

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE PREGRADO**

**MEMORIA DE TÍTULO**

**EVALUACIÓN DE UN MODELO DE DINÁMICA VEGETACIONAL PARA LOS  
BOSQUES TEMPLADOS LLUVIOSOS DE LA ECORREGIÓN VALDIVIANA**

**JAVIER IGNACIO ORTEGA REYES**

**Santiago, Chile**

**2021**

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE PREGRADO**

**MEMORIA DE TÍTULO**

**EVALUACIÓN DE UN MODELO DE DINÁMICA VEGETACIONAL PARA LOS  
BOSQUES TEMPLADOS LLUVIOSOS DE LA ECORREGIÓN VALDIVIANA**

**ASSESSMENT OF A DYNAMIC VEGETATION MODEL FOR TEMPERATE  
RAINFORESTS OF VALDIVIAN ECORREGION**

**JAVIER IGNACIO ORTEGA REYES**

**Santiago, Chile**




**2021**

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE PREGRADO**

**EVALUACIÓN DE UN MODELO DE DINÁMICA VEGETACIONAL PARA LOS  
BOSQUES TEMPLADOS LLUVIOSOS DE LA ECORREGIÓN VALDIVIANA**

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

**JAVIER IGNACIO ORTEGA REYES**

<b>Profesor Guía</b>		<b>Calificaciones</b>
Sr. Álvaro Gutiérrez I. Ingeniero Forestal, Dr. rer. nat.		7,0
<b>Profesores Evaluadores</b>		
Sr. Mauricio Galleguillos T. Ingeniero Agrónomo, M.S., Ph. D.		6,9
Sr. Osvaldo Salazar G. Ingeniero Agrónomo, M.S., Ph. D.		6,8
<b>Profesor Colaborador</b>		
Jonathan Barichivich Ingeniero Forestal, M.S., Ph.D.		

**Santiago, Chile**

**2021**

## AGRADECIMIENTOS

Primero que todo quisiera agradecer humildemente a los proyectos REDI170321 “Desarrollo de modelos de predicción dinámica de los rangos de distribución de especies arbóreas del sur de Sudamérica” y Fondecyt Regular 2020 N° 1200468 “Tree species capacity to recruit in future suitable environments: the relevance of the regeneration niche” por facilitar la realización de esta investigación.

En la culminación de mi carrera profesional, quisiera agradecer a todas las personas que conocí y con quiénes compartí muchos momentos durante mis años en Antumapu: amigos y amigas, compañeros de clases, de carrera y de ayudantías, profesores, al equipo del Laboratorio y del grupo de Modeladores, la selección de fútbol y personas de otras carreras. En especial, quiero hacer una mención especial a mis amigos, gente de la que indudablemente aprendí mucho, siempre les agradeceré por su paciencia en estos años y por enseñarme muchas cosas a partir de nuestras realidades siempre tan desiguales.

A mis profesores de carrera, algunos de ellos y ellas grandísimos profesionales, con profunda vocación y ganas de cambiar las cosas. En particular, quisiera agradecer a mi profesor guía Álvaro por depositar su confianza en mí para iniciar el proceso de redactar esta Memoria, por su exigencia, por su retroalimentación constante en el equipo de Modeladores del Laboratorio de Dinámica de la Vegetación, y en especial por darme la oportunidad de recorrer una enorme cantidad de bosques en distintas partes de Chile. Todas las instancias formales e informales que compartimos sirvieron para sembrar en mí un gran interés por la ciencia, la ecología y los bosques nativos. Y también dar las gracias a mi profesor colaborador Jonathan, quién a pesar de la distancia supo siempre aportar con su gran criterio, conocimiento y profesionalismo. Ambos son unos secos.

También quisiera agradecer a todos mis queridos amigos y amigas del barrio, del colegio y de San Bernardo. A mis amigos que ya no están. Poder compartir con ustedes siempre sirvió para aguantar la agitada etapa universitaria. Los años han servido para forjar una amistad cada vez más madura, responsable y apañadora. Por eso, gracias por cada junta, cada conversación, las risas, las pichangas y el apañe infinito durante estos años de estudios.

Por último, quiero agradecer a mi familia por su apoyo, por su paciencia y por estar siempre presentes en esta etapa. A mis padres, Julia y Guillermo, por acompañarme de diversas formas tanto en lo material como en lo emocional, por apoyarme en cada paso que doy y por su amor incondicional. A mis hermanos, Caren, Eduardo y mis sobrinos, por las grandes enseñanzas, por ayudarme a tener la madurez necesaria para enfrentar la vida, y por ayudarme a superarme y a ser mejor persona siempre.

A cada uno, gracias por estar y vamos por más.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>2</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>3</b>
Objetivos .....	5
Objetivo General .....	5
Objetivos específicos .....	5
<b>MATERIALES</b> .....	<b>6</b>
Área de estudio .....	6
Caracterización de la vegetación.....	7
Descripción del modelo .....	8
<b>MÉTODOS</b> .....	<b>9</b>
Estimación de parámetros de las especies arbóreas .....	9
Parametrización de parámetros especie-específicos .....	9
Parametrización bioclimática de especies.....	11
Estimación de la tasa de crecimiento .....	13
Parametrización de la información de sitio.....	14
Selección de los sitios de simulación definitivos.....	14
Obtención de la información sitio-específica.....	15
Evaluación del modelo.....	16
Elaboración del set de validación y de predicciones.....	16
Evaluación de las predicciones de distribución de las especies a lo largo del transecto .....	17
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>18</b>
Parametrización de especies.....	18
Parametrización de la tasa de crecimiento especie-específica .....	18
Parametrización bioclimática especie-específica.....	20
Parametrización climática de sitios.....	21
Experimentos de simulación .....	24
Set de validación de composición de especies.....	24

Simulaciones sin competencia interespecífica .....	26
Simulaciones con competencia interespecífica.....	28
Análisis de la composición florística de los bosques simulados.....	29
Análisis de la estructura de los bosques simulados .....	33
<b>DISCUSIÓN .....</b>	<b>36</b>
Patrones estructurales de bosques en estado de sucesión tardía .....	36
Relevancia de la parametrización de las especies en el desempeño del modelo .....	38
Potenciales aplicaciones del modelo.....	41
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>42</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>44</b>
<b>APÉNDICES .....</b>	<b>49</b>
Apéndice 1. Especies incluidas en los experimentos de simulaciones. ....	49
Apéndice 2. Evaluación para la predicción de composición simulada mediante ForClim v4.0.1 en el experimento de mejor desempeño de las simulaciones con competencia interespecífica, a través del índice Kappa por especie.....	50
Apéndice 3. Información de los sitios de simulación. . ....	51

## Índice de Cuadros

Cuadro 1. Abreviaturas y nombres de parámetros especie-específicos .....	<b>10</b>
Cuadro 2. Set de validación de composición florística del bosque observada según sitio de simulación para el transecto longitudinal de la Ecorregión Valdiviana (Lat. 40,1° a 41,2° S) .....	<b>25</b>
Cuadro 3. Resumen de evaluación de la predicción de presencia-ausencia con ForClim v4.0.1 para el transecto longitudinal de la Ecorregión Valdiviana (40,1° a 41,2° S), a partir de simulaciones sin competencia interespecífica.....	<b>27</b>
Cuadro 4. Resumen de evaluación de la predicción de composición con ForClim v4.0.1 en el transecto longitudinal de la Ecorregión Valdiviana (Lat. 40,1° a 41,2° S), obtenido a partir de simulaciones con competencia interespecífica, variando la tasa de máxima de crecimiento en base a los umbrales de corte de los percentiles 90, 95 y 99%.....	<b>28</b>
Cuadro 5. Resumen de acuerdos y tipos de errores en predicción de composición florística simulados por ForClim v4.0.1 a lo largo del gradiente altitudinal y longitudinal desde la costa	

de Hueicolla, Chile (73,5 °O) a la estepa patagónica al este de San Carlos de Bariloche, Argentina (70,6 °O) .....	<b>31</b>
--	-----------

## Índice de Figuras

Figura 1. Vegetación presente a lo largo del transecto estudiado, la cual recoge la descripción realizada por Luebert y Pliscoff (2017) para el territorio nacional, sumado a la descripción de la vegetación para Argentina (CIEFAP y MAyDS, 2016). .....	<b>6</b>
Figura 2. Estructura del modelo ForClim con sus cuatro submodelos: Planta, Clima, Agua y Manejo (adaptado de Rasche et al., 2012). .....	<b>9</b>
Figura 3. Árbol de decisiones para la selección de los sitios de simulación.....	<b>15</b>
Figura 4. Incremento diamétrico máximo anual por especie en orden ascendente, indicando los umbrales de corte. ....	<b>19</b>
Figura 5. Dominio espacial utilizado en la parametrización de las tolerancias bioclimáticas de las especies incluidas.....	<b>20</b>
Figura 6. A) Temperatura media anual y B) precipitación anual en los sitios estudiados a lo largo del transecto longitudinal para la Ecorregión Valdiviana (Lat. 40,1° a 41,2°S). Puntos corresponden a los sitios de simulación definitivos.....	<b>22</b>
Figura 7. Parámetros bioclimáticos para cada sitio de simulación del transecto longitudinal para la Ecorregión Valdiviana (Lat. 40,1° a 41,2°S). ....	<b>23</b>
Figura 8. Experimento preliminar para investigar las diferencias en estructura y composición florística del bosque simulada por ForClim v4.0.1 utilizando las grillas climáticas ERA5-Land (A) y CR2Met (B), a lo largo del transecto longitudinal desde la costa de Hueicolla, Chile (73,5°O) hasta la Estepa patagónica al Este de San Carlos de Bariloche, Argentina (70,6°O). ....	<b>24</b>
Figura 9. Similitud en la composición florística del bosque simulada por ForClim v4.0.1, con el índice Jaccard (A) y la riqueza de especies observada y predicha (B) por cada sitio de simulación del transecto longitudinal. ....	<b>30</b>
Figura 10. Composición florística y estructura comunitaria de los bosques simulados por ForClim v4.0.1 a lo largo del gradiente altitudinal y longitudinal desde la costa de Hueicolla, Chile (73,5°O) hasta la Estepa patagónica al Este de San Carlos de Bariloche, Argentina (70,6°O). ....	<b>34</b>

## RESUMEN

Los bosques templados lluviosos cubren una gran superficie de Chile continental y presentan variaciones espaciales en el gradiente climático existente de Norte a Sur o desde el Oeste al Este. Por ello, resulta atractivo dada la variabilidad climática presente en Chile recurrir al uso de modelos dinámicos de vegetación para predecir las variaciones de los bosques a lo largo de gradientes ambientales. Se evaluó el modelo ForClim para predecir la composición y estructura de los bosques templados lluviosos en un transecto longitudinal desde la costa de Hueicolla, región de Los Ríos, hasta la Estepa patagónica en la provincia de Río Negro, Argentina. Esto fue realizado mediante la parametrización de especies arbóreas y de las condiciones de sitio (i.e. clima y suelo) y el análisis del patrón composicional predicho por el modelo. Para esto se utilizaron bases de datos con información climática, de suelos y de crecimiento diamétrico por especie; y una búsqueda bibliográfica sobre la autoecología de las especies. Se configuró una serie de experimentos comparativos con diferencias en la parametrización especie-específica, relacionadas a la tasa de crecimiento y las tolerancias bioclimáticas. La evaluación del desempeño del modelo para los experimentos de simulación se realizó a través del índice Kappa por especie y el índice Jaccard para cada sitio. El experimento de mejor desempeño generó una predicción de presencias-ausencias con 21 especies arbóreas con un grado de acuerdo moderado ( $Kappa \geq 0,4$ ), junto a una predicción de composición con una similitud  $>50\%$  para 10 sitios del transecto. Se obtuvo una aceptable predicción de la composición florística para 27 sitios de simulación a partir de un conjunto de 29 especies arbóreas. En paralelo, la predicción de la estructura simulada presentó una menor precisión en su desempeño. Se discuten las posibles causas que pudieron afectar el desempeño del modelo relacionadas con características de la ecología de las especies y se resaltó la importancia del desarrollo de estos modelos para generar predicciones de distribuciones geográficas y estimaciones confiables de biomasa y de captura de carbono, que aporten conocimiento a favor del fomento de medidas de restauración y conservación de los bosques nativos en Chile.

