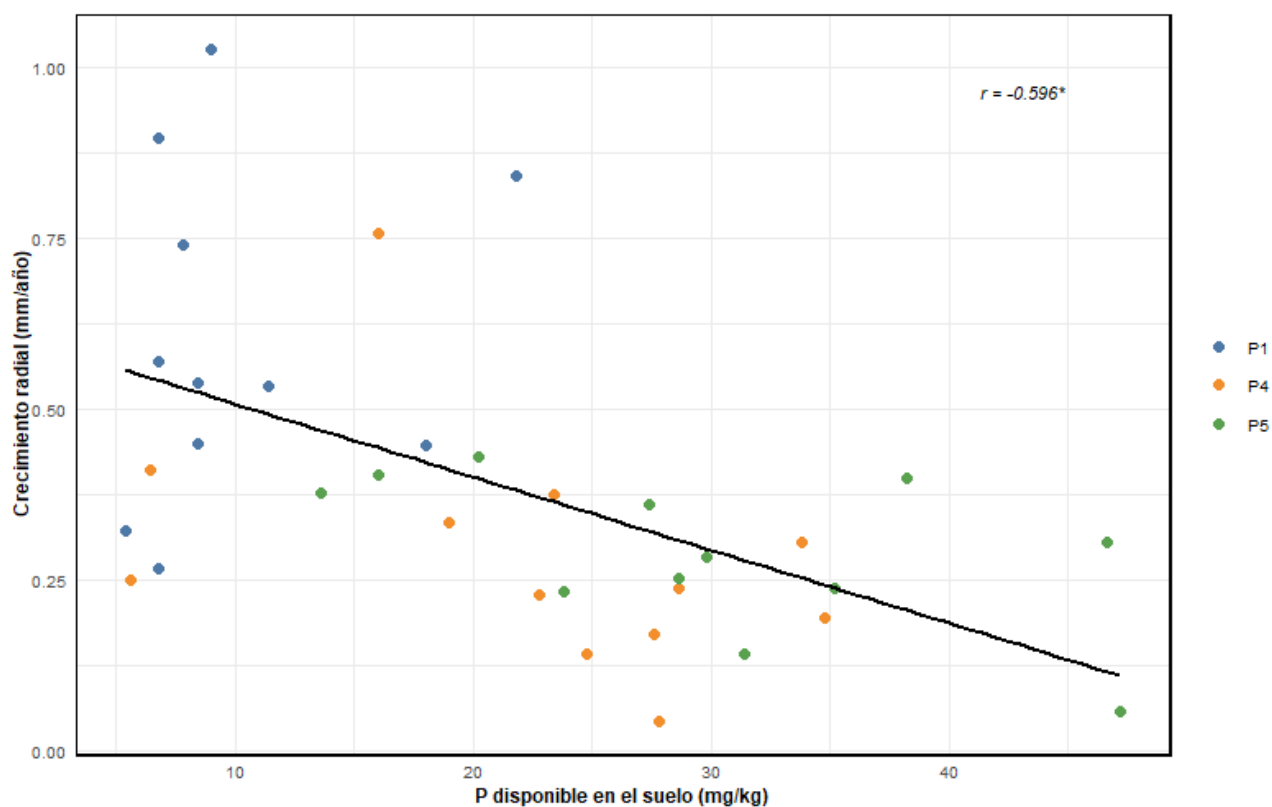


Figura 12. Correlación negativa significativa entre el contenido de P del suelo y el crecimiento en los últimos 10 años ($p < 0.05$)

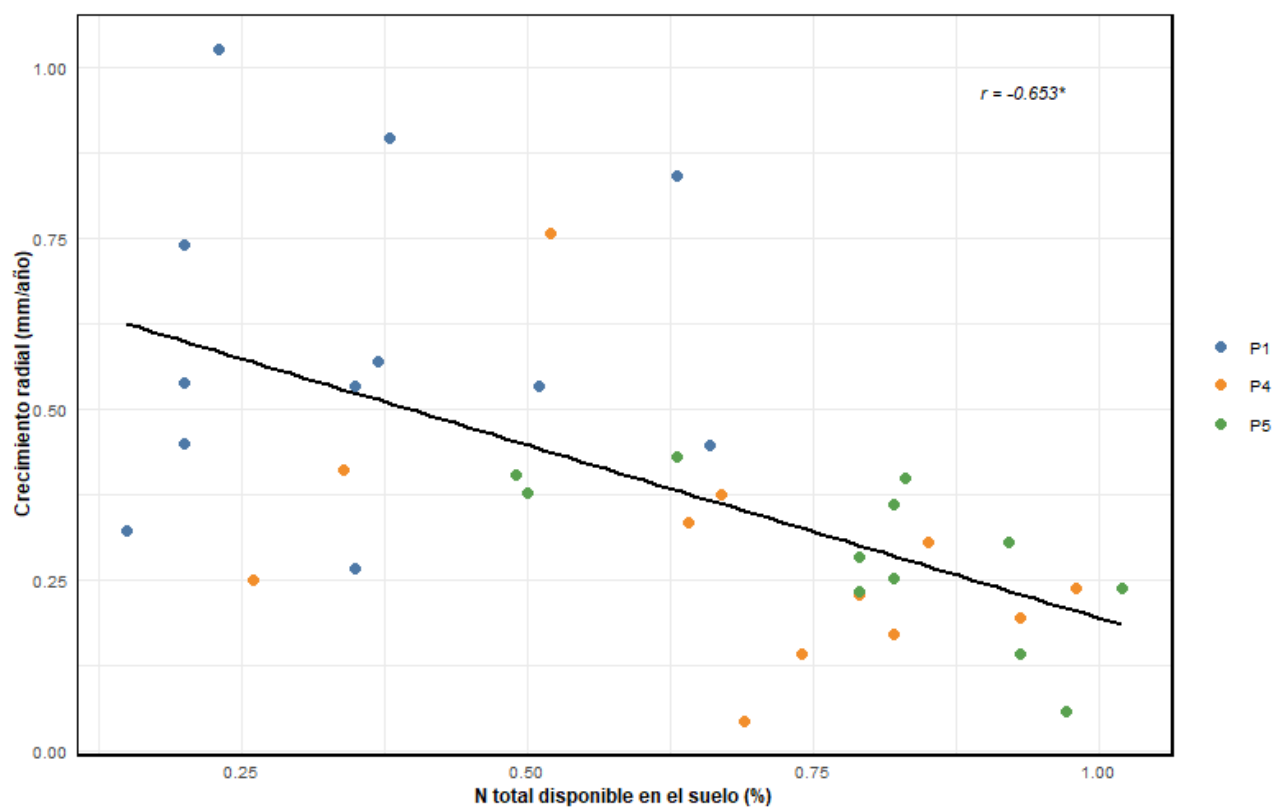


Figura 13. Correlación negativa significativa entre el contenido de N del suelo y el crecimiento en los últimos 10 años ($p < 0.05$).

A pesar de que el análisis se abordó a nivel general, considerando los tres sitios, es importante destacar que a nivel de sitio se observaron correlaciones significativas entre algunos nutrientes y el crecimiento radial. En suelos con baja disponibilidad de P (P1), el Mg presentó una correlación positiva significativa con el crecimiento ($r = 0.586$, $p < 0.05$). En suelos con disponibilidad media de P (P4), el Ca mostró una correlación positiva significativa con el crecimiento ($r = 0.62$, $p < 0.05$). Por otra parte, en suelos con alta disponibilidad de P (P5), se observó una correlación significativa negativa entre el N disponible en el suelo y el crecimiento radial (-0.667 , $p < 0.05$; cuadro 2).

Cuadro 2. Correlaciones entre los nutrientes foliares y del suelo con el crecimiento radial según la disponibilidad de fósforo en el suelo (P Olsen). r : corresponde al coeficiente de Spearman, * < 0.05 .