**Palabras claves:** modelos dinámicos de vegetación, parametrización, tolerancias bioclimáticas, composición, estructura, bosques templados lluviosos.



## ABSTRACT

The temperate rainforests cover a great surface of continental Chile, and they have spatial variations along the climatic gradient from North to South or from West to East. Thus, an attractive idea due the climatic variability that occurs in Chile is drawing on to the use of dynamic vegetation models to predict the forests variation along environmental gradients. It was assessed the ForClim model to predict the composition and structures of temperate rainforests in a longitudinal transect from the Hueicolla coast, at south-central Chile until the Patagonian steppe in Río Negro province, Argentina. This was performed through the parameterization of tree species and site conditions (i.e., soil and climate) and the analysis of compositional pattern predicted by the model. For this purpose, it was used database about climate, soils and species diameter growth; and a research about species autoecology. It was setted up a set of comparative simulation tests with differences in growth rates and bioclimatic tolerances. The evaluation of model performance was made by Kappa index for each species and Jaccard index for each site. The test with best performance showed a presences-absences prediction where 21 species obtained a moderate agreement (Kappa  $\geq 0,4$ ), also there was a composition prediction with similarity  $>50\%$  at 10 sites. Therefore, it was obtained an acceptable forest composition for 27 simulation sites including a set of 29 dominant tree species. The forest structure prediction simulated showed a lower accuracy performance than forest composition. It was discussed possible causes that would affect the model performance related to the species ecology, and it was highlighted the relevance of development of this kind of models to make geographic distributions ranges predictions and confident estimations of biomass and carbon storage, which may bring knowledge to further forest conservation and restoration governments measures for the native forests in Chile.

**Key words:** Dynamic vegetation models, parameterization, bioclimatic tolerance, composition, structure, temperate rainforests.

## INTRODUCCIÓN

Los bosques son los ecosistemas terrestres más extensos, cubriendo un 30% de la superficie del planeta, y el 22% de la superficie de Chile continental (MMA, 2017). Los bosques entregan múltiples beneficios a la sociedad, tales como la regulación del ciclo hidrológico, la protección del suelo, la conservación de la biodiversidad, funcionan como sumideros de carbono (C), entre otros ejemplos (Ruiz et al., 2007). Sin embargo, los bosques han sufrido presiones constantes provocado por múltiples causas, tales como la extracción no sostenible de madera, la ocurrencia de incendios forestales, la introducción de especies exóticas, entre otras; que limitan la capacidad de los bosques de proveer a la sociedad bienes y servicios ecosistémicos (Ruiz et al., 2007).

La distribución de los bosques nativos en Chile se concentra mayoritariamente en la zona sur del territorio nacional, en donde los bosques templados lluviosos corresponden a una de las formaciones vegetacionales de mayor superficie a nivel nacional (MMA, 2017). La historia de los bosques nativos de Chile se caracteriza por presentar presiones constantes, producto de la industria forestal y la habilitación de espacios para uso agrícola y ganadero (Romero-Mieres et al., 2014), lo que ha significado importantes cambios en cuanto a la extensión, la estructura, y la composición original de estos ecosistemas (Romero-Mieres et al., 2014).

Debido a las presiones actuales que presentan los bosques es fundamental estudiar la condición actual que presentan, y comprender los procesos que han conducido la actual configuración del paisaje que poseen nuestros ecosistemas, necesidad que se ha traducido en el surgimiento de distintas teorías que explican la complejidad de la composición y estructura de los bosques, y las variaciones que adopta la vegetación bajo distintas condiciones climáticas, topográficas o de microclima (Whittaker, 1953; Austin y Smith, 1989). La presente investigación se enfoca en el uso de modelos de dinámica vegetacional que se basan en la teoría de dinámica de claros de dosel (Watt, 1947). Estos modelos, llamados también modelos de claros, describen la dinámica de los bosques recurriendo al mecanismo ecológico de las aperturas del dosel provocado por caídas de árboles dominantes por disturbios, tales como vientos intensos, incendios forestales, deslizamientos de tierras, entre otros (Lusk, 1996; Lara et al., 1999). Estas aperturas de dosel permiten la ocupación del espacio disponible por otras especies, dada la mayor disponibilidad de luz y las interacciones entre individuos (Bugmann y Solomon, 2000). Este proceso ecológico inicia la ocupación de espacios por parte de especies pioneras y de crecimiento rápido, para posteriormente dar paso al establecimiento de especies tolerantes a la sombra, que reemplazarán paulatinamente a las especies pioneras, ya sea por la muerte de árboles dominantes o por ocurrencia de disturbios que cambien la estructura y composición del bosque (Watt, 1947; Promis, 2016).

La utilidad de la modelación dinámica de la vegetación con modelos de claros radica en analizar las respuestas de la composición y estructura de bosques ante condiciones ambientales fluctuantes, a niveles de escala local y/o regional (Botkin et al., 1972). El desarrollo de los modelos de claro ha contribuido en un amplio espectro de aplicaciones. Los

modelos de claros como ForClim y FORMIND han sido empleados en diversos estudios (Bugmann, 1996; Kohler y Huth, 1998), para comprender flujos de C en ecosistemas de bosques tropicales, estudiar relaciones entre la productividad y la riqueza de especies, simular el impacto de los disturbios sobre la estructura de los bosques, entender la variabilidad topográfica en la que se establecen los bosques, predecir la provisión de servicios ecosistémicos que brindan los bosques ante escenarios futuros de cambio climático, entre otros casos (Köhler y Huth, 2010; Fischer et al., 2015; Fischer et al., 2016; Mina et al., 2017). En Chile se cuenta con ejemplos de aplicaciones de este tipo de modelos, para objetivos como permitir diferenciar etapas sucesionales de bosques siempreverdes, evaluar impactos ecológicos de manejos silvícolas sobre bosques nativos, predecir impactos vinculados al aumento de sequía sobre procesos hidrológicos en bosques templados lluviosos, entre otros (Rüger et al., 2007; Gutiérrez y Huth, 2012; Gutiérrez et al., 2014).

En particular, el modelo ForClim es un modelo de claros que utiliza un set limitado de supuestos sobre procesos ecológicos de los bosques, parámetros bioclimáticos y rasgos funcionales de especies de árboles; para generar una predicción de la composición y estructura de los bosques en un estado estacionario a escala de parche (Bugmann et al., 2001; Gutiérrez et al., 2016). El modelo fue desarrollado originalmente para las características de Europa central, no obstante, también ha sido puesto a prueba en estudios realizados en América del Norte en bosques templado-lluviosos (Bugmann y Solomon, 1995; Bugmann y Solomon, 2000).

La evaluación de este tipo de modelos dinámicos de vegetación en Chile es un desafío dada la variabilidad climática presente en la distribución actual de los bosques nativos en Chile (Lara et al., 2012). Esto determina evidentes variaciones de la vegetación en la medida que se avanza por el territorio de norte a sur o desde el Océano Pacífico hasta la Cordillera de los Andes (MMA, 2017). Por ello, esta investigación busca extender el uso de un modelo dinámico de vegetación para predecir la composición y estructura de los bosques templados lluviosos, bajo un gradiente altitudinal y longitudinal que capture condiciones climáticas fluctuantes a una escala espacial regional. Para cumplir este propósito la presente memoria busca predecir la composición y estructura de los bosques templados lluviosos de la ecorregión Valdiviana, utilizando el modelo ForClim para realizar simulaciones en un transecto longitudinal, que nos permita describir la variación que presentan los bosques a través de un gradiente altitudinal y longitudinal.

## **Objetivos**

### **Objetivo General**

Evaluar un modelo de dinámica sucesional para los bosques templados lluviosos de la Ecorregión Valdiviana.

### **Objetivos específicos**

1. Parametrizar el modelo para el caso de los bosques templados lluviosos de la Ecorregión Valdiviana.
2. Predecir la variación de la estructura y la composición de los bosques a lo largo de un transecto longitudinal.
3. Analizar el patrón composicional predicho por el modelo.

## MATERIALES

### Área de estudio

El área de estudio representa un transecto que abarca el límite de las regiones de Los Ríos y de Los Lagos, y parte de la provincia de Río Negro, Argentina (Fig. 1). El transecto cruza longitudinalmente 320 km incorporando gradientes altitudinales y bioclimáticos desde la costa ( $40^{\circ} 6' S$ ,  $73^{\circ} 35' O$ , localidad de Hueicolla, comuna de La Unión), pasando por la Depresión Intermedia cercana a La Unión e internándose en la Cordillera de Los Andes por el Parque Nacional Puyehue en la región de Los Lagos. El transecto termina al pasar la ciudad de San Carlos de Bariloche (Argentina  $41^{\circ} 17' S$ ,  $70^{\circ} 54' O$ ) en la estepa patagónica.

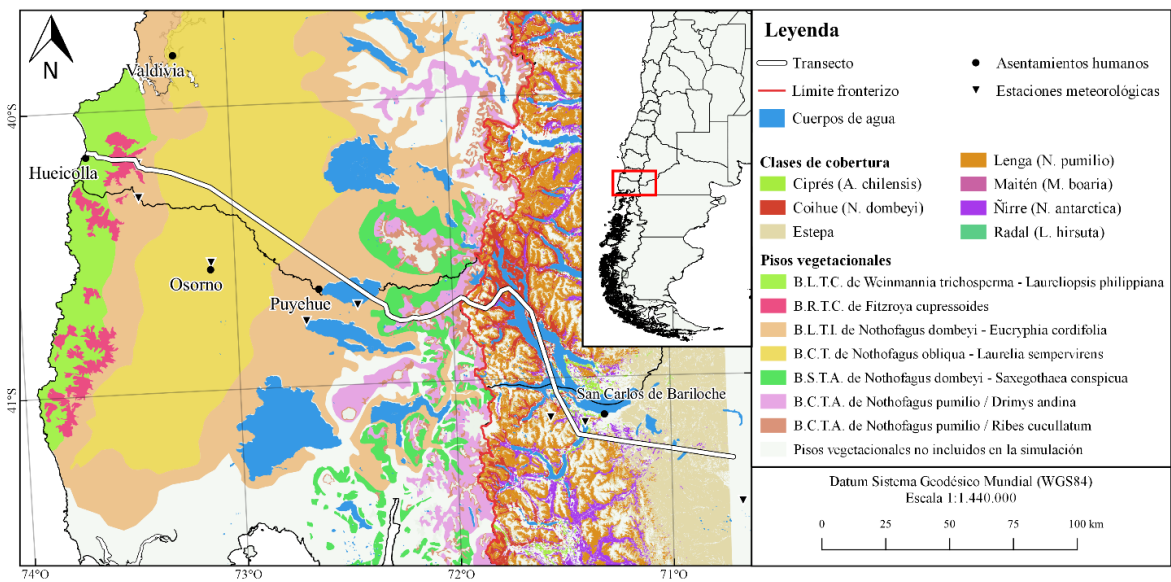


Figura 1. Vegetación presente a lo largo del transecto estudiado, la cual recoge la descripción realizada por Luebert y Pliscoff (2017) para el territorio nacional, sumado a la descripción de la vegetación para Argentina (CIEFAP y MAyDS, 2016). B.L.T.C.= Bosque laurifolio templado costero; B.R.T.C.= Bosque resinoso templado costero; B.L.T.I.= Bosque laurifolio templado interior; B.C.T.= Bosque caducifolio templado; B.S.T.A.= Bosque siempreverde templado andino; B.C.T.A.= Bosque caducifolio templado andino.

El clima presente en el área de estudio varía en las condiciones de pluviometría, temperatura y humedad relativa, debido a la influencia que ejerce la topografía, derivada de la presencia de las tres unidades fisiográficas representadas por la Cordillera de la Costa, la Depresión

Intermedia y la Cordillera de los Andes (Lara et al., 2012). También la lejanía al Océano Pacífico influye en la continentalidad del clima a medida que se avanza desde el litoral hacia el Este (CONAF, 2014).

En este sentido, el clima para la Cordillera de la Costa y hacia el interior de la región de Los Ríos presenta características de clima templado lluvioso, con precipitaciones durante todo el año que alcanzan registros de hasta 4.000 mm, y una temperatura promedio anual de 12° C (CONAF, 2014). En la vertiente oriental de la Cordillera de la Costa, existe presencia de algunos sectores con condiciones mediterráneas, ya que la Cordillera actúa como barrera restringiendo las influencias oceánicas. Luego, el clima para los sectores de la Cordillera de Los Andes que recorre el transecto hasta las cercanías de San Carlos de Bariloche presenta un clima de montaña, de características frías y extremadamente húmedo (Veblen et al., 1978), con una temperatura promedio anual de 4,1° C y precipitaciones que sobrepasan los 4.000 mm (estación meteorológica temporal de Antillanca, De la Fuente y Pacheco, 2017). Por último, el tramo final del transecto presenta un clima frío y árido, con presencia de fuertes vientos dominantes del oeste durante todo el año, y una precipitación media anual de 168 mm con una mayor concentración de eventos pluviométricos durante el invierno (Massaferro et al., 2012).

### Caracterización de la vegetación

A lo largo del transecto, desde la costa del Océano Pacífico hasta el límite entre Chile y Argentina, se presentan cinco formaciones vegetacionales según Luebert y Pliscoff (2017): bosque siempreverde, bosque resinoso, bosque caducifolio, bosque laurifolio y matorral bajo de altitud. Las cuales, a su vez, comprenden siete pisos de vegetación: bosque laurifolio templado costero de *Weinmannia trichosperma* y *Laureliopsis philippiana*; bosque resinoso templado costero de *Fitzroya cupressoides*; bosque laurifolio templado interior de *Nothofagus dombeyi* y *Eucryphia cordifolia*; bosque caducifolio templado de *Nothofagus obliqua* y *Laurelia sempervirens*; bosque siempreverde templado andino de *N. dombeyi* y *Saxegothaea conspicua*; bosque caducifolio templado andino de *Nothofagus pumilio* y *Drimys andina*; y bosque caducifolio templado andino de *N. pumilio* y *Ribes cucullatum*.

Por otro lado, CIEFAP y MAyDS (2016) realizan una descripción basada en las clases de coberturas de suelo para el territorio argentino, estableciendo las categorías jerárquicas de regiones forestales, clases y subclases de coberturas de suelo. De este modo, el transecto abarca casi en su totalidad la región forestal del Bosque Andino Patagónico, la cual incluye tres clases de coberturas: Tierras forestales (TF), Otras Formaciones Leñosas (OFL) y Otras Tierras (OT), siendo esta última no considerada para efectos del presente estudio. Por lo que, para el tramo del transecto longitudinal presente en territorio argentino, fueron abarcadas las subclases de coberturas correspondientes a *Austrocedrus chilensis* (ciprés), *N. dombeyi*

(coihue), *N. pumilio* (lenga), *Maytenus boaria* (maitén), *Lomatia hirsuta* (radal), *Nothofagus antarctica* (ñirre) y Estepa.

### **Descripción del modelo**

En esta investigación se utilizó el modelo de dinámica vegetacional ForClim v4.0.1 (Bugmann, 1996, Huber et al., 2020), el cual corresponde a un modelo generalizado de dinámica de claros utilizado para bosques en zonas templadas (Gutiérrez et al., 2016). Este modelo permite predecir de manera dinámica la composición y estructura de un bosque incorporando los principales procesos ecológicos que participan en la dinámica de claros: el establecimiento, el crecimiento y la mortalidad de árboles. Para ello, se ensamblan cuatro submodelos (Fig. 2) que utilizan las características climáticas y del suelo, en combinación con información sobre los rasgos funcionales de las especies arbóreas incluidas en la simulación (Bugmann, 1996; Rasche et al., 2012). ForClim genera simulaciones de claros independientes dentro de un bosque, en donde los árboles se establecen y compiten por la luz siguiendo lo descrito por el enfoque del modelo de dinámica de claros (Bugmann et al., 2001).

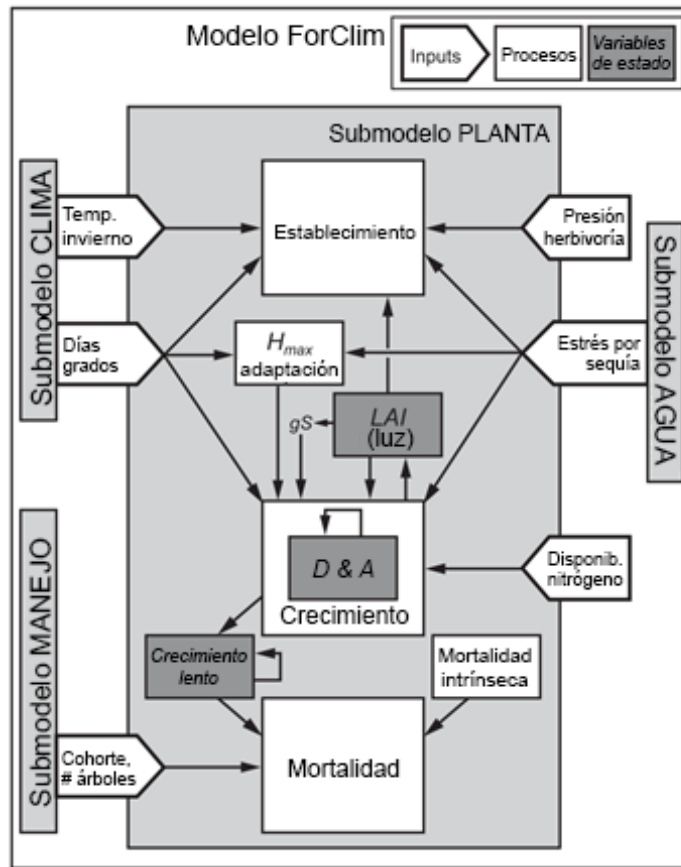


Figura 2. Estructura del modelo ForClim con sus cuatro submodelos: Planta, Clima, Agua y Manejo (adaptado de Rasche et al., 2012).

## MÉTODOS

### Estimación de parámetros de las especies arbóreas

#### Parametrización de parámetros especie-específicos



Se incluyó un conjunto de 29 especies arbóreas dominantes para la ecorregión Valdiviana en el modelo (ver Apéndice 1), para las cuales se recopiló información especie-específica, mediante la realización de una búsqueda bibliográfica comprensiva acerca de la autoecología de las especies seleccionadas. La búsqueda bibliográfica se realizó con énfasis en rasgos funcionales de la tolerancia a la sombra, la altura máxima, y los requerimientos lumínicos mínimos para el reclutamiento, principalmente en base al trabajo de Gutiérrez y Huth (2012). Por otra parte, para efectos de la determinación de parámetros especie-específicos relacionados a rasgos funcionales de las alturas, edades, diámetro a la altura del pecho (DAP), se utilizó la base de datos del Laboratorio de Dinámica de la Vegetación de la Universidad de Chile, que cuenta con más de 60 mil registros para una cantidad importante de individuos de más de cuarenta especies de árboles de la ecorregión Valdiviana (ver también Gutiérrez & Huth, 2012; Gutiérrez, 2016). Además, se realizó una consulta con expertos en ecología de especies arbóreas de Chile para corroborar y validar los valores recopilados. La selección de los parámetros especie-específicos se realizó siguiendo los métodos de Bugmann (1994) (Cuadro 1). Finalmente, los valores fueron revisados según los parámetros de especies arbóreas utilizados para correr exitosamente simulaciones del modelo en otros bosques templados del mundo (Bugmann y Cramer, 1998).

Cuadro 1. Abreviaturas y nombres de parámetros especie-específicos. Los nombres se obtuvieron a partir de Bugmann (1994), Bugmann y Solomon (2000) y Risch et al. (2005).

Abreviatura	Significado del parámetro
kHMax	Altura máxima
kWD	Densidad de la madera
kDMax	Diámetro máximo
kAMax	Edad máxima
kDrTol	Índice de sequía anual tolerable
kLa	Nivel de tolerancia a la sombra
kRedMax	Reducción máxima de la altura máxima posible de alcanzar
kLQ	Relación C:N de la hojarasca
kLy	Requerimientos lumínicos mínimos para reclutamiento
kDDMin	Suma anual mínima de días grados tolerable
kBrow	Susceptibilidad a la herbivoría
kG	Tasa de crecimiento diamétrico máxima
kWiTX	Temperatura máxima de invierno tolerable
kWiTN	Temperatura mínima de invierno tolerable
kImmT	Tiempo de inmigración de la especie a la simulación
kType	Tipo funcional de la especie
kNTol	Tolerancia a disponibilidad baja de nitrógeno

## **Parametrización bioclimática de especies**

**Determinación del dominio espacial.** En primer lugar, se definió un dominio espacial para caracterizar las tolerancias bioclimáticas de las especies. Este dominio se delimitó a través de la intersección mediante el uso de Sistemas de Información Geográfica (SIG) de los siguientes elementos presentes a lo largo del transecto: la distribución de los pisos vegetacionales indicados previamente (Figura 1), los tipos de clima bajo la clasificación climática de Köppen 1976-2000 a escala mundial del tipo clima templado oceánico de veranos secos, clima templado con verano suave y clima templado con verano frío (Rubel y Kottek, 2010) y mapas de la vegetación arbórea de Argentina (IGN, 2019). Para cada elemento utilizado en la intersección, aquellas subcategorías que no estuvieran presentes a lo largo del transecto longitudinal no fueron consideradas para la delimitación del dominio espacial. Por último, se utilizó el límite sur de la Isla grande de Chiloé (alrededor del paralelo 43°S) como corte para restringir la extensión del dominio espacial al área núcleo de la ecorregión Valdiviana.

**Delimitación de los rangos de distribución geográfica especie-específicos.** La parametrización de las tolerancias bioclimáticas de las especies incluidas en la simulación consistió en extraer los valores que adoptan los parámetros bioclimáticos (kDDMin, kDrTo, kWiTN, kWiTX, Cuadro 1) al interior de la distribución geográfica de cada especie. Para ello, se elaboraron mapas de los rangos de distribución geográfica por especie, descritos en la composición florística de los pisos vegetacionales (Luebert y Pliscoff, 2017), la cual se consideró como la distribución geográfica potencial de la especie. Luego, se elaboró un mapa ráster especie-específico de la distribución geográfica potencial con valores porcentuales de cobertura relativa que el mapa vectorial de distribución geográfica potencial presentaba en cada celda de la grilla climática. Este mapa ráster presentó una resolución espacial relativa según la resolución espacial del producto grillado utilizado (i.e, 5 km para CR2Met y 9 km para ERA5-Land). Este procedimiento se repitió para cada una de las especies, obteniendo 29 mapas ráster de la distribución geográfica potencial con valores de coberturas relativas, los cuales fueron posteriormente acotados a la extensión del dominio espacial del análisis. Finalmente, se consideró como la distribución geográfica potencial de cada especie solo aquellas celdas con coberturas iguales o mayores a los siguientes tres umbrales de corte: el percentil 10% (1), el promedio entre el valor mínimo y la mediana (2), y la mediana (3). Esto se tradujo en tres delimitaciones distintas del rango de distribución geográfica potencial que cada especie presentaba al interior del dominio espacial, que fueron utilizados para calibrar los parámetros bioclimáticos.