Nutriente	Nivel de P en el suelo	Coeficiente de correlación	Valor p	Significancia
Disponible en el suelo				
N	bajo	0.162	0.614	<i>ns</i>
P	bajo	0.177	0.583	<i>ns</i>
foliar				
N	bajo	0.42	0.174	<i>ns</i>
P	bajo	0.267	0.402	<i>ns</i>
N/P	bajo	0.011	0.974	<i>ns</i>
K	bajo	0.284	0.372	<i>ns</i>
Ca	bajo	-0.359	0.252	<i>ns</i>
Mg	bajo	0.586	0.045	*
Disponible en el suelo				
N	medio	-0.51	0.094	<i>ns</i>
P	medio	-0.545	0.071	<i>ns</i>
foliar				
N	medio	0.351	0.263	<i>ns</i>
P	medio	-0.145	0.653	<i>ns</i>
N/P	medio	-0.491	0.105	<i>ns</i>
K	medio	-0.38	0.224	<i>ns</i>
Ca	medio	0.62	0.032	*
Mg	medio	0.46	0.132	<i>ns</i>
Disponible en el suelo				
N	alto	-0.667	0.018	*
P	alto	-0.524	0.084	<i>ns</i>
foliar				
N	alto	0.25	0.432	<i>ns</i>
P	alto	-0.015	0.963	<i>ns</i>
N/P	alto	-0.41	0.186	<i>ns</i>
K	alto	0.537	0.072	<i>ns</i>
Ca	alto	0.371	0.237	<i>ns</i>
Mg	alto	-0.532	0.075	<i>ns</i>

3.4 Relación entre masa por unidad de área foliar y nutrientes

A nivel general de todos los sectores en conjunto, no se observaron correlaciones significativas del LMA con los nutrientes foliares ni tampoco con los nutrientes disponibles en el suelo (cuadro 3).

Cuadro 3. Correlaciones entre los nutrientes foliares y masa por unidad de área foliar, según la disponibilidad de fósforo en el suelo (P Olsen) en el suelo. *r*: corresponde al coeficiente de Spearman, * < 0.05; *ns*: no significativo.

Nutriente	coeficiente de correlación (<i>r</i>)	valor <i>p</i>	significancia
Disponible en el suelo			
N	-0.1668278	0.3308	<i>ns</i>
P	-0.1867113	0.2756	<i>ns</i>
foliar			
N	-0.1870451	0.2747	<i>ns</i>
P	-0.1498843	0.3829	<i>ns</i>
N/P	0.1099736	0.5232	<i>ns</i>
K	-0.1539158	0.3701	<i>ns</i>
Ca	0.1698977	0.3219	<i>ns</i>
Mg	-0.02541566	0.883	<i>ns</i>

A pesar de que a nivel general no se observaron correlaciones significativas, a nivel de sitio se encontró una correlación significativa entre la relación de N/P y LMA en suelos con disponibilidad media de P ($r = 0.74$; $p < 0.05$; figura 14)

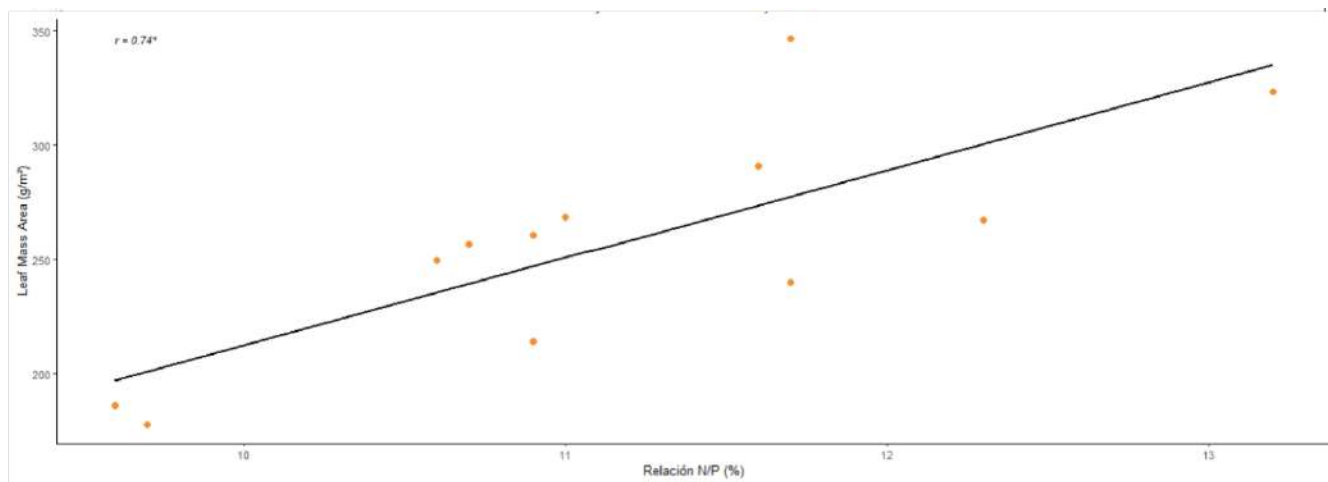


Figura 14. Correlación significativa entre la relación N/P y el LMA, en suelos con disponibilidad media de P ($p < 0.05$).

3.5 Relación entre nutrientes disponibles en el suelo y nutrientes foliares

Los nutrientes del suelo como N y P se correlacionaron con nutrientes foliares N, P, N/P, K, y Ca. A nivel general, se pudo observar que el Ca tiene una correlación negativa significativa con el N disponible en el suelo ($r = -0.61$; $p < 0.05$; figura 15) y con P disponible en el suelo ($r = -0.55$; $p < 0.05$; figura 16)

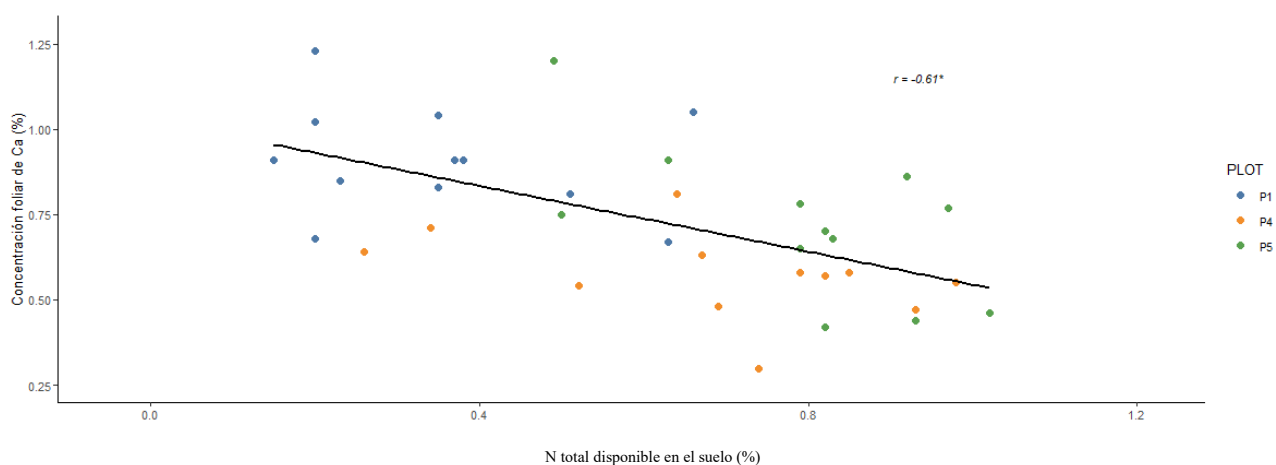


Figura 15. Relación negativa significativa entre N total disponible en el suelo y Ca foliar ($r = -0.61$; $p < 0.05$)