**Obtención de los parámetros de tolerancias bioclimáticas especies-específicos.** Se generaron 1.000 puntos aleatorios sobre cada uno de dichos mapas por especie, representando de forma equitativa la totalidad de la superficie de la distribución geográfica potencial de cada especie. Se localizó solo un punto por celda para evitar el sesgo que puede tener en la

estimación de los parámetros de tolerancias bioclimáticas al extraer más de una vez la misma información para una misma celda, al coincidir dos o más puntos en esta.

Se extrajo de forma paralela desde las bases de datos climáticas CR2Met v1.3 del Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR2) y desde el reanálisis atmosférico de ERA5-Land del Copernicus Climate Change Service (C3S, 2019) la información climática relacionada con la precipitación mensual y temperatura media mensual para cada punto al interior de las distribuciones geográficas, para un rango de 38 años desde 1979 hasta el 2016. En consecuencia, se determinaron las tolerancias bioclimáticas (i.e. temperatura mínima y máxima de invierno, suma de días grado, índice de sequía) en los puntos generados sobre los mapas de distribución geográfica potencial para cada una de las especies de interés.

Para el cálculo del índice de sequía, primero se obtuvo la humedad aprovechable de los suelos (i.e. el agua disponible para las raíces de las plantas, expresada en términos de cm), a partir de la caracterización de las series de suelo de CIREN (2003; 2005), que fue calculada para cada punto según la Ecuación 1 (adaptada de Murillo y Chacolla, 2010):

$$BS = \sum_{n=1}^n HA_i * Y_i * \frac{Da_i}{Dw} \quad (1)$$

Donde BS es la humedad aprovechable para la serie de suelo en cm, HA corresponde a la humedad aprovechable del horizonte n (%), Y a la profundidad del horizonte n (cm), Da a la densidad aparente del horizonte n ( $g/cm^3$ ), Dw a la densidad aparente del agua ( $g/cm^3$ ) y n al número de horizontes con presencia de raíces.

Luego, se siguieron los métodos detallados en Bugmann y Cramer (1998) para estimar el índice de sequía anual para cada punto al interior de la distribución. Este índice captura la sumatoria de la evapotranspiración mensual aportada desde el suelo en un año, basándose en la humedad aprovechable de dicho suelo para su estimación; con la sumatoria de la demanda evapotranspirativa mensual del suelo en un año (Ecuación 2). Este índice de sequía se utiliza en ForClim como una aproximación al estrés por sequía que experimentan los árboles (Bugmann y Cramer, 1998).

$$kDrTol = 1 - \frac{\sum_m E_m}{\sum_m D_m} \quad (2)$$

Donde, kDrTol es el índice de sequía anual, E corresponde a la evapotranspiración mensual desde el suelo en cm y D a la demanda evapotranspirativa mensual del suelo en cm.

Las tolerancias bioclimáticas de suma anual de días grados y de temperaturas mínimas y máximas, se estimaron para cada punto siguiendo los métodos descritos en Bugmann y Solomon (2000). Las temperaturas mínimas y máximas de invierno (kWiTN y kWiTX) fueron calculadas a partir de los valores mínimos y máximos absolutos de temperatura media mensual para los meses de invierno (junio, julio y agosto) en el rango de años mencionado anteriormente. En paralelo, la suma anual mínima de días grados se calculó a partir de la Ecuación 3.

$$kDDMin = \sum_{i=1}^{12} [ Max(T_m - k, 0) * kD + gCorr(T_m) ] \quad (3)$$

Donde  $kDDMin$  es la suma anual mínima de días grados ( $^{\circ}C$  día),  $T_m$  corresponde a la temperatura media mensual ( $^{\circ}C$ ),  $k$  a la temperatura umbral de desarrollo ( $5,5$   $^{\circ}C$ ),  $kD$  al número de días por mes promedio ( $kD = 30,5$  días),  $gCorr$  a una función empírica de corrección para la estimación de suma de días grados a partir de temperatura media mensual (Bugmann, 1994).

Finalmente, la determinación de los parámetros de tolerancias bioclimáticas especie-específicos, i.e. los parámetros de tolerancia máxima a la sequía ( $kDrTol$ ), cantidad mínima de días-grados ( $kDDMin$ ), temperatura media mínima de invierno ( $kWiTN$ ) y temperatura media máxima de invierno ( $kWiTX$ ), se realizó utilizando valores umbrales de corte a la curva de densidad de probabilidad de los valores que presentó cada parámetro al interior del rango de distribución potencial de cada especie, definiendo los siguientes percentiles como valores umbrales: temperatura media máxima de invierno (90%), valor máximo de tolerancia a la sequía (95%), temperatura media mínima de invierno (10%), y cantidad mínima de días-grados (10%), según los métodos especificados en Gutiérrez et al. (2016).

### **Estimación de la tasa de crecimiento**

Para estimar el parámetro correspondiente a la tasa de crecimiento ( $kG$ ) se utilizaron las bases de datos dendrocronológica del Laboratorio de Dinámica de la Vegetación de la Universidad de Chile, el Banco Internacional de Datos de Anillos de Arboles (ITRDB, por su sigla en inglés), y el Atlas Sudamericano de sequías (SADA, en inglés) (Morales et al., 2020). En conjunto, estos datos aportaron mediciones de ancho de anillos de 16.114 árboles en total, y a partir de esto se aproximó el incremento diamétrico anual multiplicando el ancho de anillo por dos. Se calculó el máximo del incremento diamétrico anual para cada especie estableciendo tres criterios para su determinación: el valor del percentil 90% (a), el valor del percentil 95% (b) y el valor del percentil 99% (c). Luego, se convirtió el máximo incremento diamétrico anual al parámetro de tasa de crecimiento especie-específico ( $kG$ ) requerido por el modelo, a partir de la Ecuación 4. De esta manera se obtiene el máximo incremento anual del DAP para una especie dada, bajo condiciones ambientales y de competencia por la disponibilidad lumínica sin limitaciones (Huber et al., 2020).

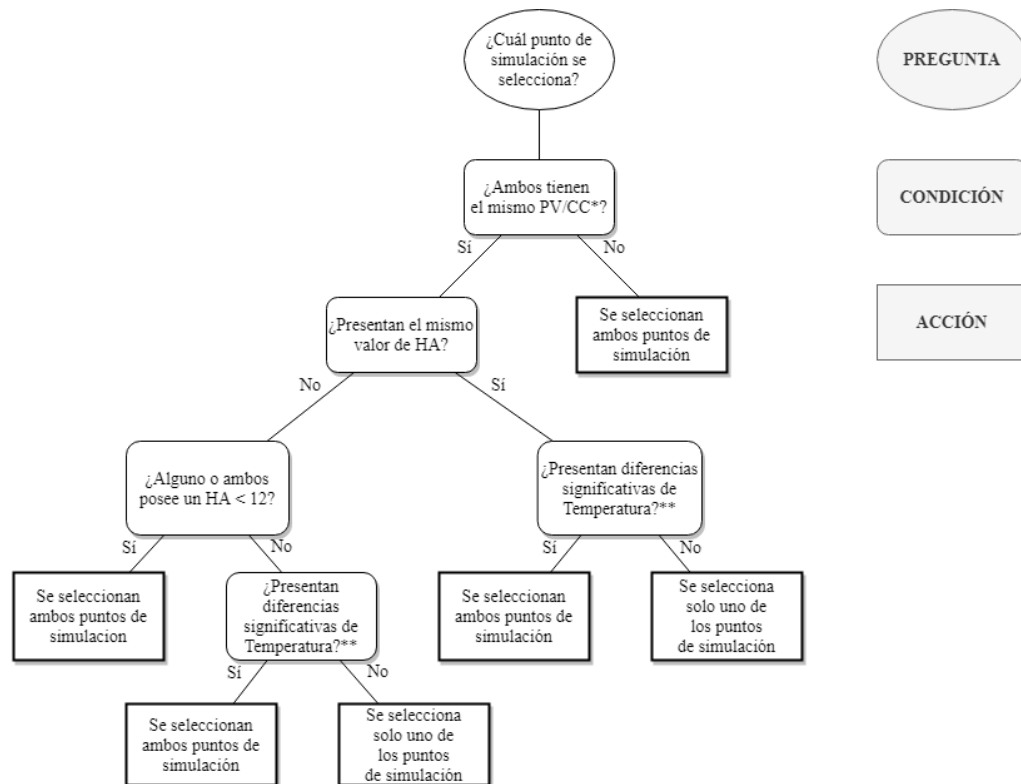
$$\Delta DAP = kG * DAP * \left( \frac{1 - \frac{H}{kHMax}}{2H + f_h * DAP} \right) * GRF \quad (4)$$

Donde,  $kG$  es el parámetro de tasa de crecimiento especie-específico,  $DAP$  corresponde al diámetro a la altura del pecho en cm,  $\Delta DAP$  al máximo incremento diamétrico anual del DAP,  $H$  a la altura del árbol,  $kHMax$  a la máxima altura del árbol,  $f_h$  a una función de crecimiento volumétrico según crecimiento del DAP y altura del árbol,  $GRF$  al factor de reducción del crecimiento máximo según condiciones ambientales (para el caso de la determinación de la tasa de crecimiento  $GRF = 1$ , i.e. sin limitaciones ambientales).

### **Parametrización de la información de sitio**

#### **Selección de los sitios de simulación definitivos**

La selección de los sitios de simulación se realizó considerando la resolución espacial de la grilla climática utilizada (i.e. 5 km y 9 km) y la longitud total del transecto, distribuyendo consecutivamente y de forma continua un sitio de simulación por cada celda de la grilla climática presente en el transecto longitudinal trazado. Para decidir los sitios a simular, se generó un árbol de decisiones (Figura 3) para eliminar aquellos sitios que presenten información o condiciones de sitio repetidas respecto al resto de los sitios. De esta manera se aseguró que los sitios de simulación definitivos representaban la diversidad de tipos de vegetación, condiciones climáticas y características del suelo que el transecto longitudinal posee en su extensión. La selección de sitios de simulación para la grilla climática CR2Met redujo la cantidad de sitios de simulación a 27 sitios, mientras que para la grilla climática ERA5-Land la cifra disminuyó a 26 sitios.



\* PV = Piso vegetal; CC= Clase de cobertura; HA = Humedad aprovechable  
 \*\* Diferencia superior de  $\pm 1^{\circ}\text{C}$  entre puntos de simulación

Figura 3. Árbol de decisiones para la selección de los sitios de simulación.

### Obtención de la información sitio-específica

Se utilizaron las bases de datos climáticos grillados CR2Met y ERA5-Land, con una resolución espacial de 5 km y de 9 km respectivamente, para determinar los valores mensuales de precipitación y temperatura media para los sitios de simulación seleccionados en el transecto longitudinal. El cálculo de los parámetros climáticos se realizó para un rango superior a 30 años para ambos casos, desde el año 1979 hasta el 2016 para la grilla climática del CR2Met; y desde el año 1981 al 2019 para la información obtenida desde ERA5-Land.

La obtención de datos climáticos para la parte del transecto longitudinal presente en territorio argentino fue realizada a través de una interpolación espacial de registros de estaciones meteorológicas, debido a la ausencia de cobertura de datos para la grilla climática de CR2Met. Se obtuvieron series mensuales de temperatura media y precipitación acumulada desde la plataforma del Sistema Nacional de Información Hídrica (SNIH) del Ministerio de Obras Públicas del Gobierno de Argentina. Se georreferenciaron las estaciones

meteorológicas con disponibilidad de datos, realizando una interpolación espacial en formato ráster de la precipitación media mensual y la temperatura media mensual para la parte del transecto longitudinal presente en Argentina. Este procedimiento se repitió para cada mes desde Enero a Diciembre y para cada variable de interés (i.e. temperatura media mensual y precipitación mensual).