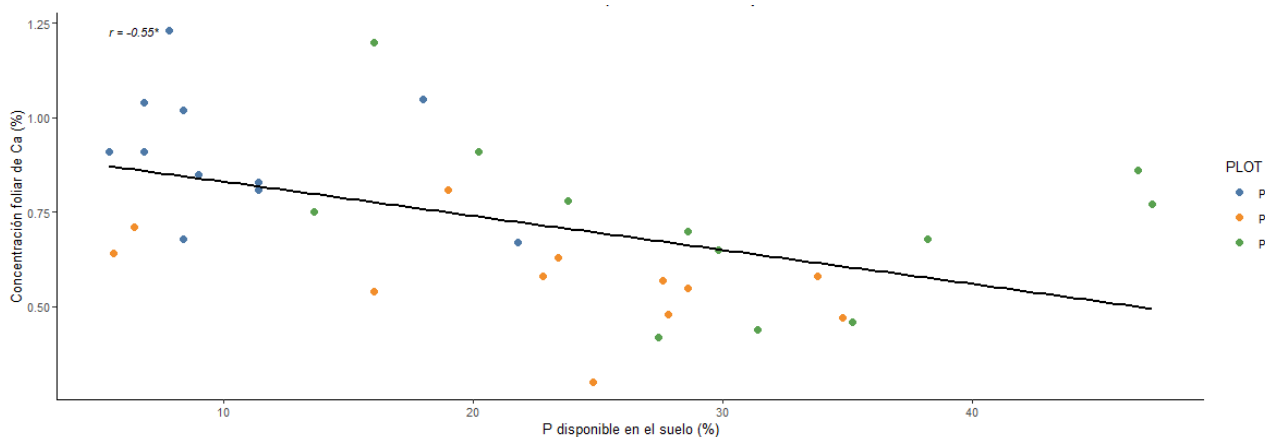


Figura 16. Relación negativa significativa entre P Olsen y Ca foliar ($r = -0.55$; $p < 0.05$)

4. DISCUSIÓN

4.1 Variación estructural y funcional entre sitios

De acuerdo con los resultados, a nivel de sitio se observa una relación positiva entre el LMA y la relación N/P en condiciones de disponibilidad media de P (P4; $r = 0.74$; $p < 0.05$), lo que podría indicar que este rasgo puede responder al balance nutricional más que a la disponibilidad de nutrientes (Güsewell 2004; Reich y Oleksyn 2004). En este sentido, un aumento en la relación N/P foliar se asocia a una mayor limitación por P, lo que puede inducir a las plantas a desarrollar hojas más densas y longevas como una estrategia para optimizar el uso de este nutriente en condiciones limitantes (Güsewell 2004; Reich y Oleksyn 2004). De esta forma, el incremento de LMA podría reflejar una respuesta adaptativa para maximizar la eficiencia en el uso de nutrientes y prolongar la vida útil de las hojas (Wright *et al.* 2004; Poorter *et al.* 2009). Esta variabilidad entre sitios sugiere que la variación de la relación N/P del suelo condiciona las asociaciones entre los rasgos funcionales y la disponibilidad de nutrientes (Aerts y Chapin 2000; Wright *et al.* 2004).

En cuanto a la química foliar, se observaron diferencias significativas en K, Ca, Mg y en la relación N/P entre sitios, lo que refleja un comportamiento diferencial de los individuos frente a las condiciones edáficas. En particular, el K foliar presentó valores significativamente mayores en P5 y P4, lo que coincide con una mayor disponibilidad de K en el suelo de dicho sitio, sugiriendo que existe una relación directa entre la oferta edáfica y acumulación en el tejido foliar (Marshner 2012; Freschet *et al.* 2010). Un patrón similar se observó para Mg, cuyos valores más altos se registraron en P4 y P5, en concordancia con el incremento de este nutriente en el suelo a lo largo del gradiente de fósforo (Marchner 2012; Hermans *et al.* 2013). En contraste, el Ca foliar presentó concentraciones más altas en P1 y menores en P4 y P5, a pesar de que el Ca edáfico tiende a aumentar hacia sitios con mayor disponibilidad de nutrientes. Esto podría sugerir que la absorción de Ca no depende únicamente de su disponibilidad en el suelo, sino también de interacciones con otros cationes presentes en mayor concentración en el suelo (Marshner 2012; White & Broadley 2003). En particular, nutrientes como K y Mg, que presentan mayores concentraciones en P4 y P5, pueden competir con Ca por sitios de absorción en la raíz, lo que reduce su incorporación a los tejidos vegetales (Marschner 2012; White y Broadley 2003).

Por otra parte, la relación N/P es significativamente menor en P5, lo que es consistente con una mayor disponibilidad relativa de P en el suelo, y un cambio en el balance estequiométrico foliar. Sin embargo, las concentraciones de N y P foliar no presentaron diferencias entre sitios, lo que refleja que estos nutrientes se mantienen relativamente estables en el tejido

foliar, a pesar de las variaciones en su disponibilidad edáfica (Sternier y Elser 2002; Aerts y Chapin 2000). Este fenómeno evidencia la existencia de mecanismos de regulación interna, como la retranslocación de nutrientes desde tejidos senescentes, almacenamiento en órganos de reserva y el control de la absorción radicular, que permiten a la especie mantener una concentración relativamente estables de N y P en las hojas, independientemente de su disponibilidad en el suelo (Aerts 1996; Killingbeck.1996; Sternier & Elser 2002).

Sin embargo no se observaron diferencias significativas en las variables estructurales (diámetro, altura, volumen y biomasa aérea) entre los sitios de estudio. Esta consistencia estructural del bosque se da a pesar de las diferencias en la disponibilidad de nutrientes del suelo. En este contexto estas variables responden a procesos de largo plazo, asociados principalmente a la edad de los individuos, la densidad del bosque y a las condiciones ambientales en general, más que particularmente a las variaciones edáficas nutricionales a micro-escala (Lusk y Smith 1998). En este sentido, los nutrientes del suelo no ejercen un efecto detectable sobre la estructura del bosque, sin embargo, a escalas espaciales mayores o bajo gradientes edáficos más amplios, su influencia podría ser más evidente.

Por otro lado, en relación con la masa por unidad de área foliar (LMA, por su sigla en inglés), tampoco presentó diferencias entre sitios, lo que evidencia que las diferencias nutricionales del suelo encontradas no estarían influenciando este rasgo foliar. Este rasgo, cuyos valores son relativamente altos en comparación con otras especies nativas del bosque templado del sur de Chile, indican en general una estrategia conservativa de uso de recursos (Piper *et al.* 2005). Esta estrategia se caracteriza por hojas densas, longevas y con una menor tasa fotosintética por unidad de área, lo que favorece una mayor eficiencia en el uso de nutrientes y mayor resistencia frente a condiciones ambientales limitantes (Wright *et al.* 2004; Read *et al.* 2006; Poorter *et al.* 2009).

En este contexto, la ausencia de relaciones significativas entre LMA y nutrientes foliares indica que, en los sitios estudiados y para alerce, este rasgo funcional no responde directamente a la disponibilidad de nutrientes del suelo en este sitio de estudio, sino que está determinado principalmente por la estrategia funcional de la especie y por factores ambientales limitantes (Wright *et al.* 2004; Poorter *et al.* 2009).

4.2 Relación entre crecimiento, nutrientes y biomasa

De acuerdo con el crecimiento radial, se observa diferencias entre sitios, siendo mayor en la P1 en comparación con P4 y P5. Esta tendencia sugiere que el crecimiento responde a variaciones en las condiciones de sitio, sin embargo, estas diferencias se deben a factores ambientales y también estructurales del bosque, como la densidad de individuos o el grado

de competencia lo que podría estar influyendo en el crecimiento (Fritts 1976; Chapin *et al.* 1987).

Así mismo, es posible que factores edáficos no estudiados, como la concentración de Al intercambiable, estén modulando estas diferencias en crecimiento. En suelos ácidos, altas concentraciones de Al^{3+} pueden limitar la absorción de cationes esenciales como Ca^{2+} y Mg^{2+} , afectando negativamente el crecimiento radial (Kinraide 1991; Kochian *et al.* 2004; Taiz *et al.* 2019). Por lo tanto, una menor disponibilidad de este elemento en P1 podría contribuir a explicar los valores de crecimiento observados en este sitio.

Desde una perspectiva dendrocronológica, los valores de crecimiento radial se encuentran dentro del rango registrado para alerce, una especie caracterizada por incrementos anuales bajos (González *et al.* 2022). No obstante, los individuos de P1 presentan valores superiores (0.5 a 1.0 mm/año), en comparación con P4 y P5 ($\approx 0.2 - 0.4$ mm/año), evidenciando condiciones más restrictivas en estos últimos sitios. Estudios han mostrado que el crecimiento del alerce varía siendo generalmente mayor en ambientes menos restrictivos, con condiciones climáticas más favorables y menor estrés ambiental (González *et al.* 2022).

En relación con los nutrientes, el Ca foliar es el único elemento que presenta una asociación positiva con el crecimiento radial, lo que alude a que este nutriente podría desempeñar un rol relevante en su funcionamiento fisiológico de la especie (McLaughlin y Wimmer 1999; Wright *et al.* 2004; Marschner 2012). El Ca participa en la estabilidad de las paredes celulares, la integridad de las membranas y el funcionamiento del cambium vascular, procesos directamente vinculados al crecimiento radial (McLaughlin y Wimmer 1999). Además el Ca^{2+} actúa como segundo mensajero en la señalización celular, mediando respuestas a estímulos ambientales e influenciando procesos como la elongación celular y la regulación estomática (Trewavas 1999; Dodd *et al.* 2010). Variaciones en la concentración citosólica de Ca^{2+} son generadas frente a señales como estrés hídrico, cambios en la disponibilidad de nutrientes o estímulos hormonales (ejemplo: ácido abscísico), lo que activa cascadas de señalización que regulan procesos como la apertura y cierre estomático, elongación celular y la actividad del cambium vascular influyendo directamente con el crecimiento radial (Trewavas 1999; Dodd *et al.* 2010; Peiter 2011).

En suelos ácidos como los del área de estudio, el Ca adquiere una relevancia adicional, ya que contribuye a mitigar los efectos de toxicidad de Al^{3+} y el exceso de protones (H^+) en la solución del suelo (McLaughlin y Wimmer 1999; Marschner 2012). No obstante, la disponibilidad de Ca para la planta no depende únicamente de su concentración total en el suelo, sino también de los procesos que ocurren en la rizósfera y de las interacciones con

otros nutrientes, además de aportes externos como la deposición atmosférica (Ichikuni 1978; Marschner 2012). En este contexto, aunque la presencia de Al^{3+} puede reducir la absorción de Ca^{2+} y Mg^{2+} mediante competencia por sitios de intercambio y transporte a nivel radicular, en este caso este efecto no limita la acumulación de Ca en alerce en el sitio de estudio (Kinraide 1991; Kochian *et al.* 2004). En contraste, las mayores concentraciones de Ca foliar se registraron en el sitio con menor disponibilidad de P (P1), donde además se observó un mayor crecimiento, lo que sugiere que la adquisición y regulación de Ca estaría controlada por mecanismos fisiológicos y ecológicos que trascienden su disponibilidad edáfica (Lambers *et al.* 2008; Marschner 2012).

Otro aspecto relevante es la relación entre los nutrientes disponibles en el suelo y los nutrientes foliares. A nivel general, se observa una correlación negativa entre la disponibilidad de N y P en el suelo y la concentración de Ca foliar, esto indica que estos nutrientes no actúan de manera independiente, sino que forman parte de interacciones edáficas que influyen en la absorción de cationes (Lambers *et al.* 2008; Marschner 2012). En este contexto, condiciones asociadas a una mayor disponibilidad de N y P en el suelo podrían estar vinculadas a procesos en la rizósfera o a la dinámica de cationes en suelos ácidos que limitan la incorporación de Ca en los tejidos, donde el bajo pH favorece la lixiviación de bases y una baja saturación de sitios de intercambio, reduciendo la disponibilidad de Ca^{2+} en la solución del suelo.

En estos ambientes, la disponibilidad de cationes como Ca^{2+} y Mg^{2+} suele ser limitada debido a la intensa lixiviación y a la baja saturación de bases característica de estos sistemas, lo que reduce su presencia en la solución del suelo (McLaughlin y Wimmer 1999; Marschner 2012). Esta limitación edáfica puede afectar el desarrollo radicular y la absorción de nutrientes, restringiendo el funcionamiento fisiológico de las plantas. En este contexto, los individuos capaces de mantener mayores concentraciones de Ca en sus tejidos podrían presentar un mejor estado fisiológico y una mayor capacidad para sostener el crecimiento, incluso bajo condiciones edáficas restrictivas (Marschner 2012).

La dinámica de absorción de Ca en los tejidos vegetales no depende exclusivamente de su disponibilidad en el suelo, sino también de los procesos biológicos y fisicoquímicos que ocurren en la rizósfera. De manera complementaria, en Martínez 2025 (tesis desarrollada en los mismos sitios de estudio), evidenció que incluso bajo condiciones de mayor disponibilidad de nutrientes como N y P, la presencia de estructuras micorrízicas podría influir en la retención y transferencia de nutrientes hacia la planta. Esto refleja que la absorción y el estado nutricional de alerce responden a una interacción compleja entre disponibilidad edáfica, la competencia intra e interespecífica y los mecanismos de

adquisición radicular mediante simbiosis micorrízicas.

Por otro lado, la disponibilidad de N y P en el suelo mostró una relación negativa con el crecimiento radial, lo que plantea que una mayor disponibilidad de estos nutrientes no se traduce necesariamente en una mayor adquisición por parte de la planta. Este patrón podría explicarse, en parte por la retención de nutrientes en estructuras fúngicas y una menor transferencia hacia la planta (Smith y Read 2008).

En los bosques templados lluviosos, los hongos micorrízicos desempeñan un rol fundamental en la absorción y almacenamiento de nutrientes, particularmente P (Smith y Read 2008; Lambers *et al.* 2008). Sin embargo, en condiciones donde la disponibilidad de nutrientes aumenta, los hongos pueden incrementar la formación de estructuras de almacenamiento como vesículas, lo que les permite retener nutrientes dentro de sus tejidos y disminuir la transferencia hacia la planta hospedera, llegando incluso a causar que las plantas micorrizadas crezcan menos que las plantas sin hongos micorrízicos (Smith y Read 2008; Hoeksema *et al.* 2010). En los mismos sitios de estudio, donde se reportó una mayor abundancia de vesículas micorrízicas en condiciones de mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo (Martínez 2025). Estas estructuras están asociadas al almacenamiento de nutrientes en los tejidos fúngicos, lo cual señala que una fracción de estos recursos podría no ser transferida de manera inmediata a la planta. En este contexto, es posible que una mayor disponibilidad edáfica de nutrientes no se traduzca necesariamente en una mayor incorporación a los tejidos vegetales, lo que podría contribuir a explicar los bajos valores de crecimiento observado en estos sitios.

Por otro lado, la ausencia de relaciones significativas entre N y P del suelo con otros nutrientes foliares (N, P, K, N/P, Na y Mg), refleja la existencia de un desacople entre la disponibilidad edáfica y la incorporación de estos nutrientes en los tejidos vegetales. Este desacople es común en ecosistemas forestales, donde la disponibilidad química del suelo no necesariamente refleja la disponibilidad fisiológica para las raíces, debido a procesos de adsorción, inmovilización y limitaciones en la absorción y transporte interno de nutrientes, así como a procesos propios de la rizósfera (Lambers *et al.* 2008; Marshner 2012).