Se utilizaron ambas grillas climáticas (i.e. CR2Met y ERA5-Land) para realizar dos parametrizaciones climáticas por cada sitio del transecto longitudinal, obteniendo los parámetros requeridos por ForClim para caracterizar el clima en el área de estudio: la media y la desviación estándar de la precipitación media mensual; la media y la desviación estándar de la temperatura media mensual; y la correlación entre ambas variables climáticas para cada mes. La intención de este análisis fue determinar el set climático que caracteriza de manera más precisa el clima presente en el gradiente altitudinal descrito por el transecto. La información de cada sitio relacionada a la humedad aprovechable del suelo se calculó mediante la Ecuación 1. Para los sitios ubicados en la Cordillera de los Andes en Argentina se adoptaron los valores de humedad aprovechable de sitios con características de suelo similares presentes en Chile, basado en la descripción de la variación espacial de la vegetación realizada por Donoso (1994). Para el caso de los sitios ubicados en la Estepa patagónica se empleó el valor de humedad aprovechable calculado para la serie de suelo de Chile Chico (CIREN, 2005).

Para la selección de la grilla climática con la representación climática más precisa del transecto se recurrió a una comparación de las estructuras comunitarias predicha por el modelo, bajo ambas bases de datos climáticas (i.e. CR2Met y ERA5-Land). Para ello, se hicieron dos experimentos de simulaciones con competencia interespecífica para los sitios de simulación del transecto, con diferencias en la parametrización climática de los sitios según cada grilla climática. En cada experimento se siguieron los métodos detallados previamente para la obtención de la información sitio-específica, se utilizó el umbral de corte del percentil 90% en la parametrización de la tasa de crecimiento por especie. En cada sitio se simularon 200 parches de 800 m<sup>2</sup> durante un período de 1500 años de sucesión para asegurar que la simulación alcance un equilibrio dinámico.

## **Evaluación del modelo**

### **Elaboración del set de validación y de predicciones**

Las predicciones de composición del bosque obtenidos desde el modelo para aquellos sitios del transecto presentes en Chile se compararon cualitativamente con el trabajo de Luebert y Pliscoff (2017), que propone el concepto de piso de vegetación como comunidades vegetales zonales presentes en un piso altitudinal a una escala espacio-temporal específica. Este mismo

procedimiento se repitió para los resultados obtenidos en Argentina, los que se compararon con la descripción de las clases de coberturas de CIEFAP y MAyDS (2016), que realizan una descripción general sobre las especies arbóreas dominantes en cada sitio ubicado en este tramo del transecto.

La presencia-ausencia potencial de una especie se obtuvo de la descripción de la vegetación potencial (i.e. pisos de vegetación y clases de cobertura), para cada uno de los sitios de simulación. Se estableció la presencia potencial de una especie, si para la celda del sitio de simulación existía al menos un 10% de cobertura de la distribución de la especie en cuestión. La presencia de una especie predicha por el modelo se obtuvo de la simulación con y sin competencia para cada sitio de simulación (ver también más abajo). Se consideró que la especie estaba presente en el sitio simulado, si tuvo una suma de área basal superior o igual a  $1 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  considerando solo aquellos individuos con un DAP mayor o igual a 12,7 cm (Gutiérrez et al., 2016). Las presencias potenciales y simuladas se agruparon en dos matrices: un set de presencias-ausencias predichas por el modelo para cada experimento de simulación y un set de validación con las presencias-ausencias potenciales.

### **Evaluación de las predicciones de distribución de las especies a lo largo del transecto**

Se evaluó la predicción de la presencia o ausencia de cada especie a lo largo del transecto utilizando el coeficiente Kappa de Cohen o índice Kappa (Cohen, 1960), mediante la elaboración de una matriz de confusión para evaluar la confiabilidad de la predicción realizada por el modelo. El índice Kappa entrega valores en un rango desde -1 a +1; mientras más cercano a +1, existe un mayor grado de acuerdo. Por el contrario, un valor igual a 0 indica que el grado de acuerdo obtenido se asemeja a un resultado obtenido de forma aleatoria (Cerdea y Villarroel, 2008). En este sentido, los valores del índice Kappa y la matriz de confusión que una especie presenta en el transecto permitió identificar espacialmente dos tipos de errores: (1) sitios donde la especie fue predicha ausente por el modelo, pero está potencialmente presente (error por omisión o falso negativo); y (2) sitios donde la especie fue predicha presente, pero está potencialmente ausente (error por comisión o falso positivo).

**Simulaciones sin competencia interespecífica.** Para este análisis se realizaron tres experimentos de simulaciones sin competencia interespecífica (i.e. monoespecíficas) para el transecto longitudinal y se compararon los desempeños obtenidos. El objetivo de esta evaluación fue calibrar los parámetros de tolerancias bioclimáticas especie-específicas, mediante un análisis comparativo entre los umbrales de corte utilizados en la parametrización de las tolerancias bioclimáticas por especie (i.e. selección del promedio entre el valor mínimo y la mediana, y la mediana de cobertura). A partir de estos experimentos, se identificó el umbral de corte de la parametrización de tolerancias bioclimáticas que entregó los más altos índices Kappa, i.e. el experimento con mayor grado de acuerdo en predecir la presencia-ausencia de las especies para el transecto. Se seleccionó este umbral de corte para realizar las simulaciones con competencia interespecífica. Por cada sitio de simulación, se simuló 200 parches de  $800 \text{ m}^2$  (i.e. 16 ha de bosque) durante un período de 250 años de sucesión. Los



experimentos sin competencia interespecífica fueron realizados en todos los sitios del transecto para las 29 especies de interés, y compartieron el umbral de corte del percentil 90% en la parametrización de la tasa de crecimiento por especie.

**Simulaciones con competencia interespecífica.** Las simulaciones con competencia interespecífica constituyeron tres experimentos, utilizando cada uno diferentes umbrales de corte en la determinación del parámetro de tasa de crecimiento especie-específico (i.e. percentil 90%, percentil 95% y percentil 99%). Según Huber et al. (2020), una variación del parámetro de la tasa de crecimiento en cierta especie repercute sobre su capacidad de competir por la disponibilidad lumínica que ocurre en la sucesión ecológica simulada. Por ello, el objetivo de esta evaluación fue determinar el umbral de corte de la tasa de crecimiento que permita ciertas condiciones de competencia interespecífica dentro de la sucesión ecológica, y a partir de aquello obtener una comunidad de especies similar a la descrita por el set de validación. Los resultados de las simulaciones con competencia interespecífica fueron comparados con la información del set de validación, evaluando la similitud existente entre la composición de las comunidades de especies descritas y simuladas con el índice de similitud de Jaccard (Gutiérrez et al., 2016). Además, la predicción de la presencia-ausencia de cada especie en el transecto se evaluó mediante el índice Kappa por especie, bajo el mismo procedimiento descrito para las simulaciones sin competencia interespecífica.

El experimento de simulación con competencia interespecífica de mejor desempeño, basado en los índices Kappa y Jaccard, se utilizó para analizar la predicción de estructura comunitaria simulada por el modelo para los sitios del transecto longitudinal. En todas las simulaciones, para cada sitio se simularon 200 parches de 800 m<sup>2</sup> durante un período de 1500 años de sucesión para asegurar que la simulación alcance un equilibrio dinámico.

## **RESULTADOS**

### **Parametrización de especies**

#### **Parametrización de la tasa de crecimiento especie-específica**

La parametrización de la tasa de crecimiento para las 29 especies arbóreas dominantes presentes en el transecto longitudinal entregó diferencias importantes en su estimación, relacionadas principalmente con la cantidad de registros de incrementos diamétricos por

especie. Por ejemplo, *Fitzroya cupressoides*, *Nothofagus pumilio* y *Austrocedrus chilensis* tuvieron más de tres mil registros, a diferencia de la situación que presentaron otras nueve especies que contaron con menos de diez registros para cada una de ellas, y seis sin registros. Por ello, aquellas especies que contaron con una cantidad considerable de registros ( $n > 20$ ) presentaron mayor dispersión y una menor homogeneidad en las estimaciones del máximo incremento diamétrico anual bajo el uso de los tres valores de umbrales de corte (percentiles 90%, 95% y 99%, Figura 4). Por este motivo, algunas especies compartieron el mismo valor de máximo incremento diamétrico anual independiente del valor de umbral de corte utilizado para su estimación, al contar solo con un registro de incremento diamétrico anual, como es el caso de *Lomatia ferruginea*, *Luma apiculata* y *Podocarpus saligna*. Otras especies como *Amomyrtus meli*, *Caldcluvia paniculata*, *Laurelia sempervirens* y *Persea lingue* poseían menos de diez registros, por lo que la diferencia de los valores de máximo incremento diamétrico anual que entregaron los tres umbrales de corte entre sí para la estimación de la tasa de crecimiento fue poco significativa.

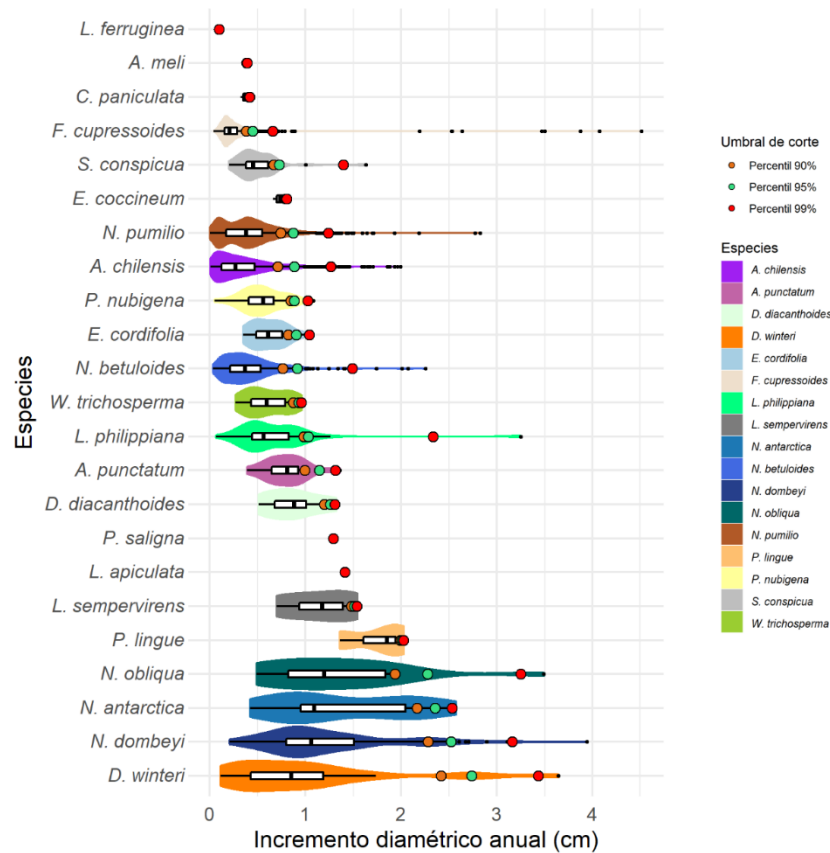


Figura 4. Incremento diamétrico máximo anual por especie en orden ascendente, indicando los umbrales de corte.

## Parametrización bioclimática especie-específica

La parametrización bioclimática de las especies se realizó bajo el dominio espacial que se extiende desde los 38°S hasta los 43°S aproximadamente (Figura 5). Por ende, la calibración de los parámetros de tolerancias bioclimáticas de las especies quedó restringida a las características climáticas locales del área de estudio, es decir se excluyeron las condiciones climáticas mediterráneas de las especies que se distribuyen hacia el norte y las condiciones de climas australes de especies que se distribuyen más al sur. Además, fueron excluidos del dominio espacial aquellos pisos vegetacionales que presentaban vegetación dominada por especies arbustivas o herbáceas, como también áreas sin vegetación debido a condiciones climáticas extremas. En territorio argentino se excluyeron subcategorías de arenas, suelos francos y bosques artificiales para la zona de la Estepa patagónica.