En especies longevas y de crecimiento lento como el alerce, este patrón puede explicarse además por una fuerte regulación interna de nutrientes, donde las plantas mantienen concentraciones relativamente estable en sus tejidos a través de mecanismos de reutilización, almacenamiento, y control de absorción (Reich *et al.* 1997b; Wright *et al.* 2004). Esto podría explicar que la química foliar refleja más bien una estrategia conservativa que mitiga las variaciones del ambiente, en vez de responder directamente a cambios en la disponibilidad edáfica (Reich *et al.* 1997b; Wright *et al.* 2004; Niinemets 2001).

Además, es posible que exista una co - limitación o interacción entre nutrientes en el suelo, donde el aumento de N y P no genera un incremento proporcional en la absorción de otros elementos, sino que puede alterar el equilibrio iónico y la dinámica de absorción radicular (Lambers *et al.* 2008; Marschner 2012). En este sentido el hecho de que N y P del suelo no se asocien con la mayoría de los nutrientes foliares refuerza la idea de que el crecimiento y la nutrición del alerce están controlados por factores más complejos que la disponibilidad individual de nutrientes, incluyendo interacciones entre elementos y la propia estrategia de uso de recursos (Sterner y Elser 2002; Chapin 1980).

En relación con la biomasa, la ausencia de asociaciones significativas con los nutrientes permite inferir que, en especies longevas y de crecimiento lento como el alerce, la acumulación de biomasa puede estar determinada por procesos de largo plazo y no necesariamente por la disponibilidad inmediata de nutrientes (Chapin *et al.* 2011; Reich *et al.* 1997b). En bosques templados lluviosos, la biomasa suele reflejar procesos de largo plazo, como la estructura del bosque, edad de los individuos, condiciones ambientales y la disponibilidad de nutrientes en el suelo, esta última también determinada por procesos edáficos de lenta dinámica (Lambers *et al.* 2008; Chapin *et al.* 2011).

5. CONCLUSIÓN

En conjunto, los análisis permiten concluir que la relación entre la química foliar, el LMA y el crecimiento de alerce son dinámicas, y dependen de las condiciones del suelo, así como de la interacción entre la disponibilidad de nutrientes, competencia iónica y asociaciones simbióticas. Esto sugiere que, frente a cambios en la fertilidad del suelo, ya sea por procesos naturales o antrópicos, también podrían modificarse las asociaciones entre rasgos funcionales y crecimiento. Se recomienda que en investigaciones futuras se profundicen en el papel del Al y de las micorrizas en la dinámica de los nutrientes, así como también su impacto sobre el funcionamiento de especies conservadoras en el uso de recursos. Asimismo, sería importante incorporar comparaciones con otras especies del bosque templado del sur de Chile, para comprender mejor las respuestas funcionales en gradientes de fertilidad y acidez del suelo.

6. REFERENCIAS

- Aerts R y F Chapin. 2000. The mineral Nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.
- Aerts R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84(4): 597-608
- Alberdi M, C Donoso, C Cavieres, A Gutierrez. 2002. Ecophysiology of ancient trees: Foliar characteristics of long-lived conifers in south America. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 79-92.
- Alberdi M, C Donoso, M Reyes – Diaz. 2007. Ecophysiology of the long – lived conifer *Fitzroya cupressoides* (Cupressaceae) in Chile: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 249- 264.
- Alberdi M, C Donoso, L Cavieres y A Gutierrez. 2009. Ecophysiology of ancient trees: A review on *Fitzroya cupressoides* (alerce). *Revista Chilena de Historia Natural* 82(3): 395-412.
- Anderegg L, L Berner, G Badgley, M Sethi, B Law, J HilleRisLambers. 2018. Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecology letters* 21(5): 734-744.
- Armesto J, C Villagrán y M Arroyo. 1996. Ecología de los bosques nativos de Chile. Editorial universal
- Armesto J, R Rozzi, C Smith – Ramirez, M Arroyo. 2010. Conservation targets in South American temperate forest. *Science* 288(5470): 1441-1444.
- Asner G, A Townsend, B Braswell. 2000. "Satellite observation of El Niño effects on Amazon forest phenology and productivity," *Geophysical Research Letters* 27(7): 981–984.
- Bloom A, F Chapin, H Mooney. 1985. Resource limitation in plants an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16(1): 363-392.

- Bolan N, R White y M Hedley. 1990. A review of the use of phosphate rocks as fertilizers. *Fertilizer Research* 26: 1-24.
- Borie F y R Rubio. 2003a. Iron, aluminium, and phosphorus interactions in volcanic soils and Andisols. *Advances in Geology* 36: 451-462.
- Borie F y R Rubio. 2003b. Suelos volcánicos del sur de Chile: características, propiedades y su relación con la fertilidad. *Revista Chilena de Ciencias Agronómicas* 14(2): 137-151.
- Borrero C y C Oyarzún. 2008. Composición y fertilidad de suelos bajo bosques templados del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 145-156.
- Cakmak I. 2005. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 168(4): 521-530.
- CIPER Chile. 2023. *La amenaza en marcha contra los últimos bosques milenarios de la Cordillera de la Costa*. Centro de Investigación e Información Periodística. Consultado 10 may. 2025. Disponible en <https://www.ciperchile.cl/2023/01/20/la-amenaza-en-marcha-contra-los-ultimos-bosques-milenarios-de-la-cordillera-de-la-costa/>
- Chapin F. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 233-260
- Chapin FS, A Bloom, C Field, R Waring. 1987. Plant responses to multiple Environmental factors. *BioScience* 37(1): 49 – 57
- Chapin F, P Matson y P Vitousek. 2011. Principles of terrestrial ecosystem ecology. *Springer*
- Craine J, A Elmore, M Aida, M Bustamante, T Dawson, E Hobbie, A Kahmen, M Mack, K McLauchlan, A Michelsen, G Nardoto, L Pardo, J Peñuelas, P Reich, E Schuur, W Stock, P Templer, R Virginia, J Welker, I Wright. 2009. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. *New Phytologist* 183(4): 980-992.
- CONAF (Corporación Nacional Forestal, CL). 2014. Plan de Manejo Parque Nacional Alerce Costero. Corporación Nacional Forestal , Ministerio de Agricultura
- Cortés M. 1990. Caracterización del medio físico y suelos de la Cordillera Pelada. Universidad Austral de Chile
- Dahlgren R, J Boettinger, G Huntington, R Amundson. 1997a. Soil development along an elevational transect in the western Sierra Nevada, California. *Geoderma* 78(3-4): 207-236.

- Dahlgren R, M Saigusa y F Ugolini. 1997b. The nature, properties and management of volcanic soils. *Advance in Agronomy* 58: 113 – 182.
- Díaz S, J Kattge, J Cornelissen, I Wright, S Lavorel, S Dray, B Reu, M Kleyer, C Wirth, I Colin Prentice, E Garnier, G Bönisch, M Westoby, H Poorter, P Reich, A Moles, J Dickie, A Gillison, A Zanne, L Gorné. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529(7585): 167-171.
- Ding D, M Arif, M Liu, J Li, X Hu, Q Geng, F Yin, C Li. 2022. Plant-soil interactions and C:N:P stoichiometric homeostasis of plant organs in riparian plantation. *Frontiers in Plants Science* 13: 979023.
- Dodd A N, J Kudla, D Sanders. 2010. The language of calcium signaling. *Annual review of plant Biology* 61:593–620.
- Donoso C. 1981. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. *Documento de trabajo No. 38*. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- Donoso. 1983. Estructura, variación y dinámica de bosques templados de Chile y su relación con estrategias sucesionales. Tesis Doctoral, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- Donoso C, R Grez, V Sandoval. 1990. Caracterización del tipo forestal alerce. *Bosque* 11(1): 21-34
- Donoso C, R Grez, L Otero, P Donoso. 1991. Ecología, estructura y regeneración de los bosques nativos de Chile. En C Donoso (Ed.) *Bosques templados de Chile y Argentina: ecología, silvicultura y conservación*. 217 – 250.
- Donoso C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina: Variación, estructura y dinámica. *Editorial universitaria*, Editorial Universitaria, Santiago. 484pp.
- Donoso C y A Lara. 1999. Silvicultura de los Bosques Nativos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Donoso C y A Lara. 2005. El alerce: Distribución, ecología y manejo de una especie forestal de alto valor ecológico y comercial. *Bosque* 26(1): 29-38.
- Donoso C, A Gutiérrez y J Aravena. 2006a. Estructura y dinámica de bosques templados del sur de Chile. En C. Donoso (Ed). *Ecología Forestal* 407 – 431.
- Donoso C, P Donoso, L Utría. 2006b. Ecología del bosque nativo de Chile. *Santiago: Ediciones Universitarias de Valparaíso*. 369 pp .

- Donoso C, M González, A Lara. 2016. *Conservación y manejo del alerce (Fitzroya cupressoides) en Chile*. En: Lara, A. & Donoso, C. (eds.), *Conservación y Manejo de la Biodiversidad en Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp. 95-119.
- Elser J, D Dobberfuhl, N Mackay, J Schampel. 1996. Organism size, life history, and N:P stoichiometry. *BioScience* 46(9): 674-784.
- Elser J, E Bracken, E Cleland, D Gruner, W Harpole, H Hillebrand, J Ngai, E Seabloom, J Shurin, J Smith. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10(12): 1135-1142.
- Ennos R. 2001. The effect of crown architecture on the hydraulic safety of conifers. *Tree physiology* 21(9): 631-638.
- Epstein E y A Bloom. 2005. *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives* (2da ed.).
- Fajardo A y A Siefert. 2016. Temperate rain forest species partition fine-scale gradients in light availability based on their leaf mass per area (LMA). *Annals of Botany* 118(7): 1307-1315.
- Fortunel C, E Garnier, R Joffre, E Kazakou, H Quested, K Grigulis, S Lavorel, P Ansquer, H Castro, P Cruz, J Doležal, O Eriksson, H Freitas, C Golodets, C Jouany, J Kigel, M Kleyer, V Lehsten, J Lepš, M Zarovali. 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* 90(3): 598-611.
- Fraver S, M González, F Silla, A Lara, M Gardner. 1999. Composition and structure of remnant *Fitzroya cupressoides* forests of Chile's Central Depression. *Journal of the Torrey Botanical Society* 126: 49-57.
- Freschet G, J Cornelissen, R Van Logtestijn, R Aerts. 2010. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98(2): 362-373
- Fritts H. 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press.
- Fuenzalida H. 1971. Clima. *Geografía Económica de Chile*.
- Garrido M, F Pugnaire, F Valladares. 2010. Nutrient limitation and leaf nutrient resorption in Mediterranean plants of different Functional types. *Plant Ecology* 207(2): 233-244.
- Garrido M, S Varela, F Pugnaire. 2020. Soil nutrient limitations constrain plant Functional traits in Mediterranean ecosystems. *Plant and Soil* 450: 405-417.
- Godoy R y C Marín. 2019. Mycorrhizal Studies in Temperate Rainforests of Southern Chile. M. Pagano & M. Lugo (Eds.), *Mycorrhizal Fungi in South America* (pp. 315-341).

- González M y A Lara. 2009. Growth and physiological responses of *Fitzroya cupressoides* to different light and water availability conditions. *Trees* 23(2): 357-366.
- González M, T Veblen, A Lara. 2013. The UICN Red List assessment of *Fitzroya cupressoides* (Molina) I.M. Johnst. (Cupressaceae): Conservation status and future outlook. *Journal of Threatened Taxa* 5(2): 4850-4856.
- González de Andrés E, M Suárez, Querejeta, J Camarero. 2021. Chronically Low Nutrient Concentrations in Tree Rings Are Linked to Greater Tree Vulnerability to Drought in *Nothofagus dombeyi*. *Forests* 12(9): 1180.
- González M, A Lara, R Urrutia-Jalabert, A Bustos-Salazar, C Ruiz-Gómez, JC Aravena. 2022. Carbon stocks across different environments, disturbance regimes, and stand age in *Fitzroya cupressoides* forest, the longest-lived species of the southern hemisphere. *Frontiers in Forest and Global Change* 5: 960429.
- Güsewell S. 2004. N : P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist* 164(2): 243-266.
- Hacke U y J Sperry. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 42, 97-115.
- Hechenleitner P, M Gardner, P Thomas, C Echeverría, B Escobar, B Brownles S, C Martínez. 2005. Plantas amenazadas del Centro-Sur de Chile. Universidad Austral de Chile. Real Jardín Botánico de Edimburgo. 187 pp
- Hermans C, M Vuylsteke, F Coppens, A Craciun, D Inzé, N Verbruggen. 2010. Cambios transcriptómicos tempranos inducidos por deficiencia de magnesio en *Arabidopsis thaliana* revelan la alteración de la expresión de genes del reloj circadiano en raíces y la activación de genes sensibles al ácido abscísico. *New Phytologist* 187(1):119-131
- Hermans C, S Conn, J Chen, Q Xiao, N Verbruggen. 2013. An update on magnesium homeostasis mechanisms in plants. *Metallomics* 5(9): 1170 – 1183
- Hoeksema J, V Chaudhary, C Gehring, N Johnson, J Karst, R Koide, J Umbanhowar. 2010. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology letters* 13(3): 394-407.
- Hörtensteiner S. 2009. Stay -green regula la degradación de la clorofila y de la proteína fijadora de clorofila durante la senescencia. *Tendencias en la ciencia de las plantas* 14: 155 – 162.

- Holmes R. 1983. Computer-assisted quality in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43: 69- 78.
- Ichikuni M. 1978. Calcite as a source of excess calcium in rainwater. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 83(12): 6249-6252.
- Jackson R y M Caldwell. 1993. Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology* 81(4): 683-692
- Kinraide T. 1991. Identity of the rhizotoxic aluminum species. *Plant and Soil* 134(2): 167-178
- Killingbeck K. 1996. Nutrients in senesced leaves: key to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77(6): 1716-1727
- Kochian L, O Hoekenga y M Pineros. 2004. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminium tolerance and phosphorous efficiency. *Annual Review of Plant Biology* 55: 459-493
- Lambers H, F Chapin y T Pons. 2008. Plant physiological ecology (2nd ed.). *Springer Science y business media*
- Lara A y S Varela. 1993. Estructura y dinámica de los bosques templados de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 66(1): 45-63.
- Lara A y T Veblen. 1993. Forest plantations in Chile: A successful model?. *The Ecology and Silviculture of Mixed – Species Forests* pp. 24-34.
- Lara A, C Donoso, J Armesto. 1995. La conservación de los bosques templados en Chile y Argentina. *Interciencia* 20(4): 259 – 265.
- Lara A, C Donoso, J Aravena. 1996. La conservación del alerce (*Fitzroya cupressoides* (Molina) Johnston) en Chile. *Bosque Nativo* 19: 103-110.
- Luebert F y P Pliscoff. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile.
- Lusk CH y B Smith. 1998. Leaf area index and net primary production in a temperate rainforest in southern Chile. *Journal of vegetation Science* 9(6): 731 – 740.
- Lusk CH. 1999. Long-lived conifers and nutrient economy in temperate Rainforests. *Ecological monographs* 69(4): 479-504
- Lusk CH. 2002. Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest. *Oecologia*. 132(2):188-196.
- McLaughlin S y R Wimmer. 1999. Calcium physiology and terrestrial ecosystem processes. *New Phytologist* 142(3): 373-417