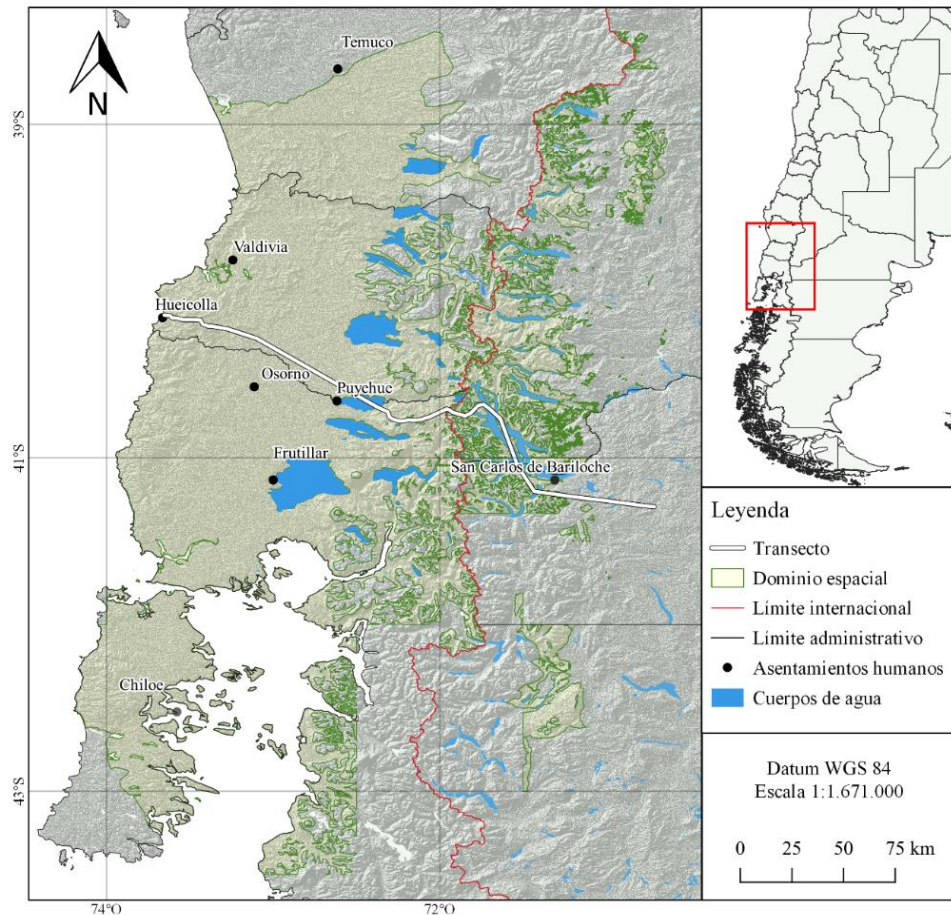


Figura 5. Dominio espacial utilizado en la parametrización de las tolerancias bioclimáticas de las especies incluidas.

## Parametrización climática de sitios

Ambos forzantes climáticos (CR2 y ERA5-Land) presentaron una apropiada representación de la variación de la precipitación y la temperatura anual según los datos disponibles de estaciones meteorológicas (Figura 6). En el tramo inicial del transecto longitudinal, la temperatura media con CR2Met presentó una caída de sus valores bajo los 10 °C debido a la influencia de la Cordillera de la Costa, mientras que ERA5-Land no capturó esta condición de la topografía de forma tan abrupta, permaneciendo con pocas variaciones alrededor de los 10 °C en ese tramo del gradiente altitudinal (Fig. 6a). Luego, existió un cierto grado de acuerdo entre ambos forzantes climáticos, a modo general, describiendo para ambos casos un aumento de temperatura para la parte ubicada en la zona de la Depresión Intermedia, seguido por una reducción de los valores para la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes. Para el resto del transecto, en el tramo ubicado en la Cordillera de los Andes y el ingreso hacia la Estepa patagónica, ambas fuentes climáticas describieron un comportamiento homogéneo en sus valores, aunque para CR2Met los valores son cercanos a los 8 °C, mientras que ERA5-Land posee valores que rondan los 6 °C (Fig. 6a).

En contraste a lo anterior, la precipitación acumulada arrojó diferencias marcadas entre ambos forzantes climáticos para el transecto longitudinal. En la Cordillera de la Costa, la grilla climática de CR2Met presentó un aumento de precipitación acumulada sobre los 3.000 mm para ciertos puntos con elevaciones >1.400 m s.n.m. Mientras que ERA5-Land mostró un comportamiento homogéneo independiente de la variación topográfica (Fig. 6b). Para el caso de ambas grillas climáticas, se representó una caída de las precipitaciones para la Depresión Intermedia y una posterior subida para la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes, sobrepasando los 3.000 mm en el caso de ERA5-Land, y con valores superior a 4.000 mm para CR2Met en los sitios presentes en altitudes <2.000 m s.n.m. (Fig. 6b). Por último, en la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes y en el ingreso de la Estepa patagónica existió concordancia en una reducción sostenida de las precipitaciones, representando la condición de aridez de la Estepa patagónica en la medida que se avanza hacia el Este (e.g. 71,3° a 70,7°O), alcanzando valores de precipitación bajo los 500 mm para ambos forzantes climáticos en el tramo final del transecto longitudinal (Fig. 6b).

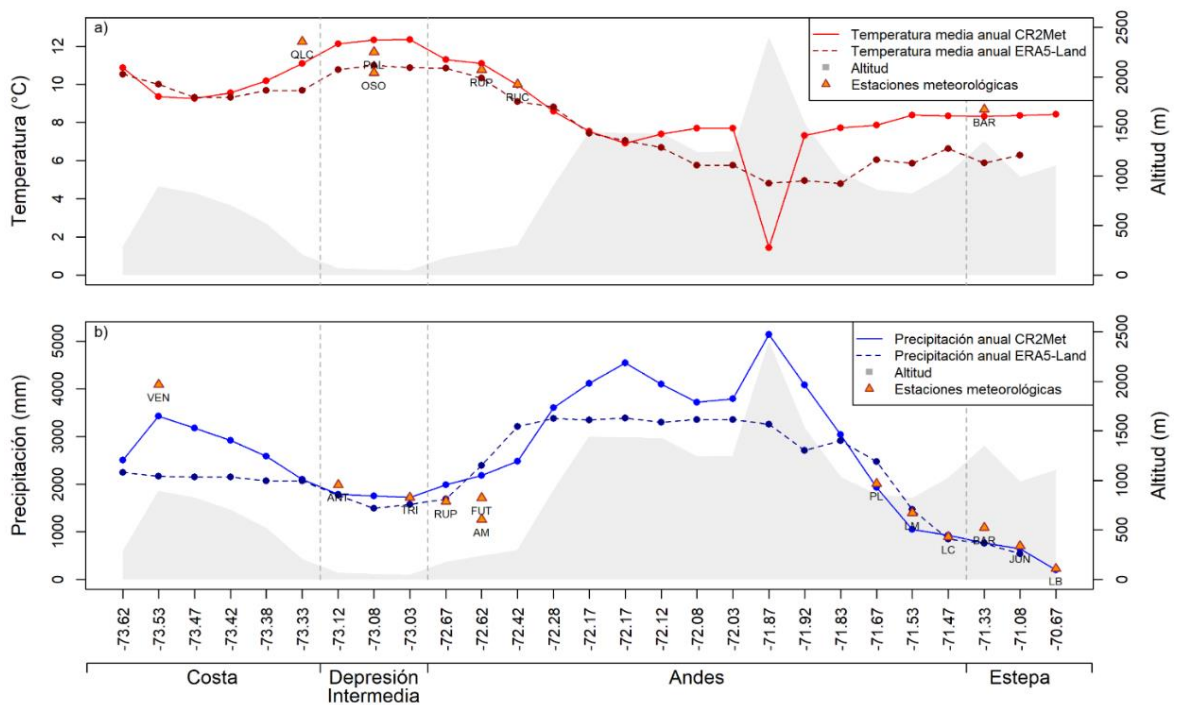


Figura 6. A) Temperatura media anual y B) precipitación anual en los sitios estudiados a lo largo del transecto longitudinal para la Ecorregión Valdiviana (Lat. 40,1° a 41,2°S). Puntos corresponden a los sitios de simulación definitivos. AM=Adolfo Matthei, ANT=Anticura, FUT=Futacuhuin, JUN=Junín de los Andes, LM=Lago Mascardí, LB=Las Bayas, LC=Los Coihues, OSO=Osorno, PAL=Palermo, PL=Pampa Linda, QLC=Quilacahuin, RUC=Rucatayo, RUP=Rupanco, BAR=San Carlos de Bariloche, TRI=Trinidad, VEN=Venecia.

Esta comparación del comportamiento que presentaron ambas grillas para los sitios de simulación, principalmente en las elevaciones altas (altitudes > 1.400 m s.n.m.) de ambas cordilleras presentes en Chile, evidenció que la resolución de la grilla climática de CR2Met es la opción con mayor grado de sensibilidad topográfica para representar el clima del transecto longitudinal. La baja oferta de estaciones meteorológicas para el tramo presente en Argentina generó que la interpolación espacial tuviera poca variabilidad en el tramo final del transecto (Fig. 6a). En cambio, para el caso de la precipitación acumulada, la interpolación espacial que complementa la falta de cobertura de CR2Met en territorio argentino arrojó una mejor representación que ERA5-Land, según lo descrito por las estaciones meteorológicas presentes en la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes y hacia la Estepa patagónica (Fig. 6b). Esta representación en la caída de la precipitación resultó fundamental para efectos de este estudio, al capturar de manera más representativa el gradiente de aridez que se presenta en el tramo final del transecto (Fig. 7).

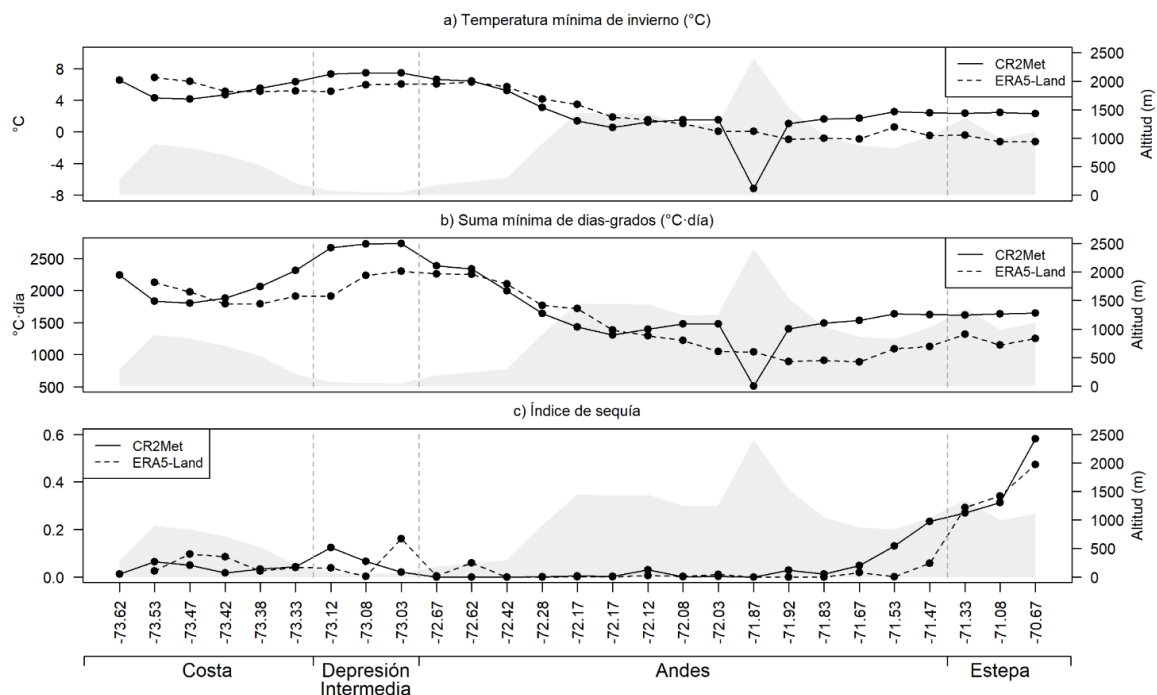


Figura 7. Parámetros bioclimáticos para cada sitio de simulación del transecto longitudinal para la Ecorregión Valdiviana (Lat. 40,1° a 41,2°S).