- Marschner P. 2012. Marschner's Mineral Nutrition of higher Plants. 3rd ed. Academic Press, pp. 178 – 185.
- Martínez C. 2025. Relaciones entre el crecimiento de *Fitzroya cupressoides* y sus rasgos subterráneos en distintas condiciones de nutrientes en el suelo en el Parque Nacional Alerce Costero (Tesis de pregrado) Ingeniería en Conservación en Recursos Naturales. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile.
- Mora M, M López – Aizpún, F Borie. 2017. Nutrient availability in volcanic soils. *The soils of Chile*. Springer Cham.
- Niinemets Ü. 2001. Global scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82(2): 453-469.
- Ordoñez J, P van Bodegom, J Witte, R Bartholomeus, H van Dobben, R Aerts. 2009. Leaf habit and woodiness regulate different leaf economy traits at a given nutrient supply. *Ecology* 91(11): 3218-28.
- Osnas D, J Lichstein, P Reich, S Pacala. 2013. Global Leaf Trait Relationships: Mass, Area, and the Leaf Economics Spectrum. *Science*.
- Parfitt R. 1989. Phosphate reactions with natural allophane, ferrihydrite and goethite. *Journal of Soil Science* 40(2): 359-369.
- Peiter E. 2011. The plant vacuole: emitter and receiver of calcium signals. *Cell calcium*, 50(2): 120–128
- Peñuelas J, M Sardans, A Rivas – Ubach, I Janssens. 2012. The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life System. *Global Change Biology* 18(1): 3-6
- Pérez C, M Carmona, R Aravena, J Fariña, J Armesto. 2009. Environmental controls and patterns of cumulative radial increment of evergreen tree species in montane, temperate rainforests of Chiloé island, southern Chile. *Austral Ecology* 34(3): 259- 271.
- Pérez C, M Carmona, J Armesto. 2019. Nutrient limitations and plant-soil feedbacks in southern temperate Rainforests. *Journal of Ecology* 107(3): 1463-1475.
- Perez-Quezada J, J Barichivich, R Urrutia-Jalabert, E Carrasco, D Aguilera, C Bacour, A Lara. 2023. Warming and Drought Weaken the Carbon Sink Capacity of an Endangered Paleoendemic Temperate Rainforest in South America. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 128(4): e2022JG007258.

- Peraski S y L Hedin. 2001. Fluxes and fates of nitrogen in soil of an unpolluted old- growth temperate forest, southern Chile. *Ecology* 82(8): 2245-2260.
- Peraski S, J Compton, L Hedin. 2005. Nitrogen retention across a gradient of ^{15}N additions to an unpolluted temperate forest soil in Chile. *Ecology* 86(1): 96-105.
- Peralta M, M Ibarra, E Oyanedel. 1982. Suelos del tipo forestal Alerce. *Ciencias Forestales*, 2: 39-60.
- Piper F, V Burgos y H Valle. 2005. Ecofisiología de plantas leñosas del bosque templado de Chile: avances y perspectivas. *Revista Chilena de Historia Natural* 78(2): 237-252.
- Piper F y A Fajardo. 2010. Foliar habit, tolerance to defoliation and their effects on juvenile growth and aboveground biomass allocation in two evergreen *Nothofagus* species. *Annals of Forest Science* 67: 806.
- Piper F y G Hoch. 2012. Linking foliar phenolics to resistance to herbivory and growth of three broad leaved *Nothofagus* species. *Oecologia* 168: 677-690.
- Piper F. 2015. Leaf Functional traits in relation to environment and growth rates in temperate rainforest conifers. *Functional Ecology* 29(3): 341 – 350.
- Poorter H, Ü Niinemets, L Poorter, IJ Wright, R Villar. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass por área (LMA); a meta- analysis. *New Phytologist* 182(3): 565 – 588.
- Read J, G Sanson, M de Garine-Wichatitsky, T Jaffré. 2006. Sclerophylly in two contrasting tropical environments: low nutrients vs. low rainfall. *American Journal of Botany* 93(11): 1601-1614
- Read J, G Sanson y N Enright. 2008. Leaf life spans of some conifers of the temperate forests of South America. *Australian Journal of Botany* 56(2): 111-118.
- RStudio Team. 2023. RStudio: Integrated Development Environmental for R (Versión 2024.09.0+375). Posit Software, PBC. <https://posit.co/>
- R Core Team. 2024. R: A language and Environmental for statistical computing (Versión 4.3.2). R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Reich P, D Ellsworth, M Walters. 1997a. Leaf structure and chemistry are closely related to leaf mass per area and photosynthetic capacity in 20 species of broad-leaved trees. *Functional Ecology* 11(6): 811–818.

- Reich P, M Walters, D Ellsworth. 1997b. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Science* 94(25): 13730 – 13734.
- Reich P, M Walters, D Ellsworth. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis– nitrogen relations: Evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 12(6): 948-958.
- Reich P, I Wright, J Craine, J Oleksyn, M Westoby, M Walters. 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences*.
- Reich P y J Oleksyn. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101(30): 11001-11006
- Reich P , J Oleksyn, I Wright. 2009. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia* 160(2): 207-212
- Reich P. 2014. The World wide fast-slow plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of ecology* 102(2) 275 – 301.
- Sardans J, A Rivas – Ubach, J Peñuelas. 2012. The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: A review and perspectives. *Biogeochemistry* 111, 1-39
- SimBIO – Ministerio del Medio Ambiente. 2023. *Fitzroya cupressoides* Molina I.M Johnston. Disponible en la base de datos de especies: estimación de cobertura remanente.
- Smith – Ramírez C. 2004. The Chilean Coastal Range: a vanishing center of biodiversity and endemism in South American temperate Rainforests. *Biodiversity & Conservation* 13(2): 373-393
- Smith – Ramírez C, J Armesto, C Valdovinos. 2005. Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile.
- Smith S y D Read. 2008. Mycorrhizal symbiosis (3rd ed.). Academic Press
- Sterner R y J Elser. 2002. Ecological stoichiometry: The Biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press
- Taiz L y E Zeiger. 2002. *Plant physiology*. Sinauer associates.
- Taiz L, E Zieger, IM Moller, A Murphy. 2015. Plant physiology and Development. *Sinauer Associates*.
- Taiz L, E Zieger, IM Moller, A Murphy. 2019. Plant physiology and Development (7th ed.) *Sinauer Associates*
- Turner B y S Wright. 2014. The response of microbial biomass and hydrolytic enzyme activities to phosphorus limitation in tropical rain forests. *Biogeochemistry* 117: 253-266.

- Turner BL, T Brenes-Arguedas y R Condit. 2018. P availability effects the functional traits and distribution of tropical trees. *Ecology* 99(6): 1330-1340.
- Townsend A, C Cleveland, G Asner, M Bustamante. 2007. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology*,
- Trewavas A. 1999. Le calcium, C'est la vie: calcium makes waves. *Plant physiology*, 120(1), 1–6.
- UICN. 2024. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-2. Consultado 12 dic. 2024. Disponible en <https://www.iucnredlist.org>.
- Urrutia-Jalabert R, S Rossi, A Deslauriers, Y Malh, A Lara. 2015a. Environmental correlates of stem radius change in the endangered *Fitzroya cupressoides* forests of southern Chile. *Agricultural and Forest Meteorology* 200: 209-221.
- Urrutia-Jalabert R, Malhi Y, Lara A. 2015b. The Oldest, Slowest Rainforests in the World?. Massive Biomass and Slow Carbon Dynamics of *Fitzroya cupressoides* Temperate Forests in Southern Chile. *PLoS ONE* ,10(9).
- Urrutia-Jalabert, R, M González, Á González-Reyes, A Lara, R Garreaud. 2018. Climate variability and forest fires in central and south-central Chile. *Ecosphere* 9(4): e02171.
- Urrutia-Jalabert R, J Barichivich, Á Gutierrez, A Miranda. 2023. Chile's road plans threaten ancient forests. *Science* 380(6648): 903-903.
- Veblen y Ashton. 1982. The regeneration of *Fitzroya cupressoides* and the history of human disturbance in the southern Chilean Andes. *Journal of Biogeography* 9(1): 11- 28.
- Veblen T, C Donoso, T Kitzberger, A Rebertus. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. En: T Veblen, R Hill, J Read. (Eds.), *The ecology and biogeography of Nothofagus forests* (pp. 293-353). Yale University Press.
- Violle C, P Reich, S Pacala, B Enquist, J Kattge. 2014. The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Science*. 111(38): 133690 – 13696.
- Vitousek P y R Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 137-167
- Vitra. 2020. La gran importancia del nitrógeno en las plantas. Al servicio de la agricultura. Consultado 15 abr. 2025. Disponible en: <https://www.agrovitra.com/media/2022/12/Importancia-del-Nitrogeno-en-las-plantas-Fernanda-Habit.pdf>
- Wang M, Q Zheng, Q Shen, S Guo. 2013. The critical rol of potassium in plant stress response. *International Journal of Molecular Sciences* 14(4): 7370-7390

- White P y M Broadley. 2003. Calcium in plants. *Annals of Botany* 92(4): 487 – 511.
- Wilkinson S, R Welch, H Mayland, D Grunes. 1990. Magnesio en plantas: absorción, distribución, función y utilización por el hombre y los animales. *Metal Ions Biological Systems* 26: 33 – 56.
- Wright I, P Reich, M Westoby. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low- rainfall and high and low nutrient habitats. *Functional Ecology* 15(4): 423 – 434.
- Wright I, P Reich, M Westoby, D Ackerly, Z Baruch, F Bongers, R Villar. 2004. The worldwide leaf economic spectrum. *Nature* 428(6985):821 – 827.

ANEXOS

Cuadro A1. Cuadro con valores generales de las variables medidas

PLOT	ID	DAP (cm)	Altura (m)	Volumen (m ³)	Biomasa (ton)
P1	P1.T2	28.6	12	0.3325	0.1453
	P1.T7	38.65	12.1	0.6416	0.2804
	P1.T8	36.9	13.3	0.5799	0.2535
	P1.T9	34.9	8.8	0.5135	0.2244
	P1.T10	37.3	13.8	0.5937	0.2595
	P1.T12	42.9	14.7	0.8058	0.3522
	P1.T13	19.3	14.5	0.1409	0.0616
	P1.T14	43.9	16.1	0.8473	0.3703
	P1.T15	29.5	14.2	0.3558	0.1555
	P1.T16	47.5	14.2	1.0064	0.4399
	P1.T17	33.9	16.4	0.4819	0.2106
	P1.T18	35.8	15.6	0.5428	0.2373
P4	P4.T2	32.5	13.8	0.4395	0.1921
	P4.T3	26.6	12	0.2838	0.1240
	P4.T4	28.2	12.5	0.3224	0.1409
	P4.T5	26.2	13.2	0.2746	0.1200
	P4.T6	41.7	14.5	0.7574	0.3310
	P4.T7	46.5	15	0.9607	0.4199
	P4.T11	28.2	11.7	0.3224	0.1409
	P4.T14	31.2	13.7	0.4021	0.1757
	P4.T16	40.5	14.3	0.7106	0.3106
	P4.T17	19.8	13.8	0.1490	0.0651
	P4.T18	42.6	13.6	0.7935	0.3468
P5	P5.T1	33.3	13.5	0.4635	0.2026
	P5.T3	27.4	13.6	0.3028	0.1323
	P5.T5	31.5	13.6	0.4105	0.1794
	P5.T6	40.4	13.5	0.7068	0.3089
	P5.T8	31.1	13.9	0.3992	0.1745
	P5.T10	42	12.5	0.7693	0.3362
	P5.T11	43.3	12.4	0.8223	0.3594
	P5.T12	48.8	12.8	1.0675	0.4666
	P5.T13	44.5	13.1	0.8728	0.3815
	P5.T16	29.7	11.9	0.3611	0.1578
	P5.T17	38	12.6	0.6183	0.2702
	P5.T19	16.8	12.6	0.1041	0.0455

Cuadro A2. Comparación múltiple entre sitios para DAP (ANOVA - Tuckey HSD)

Comparación	Diferencia	Límite Inferior	Límite Superior	p ajustado
P4 -P1	-2.4133	-10.6649	5.8383	0.755
P5 -P1	-0.1958	-8.4475	8.0558	0.998
P5 -P4	2.2175	-6.0341	10.4691	0.788

Cuadro A3. Comparación múltiple entre sitios para Altura (Kruskal - Wallis - Wilcoxon con Bonferroni)

Comparación	p ajustado
P1 vs P4	0.2995
P1 vs P5	0.0703
P4 vs P5	0.171

Cuadro A4. Comparación múltiple entre sitios para Volumen (ANOVA - Tuckey HSD)

Comparación	Diferencia	Límite Inferior	Límite Superior	p ajustado
P4 -P1	-0.0725	-0.331	0.186	0.772
P5 -P1	0.0047	-0.2538	0.2632	0.999
P5 -P4	0.0772	-0.1813	0.3357	0.746

Cuadro A5. Comparación múltiple entre sitios para la Biomasa (ANOVA - Tuckey HSD)

Comparación	Diferencia	Límite Inferior	Límite Superior	p ajustado
P4 -P1	-0.0317	-0.1447	0.0813	0.772
P5 -P1	0.002	-0.1109	0.115	0.999
P5 -P4	0.0337	-0.0792	0.1467	0.746

Cuadro A6. Comparación múltiple entre sitios para Masa por unidad de área foliar (ANOVA - Tuckey HSD)

Comparación	Diferencia	Límite Inferior	Límite Superior	p ajustado
P4 -P1	-13.07	-53.43	27.29	0.709
P5 -P1	-11.48	-51.84	28.88	0.766
P5 -P4	1.59	-38.77	41.95	0.995

Cuadro A7. Comparación múltiple entre sitios para Crecimiento radial últimos 10 años (ANOVA - Tuckey HSD) (ANOVA - Tuckey HSD)

Comparación	Diferencia	Límite Inferior	Límite Superior	p ajustado
P4 -P1	-0.3092	-0.4914	-0.127	0.0006
P5 -P1	-0.3065	-0.4887	-0.1242	0.0007
P5 -P4	0.0027	-0.1795	0.185	0.9992

Cuadro A8. Comparación múltiple entre sitios para potasio foliar (K; ANOVA - Tuckey HSD)

Comparación	Diferencia	Límite Inferior	Límite Superior	p ajustado
P4 -P1	-0.041	-0.202	0.12	0.8096
P5 -P1	0.19	0.029	0.351	0.0181
P5 -P4	0.231	0.07	0.392	0.0037

Cuadro A9. Comparación múltiple entre sitios para calcio foliar (Ca; ANOVA - Tuckey HSD)

Comparación	Diferencia	Límite Inferior	Límite Superior	p ajustado
P4 -P1	-338	-0.512	-0.163	0.00011
P5 -P1	-0.191	-0.365	-0.017	0.0291
P5 -P4	0.147	-0.027	0.321	0.1121

Cuadro A10. Comparación múltiple entre sitios para magnesio foliar (Mg; ANOVA - Tuckey HSD)

Comparación	Diferencia	Límite Inferior	Límite Superior	p ajustado
P4 -P1	0.031	0.003	0.059	0.0284
P5 -P1	0.022	-0.006	0.05	0.155
P5 -P4	-0.009	-0.037	0.019	0.7036

Cuadro A11. Comparación múltiple entre sitios para la relación N/P (Kruskal - Wallis – Dunn – Holm)

Comparación	p ajustado
P1 vs P4	0.1185
P1 vs P5	0.0399
P4 vs P5	0.0018

Cuadro A12. Comparación múltiple entre sitios para fósforo foliar (P; (Kruskal - Wallis – Dunn – Holm)

Comparación	p ajustado
P1 vs P4	0.4621
P1 vs P5	0.2041
P4 vs P5	0.2583

Cuadro A13. Comparación múltiple entre sitios para nitrógeno foliar (N; Kruskal - Wallis – Dunn – Holm)

Comparación	p ajustado
P1 vs P4	0.3041
P1 vs P5	0.3922
P4 vs P5	0.3379