Finalmente, se evidenció que la resolución espacial de ERA5-Land se relaciona con una mayor homogeneidad para los sitios de simulación del transecto respecto a CR2Met, en cuanto a los valores de área basal que entregaron los experimentos de simulaciones con competencia bajo ambos forzantes climáticos (Fig. 8). En virtud de lo expuesto, la parametrización climática de CR2Met fue la representación climática más apropiada a incluir en las simulaciones (ver Apéndice 3), debido a la relevancia que la influencia topográfica ejerce sobre las diferencias de condiciones climáticas que poseen los bosques a lo largo del transecto longitudinal.

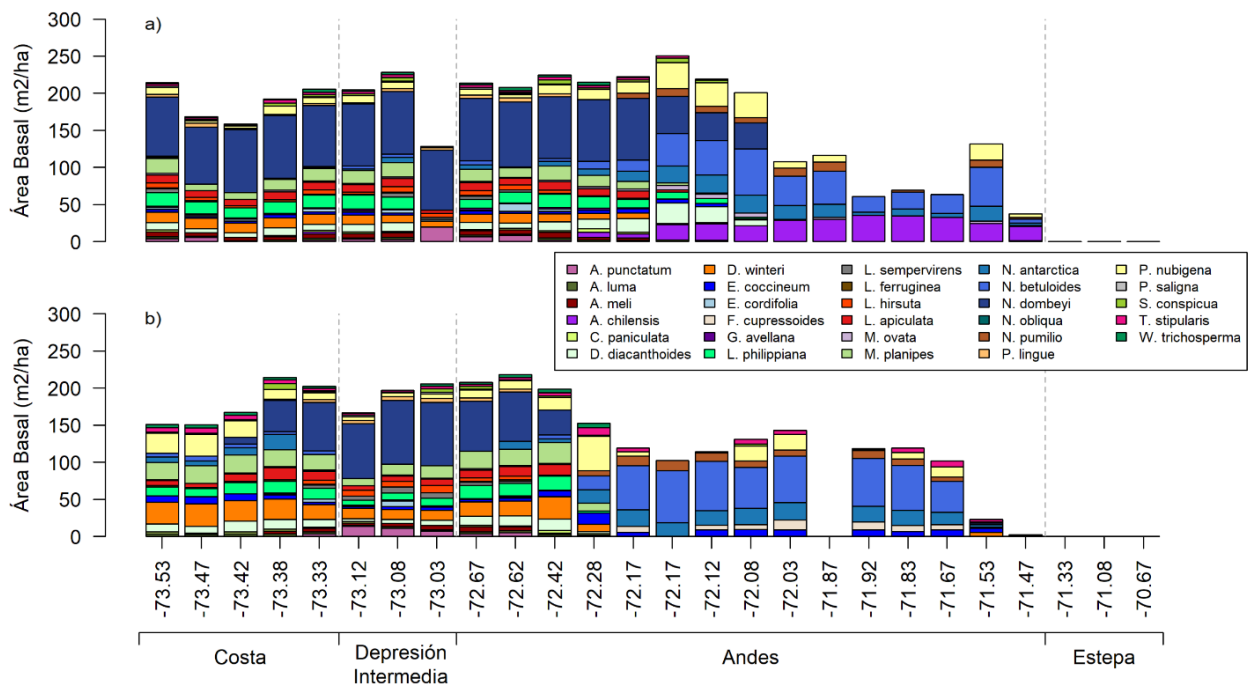


Figura 8. Experimento preliminar para investigar las diferencias en estructura y composición florística del bosque simulada por ForClim v4.0.1 utilizando las grillas climáticas ERA5-Land (A) y CR2Met (B), a lo largo del transecto longitudinal desde la costa de Hueicolla, Chile (73,5°O) hasta la Estepa patagónica al Este de San Carlos de Bariloche, Argentina (70,6°O).

## Experimentos de simulación

### Set de validación de composición de especies

La matriz de presencia-ausencia para las 29 especies incluidas en las simulaciones permitió identificar la composición florística esperada en cada sitio de simulación (Cuadro 2). Esta matriz muestra datos binarios de presencia-ausencia que constituyen el set de validación. Se pudo diferenciar especies (e.g. *Drimys winteri* y *L. apiculata*) que poseen un rango de distribución geográfica amplio para el transecto longitudinal, encontrándose de forma continua desde la vertiente occidental de la Cordillera de la Costa hasta sectores de elevaciones medias-altas (<1.200 m s.n.m.) en la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes. Otro grupo importante de especies (e.g. *Aextoxicon punctatum* y *P. lingue*) fueron

Cuadro 2. Set de validación de composición florística del bosque observada a lo largo del transecto longitudinal de la Ecorregión Valdiviana (Lat. 40,1° a 41,2°S) según la descripción de la vegetación por Luebert y Plissock (2017) y CIEFAP y MMayDS (2016).

Especie	Sitio 01	Sitio 02	Sitio 03	Sitio 04	Sitio 05	Sitio 06	Sitio 07	Sitio 08	Sitio 09	Sitio 10	Sitio 11	Sitio 12	Sitio 13	Sitio 14	Sitio 15	Sitio 16	Sitio 17	Sitio 18	Sitio 19	Sitio 20	Sitio 21	Sitio 22	Sitio 23	Sitio 24	Sitio 25	Sitio 26	Sitio 27
<i>A. punctatum</i>																											
<i>A. luma</i>																											
<i>A. meli</i>																											
<i>A. chilensis</i>																											
<i>C. paniculata</i>																											
<i>D. diacanthoides</i>																											
<i>D. winteri</i>																											
<i>E. coccineum</i>																											
<i>E. cordifolia</i>																											
<i>F. cupressoides</i>																											
<i>G. avellana</i>																											
<i>L. philippiana</i>																											
<i>L. sempervirens</i>																											
<i>L. ferruginea</i>																											
<i>L. hirsuta</i>																											
<i>L. apiculata</i>																											
<i>M. ovata</i>																											
<i>M. planipes</i>																											
<i>N. antarctica</i>																											
<i>N. betuloides</i>																											
<i>N. dombeyi</i>																											
<i>N. obliqua</i>																											
<i>N. pumilio</i>																											
<i>P. lingue</i>																											
<i>P. nubigena</i>																											
<i>P. saligna</i>																											
<i>S. conspicua</i>																											
<i>T. stipularis</i>																											
<i>W. trichosperma</i>																											
<b>Ubicación</b>	C O S T A					D E P R E S I Ó N I N T E R M E D I A			A N D E S										E S T E P A								
<b>Altitud (m.s.n.m.)</b>	277	887	820	697	511	197	62	50	43	172	232	290	893	1434	1427	1425	1236	1239	2384	1521	1027	857	817	1019	1342	980	1101



descritas como presentes en el transecto desde la costa hasta la zona andina, exceptuando las zonas de elevaciones altas de la Cordillera de la Costa (>800 m s.n.m.) y las elevaciones medias-bajas de la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes (>400 m s.n.m.). En paralelo, un pequeño grupo de especies presentan un rango de distribución geográfica que abarca únicamente los sitios de simulación presentes en la Depresión Intermedia, e.g. *L. sempervirens* y *Nothofagus obliqua*. Luego, para las elevaciones medias-altas de la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes (>1.200 m s.n.m) desaparecen varias especies, quedando un grupo de elementos florísticos que constituyen los bosques andinos existentes hasta el límite arbóreo en la Cordillera de los Andes presente en Chile, e.g. *N. pumilio* y *Nothofagus betuloides*. En la medida que se avanza hacia el Este, la vegetación arbórea de la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes se compone principalmente de especies del género *Nothofagus* (*N. pumilio*, *N. dombeyi* y *N. antarctica*) y *A. chilensis*, hasta el tramo final del transecto ubicado en la estepa patagónica, donde no existe presencia de las especies incluidas en las simulaciones.

### **Simulaciones sin competencia interespecífica**

Las simulaciones monoespecíficas permiten que la presencia y crecimiento de una especie dada se vea solamente limitado por las condiciones climáticas o características del suelo que cada sitio posea, quedando exenta de limitaciones en su crecimiento relacionadas con la competencia por luz entre especies. Por lo tanto, esto significa que en este tipo de experimento la presencia de una especie está determinada por las tolerancias bioclimáticas que dicha especie posea.

El experimento evaluado de simulaciones monoespecíficas con el índice Kappa promedio más alto correspondió al experimento que consideró el promedio entre el mínimo y la mediana de las coberturas por celda de cada distribución (Cuadro 3), con un promedio de 0,4. El experimento que recurrió a la mediana como umbral de corte obtuvo un índice Kappa promedio de 0,39 presentando así una diferencia poco significativa respecto del primero. Sin embargo, este último experimento contó con la mayor cantidad de especies con un grado de acuerdo “moderado” o superior ( $Kappa \geq 0,4$ ) en su desempeño de la predicción de presencias-ausencias simulada, sumando 12 especies en total. En lo que sigue, por lo tanto, se utilizaron los parámetros de especies de este último experimento para las simulaciones con competencia interespecífica.

Cuadro 3. Resumen de evaluación de la predicción de ForClim v4.0.1 para la presencia-ausencia de las especies a lo largo del transecto longitudinal de la Ecorregión Valdiviana (40,1° a 41,2°S), a partir de simulaciones sin competencia interespecífica. Cada experimento hace referencia al umbral de corte utilizado en la parametrización de tolerancias bioclimáticas de las especies. El índice Kappa promedio por experimento correspondió al promedio de los índices Kappa obtenidos por las 29 especies en el transecto.

Experimento	Kappa promedio nuevo	Especies con índice de Kappa $\geq 0,4$	
Percentil 10%	0,33	<i>A. punctatum</i>	0,85
		<i>P. lingue</i>	0,85
		<i>L. hirsuta</i>	0,77
		<i>P. saligna</i>	0,77
		<i>L. sempervirens</i>	0,75
		<i>G. avellana</i>	0,71
		<i>E. cordifolia</i>	0,71
		<i>D. winteri</i>	0,51
		<i>A. meli</i>	0,42
Promedio Mínimo-Mediana	0,4	<i>P. lingue</i>	0,92
		<i>L. hirsuta</i>	0,92
		<i>P. saligna</i>	0,92
		<i>A. punctatum</i>	0,85
		<i>E. cordifolia</i>	0,85
		<i>L. sempervirens</i>	0,82
		<i>G. avellana</i>	0,78
		<i>D. winteri</i>	0,60
		<i>L. apiculata</i>	0,55
<i>A. meli</i>	0,47		
Mediana	0,39	<i>A. punctatum</i>	0,92
		<i>P. lingue</i>	0,92
		<i>L. sempervirens</i>	0,91
		<i>E. cordifolia</i>	0,85
		<i>G. avellana</i>	0,85
		<i>L. hirsuta</i>	0,83
		<i>P. saligna</i>	0,74
		<i>L. apiculata</i>	0,63
		<i>D. winteri</i>	0,54
		<i>A. meli</i>	0,53
<i>L. ferruginea</i>	0,50		
<i>S. conspicua</i>	0,50		

## Simulaciones con competencia interespecífica

Los experimentos de simulación con competencia interespecífica obtuvieron una mayor cantidad de especies con un grado de acuerdo “moderado” o superior (i.e. Kappa  $\geq 0,4$ ), con respecto a los experimentos de simulaciones sin competencia interespecífica. Para el caso anterior, el experimento con la mayor cantidad de especies con un índice Kappa  $\geq 0,4$  sumó 12 especies en total (Cuadro 3); mientras que los experimentos con competencia interespecífica obtuvieron 15, 19 y 21 especies con un índice Kappa sobre dicho umbral, correspondiendo al uso del percentil 99%, 95% y 90%, respectivamente.

En particular, los experimentos de simulación con el percentil 90% y 95% para el incremento diamétrico máximo presentaron los mejores desempeños en sus predicciones de composición a lo largo del transecto longitudinal, con valores promedios de índice Jaccard e índice Kappa que se diferenciaron de manera despreciable entre ambos experimentos (Cuadro 4). El experimento con el percentil 90% sumó la mayor cantidad de especies con un valor significativo de índice Kappa en su predicción de presencias-ausencias, al realizar la comparación con los otros dos experimentos; registrando 21 especies con un grado de acuerdo “moderado” o superior. En lo que sigue, se utilizó este set de parámetros para los experimentos de simulación.

Cuadro 4. Resumen de evaluación de la predicción de composición con ForClim v4.0.1 en el transecto longitudinal de la Ecorregión Valdiviana (Lat. 40,1° a 41,2°S), obtenido a partir de simulaciones con competencia interespecífica, variando la tasa de máxima de crecimiento en base a los umbrales de corte de los percentiles 90, 95 y 99%. El promedio del índice Jaccard por experimento correspondió al promedio de los 27 sitios del transecto.

Experimento	Promedio índice Jaccard	Promedio índice Kappa	Cantidad de especies con índice de Kappa $\geq 0,4$	Especies con índice de Kappa $\geq 0,6$
Tasa de crecimiento percentil 90%	0,43	0,47	21/29	<i>G. avellana</i> 0,83
				<i>P. lingue</i> 0,83
				<i>L. sempervirens</i> 0,81
				<i>A. punctatum</i> 0,75
				<i>E. cordifolia</i> 0,75
				<i>P. saligna</i> 0,74
				<i>D. winteri</i> 0,71
				<i>M. planipes</i> 0,67
				<i>W. trichosperma</i> 0,65
<i>L. hirsuta</i> 0,65				

(continúa)

Cuadro 4 (continuación).

Experimento	Promedio índice Jaccard	Promedio índice Kappa	Cantidad de especies con índice de Kappa $\geq 0,4$	Especies con índice de Kappa $\geq 0,6$	
Tasa de crecimiento percentil 95%	0,43	0,47	19/29	<i>E. cordifolia</i>	0,92
				<i>P. saligna</i>	0,92
				<i>A. punctatum</i>	0,83
				<i>P. lingue</i>	0,83
				<i>G. avellana</i>	0,76
				<i>W. trichosperma</i>	0,75
				<i>L. hirsuta</i>	0,74
				<i>D. winteri</i>	0,71
				<i>L. sempervirens</i>	0,7
				<i>M. planipes</i>	0,67
				<i>A. meli</i>	0,65
Tasa de crecimiento percentil 99%	0,39	0,39	15/29	<i>N. obliqua</i>	0,61
				<i>P. lingue</i>	0,83
				<i>L. sempervirens</i>	0,79
				<i>D. winteri</i>	0,78
				<i>A. punctatum</i>	0,75
				<i>L. hirsuta</i>	0,74
				<i>P. saligna</i>	0,73
				<i>M. planipes</i>	0,67
				<i>S. conspicua</i>	0,63
				<i>N. obliqua</i>	0,61

### Análisis de la composición florística de los bosques simulados

En primer lugar, el modelo fue capaz de predecir al inicio del transecto (sentido Oeste-Este) una diversidad de 24 especies para la vertiente occidental de la Cordillera de la Costa, disminuyendo a 10 especies en las altitudes más elevadas de esta unidad fisiográfica (Fig. 9b), para volver a diversificarse en la precordillera de la vertiente oriental de la Cordillera de la Costa.

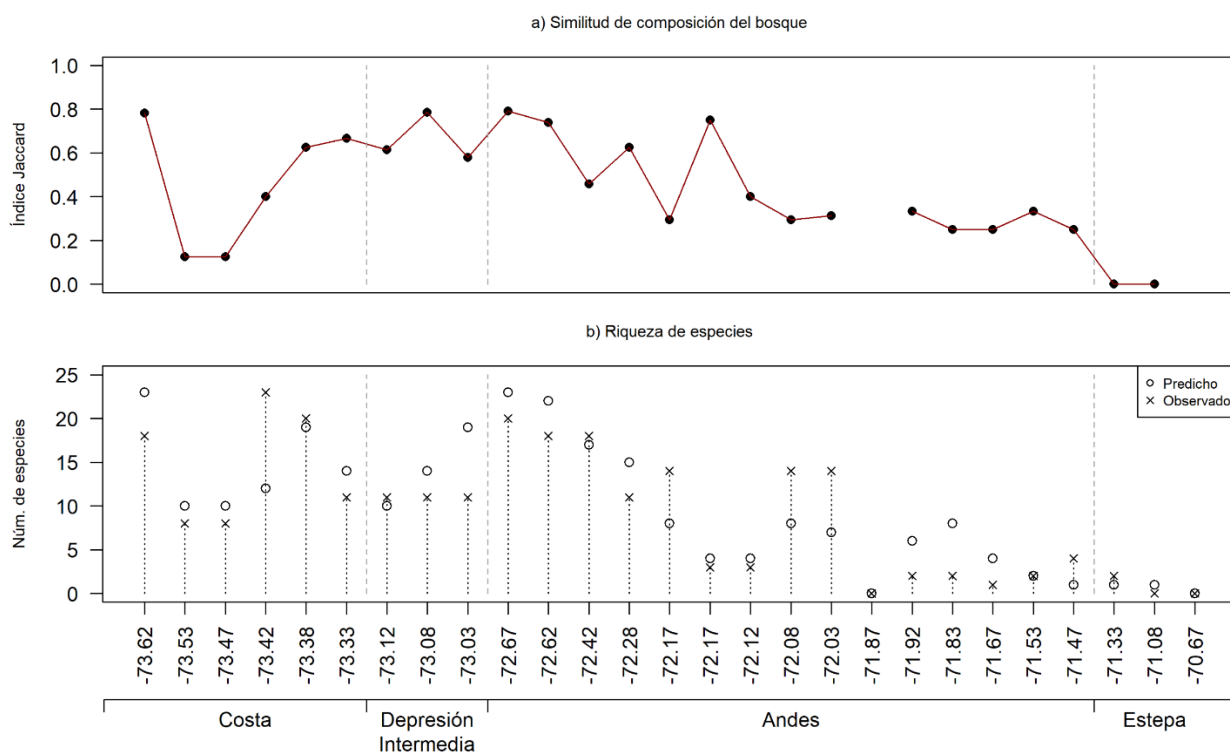


Figura 9. Similitud en la composición florística del bosque simulada por ForClim v4.0.1, con el índice Jaccard (A) y la riqueza de especies observada y predicha (B) por cada sitio de simulación del transecto longitudinal. Para los sitios 19 y 27 (long. 71,87° y long. 70,67°O) el índice Jaccard no aplica al existir ausencia de especies.

En cuanto a los aciertos predichos por el modelo para las comunidades de especies simuladas en el tramo de la Cordillera de la Costa del transecto, se obtuvo en tres sitios una similitud superior a 0,5 en sus índices Jaccard (sitio 1, 4 y 5), con un máximo de 0,78 en el índice Jaccard para el sitio 1 (long. 73,62° O; Fig. 9a). No obstante, se presentó una mayor proporción de falsos negativos u omisiones respecto a las otras subdivisiones restantes del transecto (i.e. Depresión Intermedia, Cordillera de los Andes y Estepa patagónica). Destacan algunas omisiones para las elevaciones medias-altas de la Cordillera de la Costa, desde los sitios 2 al 4, por ejemplo, de *F. cupressoides*, *L. ferruginea*, *N. betuloides*, *Podocarpus nubigena* y *Tepualia stipularis*, junto a algunas otras especies representativas de las comunidades pertenecientes a los bosques existentes al inicio del transecto longitudinal (Cuadro 5). Por último, se evidenció para esta zona costera del transecto una alta proporción de falsos positivos o comisiones en comparación con las otras tres subdivisiones restantes del transecto, es decir, se simulan especies con distribuciones geográficas que no abarcan este tramo del transecto según el set de validación.

La composición florística predicha por el modelo para la Depresión Intermedia marcó el reemplazo de especies por aquellas otras exclusivas de este tramo, e.g. *N. obliqua* y *L. sempervirens*. Los tres sitios de simulación que componen este acotado tramo presentaron un considerable grado de similitud entre la comunidad de especies predicha y el set de

Cuadro 5. Resumen de acuerdos y tipos de errores en predicción de composición florística simulados por ForClim v4.0.1 a lo largo del gradiente altitudinal y longitudinal desde la costa de Hueicolla, Chile (73,5 °O) a la estepa patagónica al este de San Carlos de Bariloche, Argentina (70,6 °O). Se indica el índice Kappa por especie y el índice Jaccard por sitio de simulación. A=Acuerdo (verdadero positivo o verdadero negativo); C=Error por comisión (falso positivo); O=Error por omisión (falso negativo).

Especie	Sitio 01	Sitio 02	Sitio 03	Sitio 04	Sitio 05	Sitio 06	Sitio 07	Sitio 08	Sitio 09	Sitio 10	Sitio 11	Sitio 12	Sitio 13	Sitio 14	Sitio 15	Sitio 16	Sitio 17	Sitio 18	Sitio 19	Sitio 20	Sitio 21	Sitio 22	Sitio 23	Sitio 24	Sitio 25	Sitio 26	Sitio 27	Índice Kappa
A. punctatum	A	A	A	O	O	A	A	A	A	A	A	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.75
A. luma	A	A	A	A	O	A	A	A	C	A	A	A	A	O	A	A	O	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.58
A. meli	A	C	A	O	A	C	C	C	C	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.48
A. chilensis	A	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	O	O	A	A	A	-0.05
C. paniculata	A	C	C	A	A	A	A	A	A	A	A	A	O	A	A	O	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.59
D. diacanthoides	A	C	C	A	A	C	A	C	C	A	A	A	A	O	A	A	O	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.39
D. winteri	A	A	A	A	A	A	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	O	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.71
E. coccineum	C	A	A	A	C	A	A	A	C	C	C	C	C	C	A	A	C	C	A	C	C	C	A	A	A	A	A	0.16
E. cordifolia	A	A	A	O	A	A	O	A	A	A	A	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.75
F. cupressoides	A	O	O	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	C	C	C	C	A	A	C	C	A	A	A	A	A	A	-0.17
G. avellana	A	A	A	O	A	A	A	A	A	A	A	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.83
L. philippiana	A	C	C	A	A	C	A	A	C	A	A	A	O	A	A	A	O	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.46
L. sempervirens	A	A	A	A	O	A	A	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.81
L. ferruginea	A	O	O	O	A	A	A	A	C	A	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.5
L. hirsuta	C	A	A	O	O	A	A	A	A	A	A	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.65
L. apiculata	A	C	C	A	A	A	A	A	A	A	A	A	O	O	A	A	O	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.56
M. ovata	A	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.09
M. planipes	A	A	A	A	A	A	A	A	C	A	A	A	A	O	A	A	O	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.67
N. antarctica	A	C	C	C	C	A	A	A	A	A	A	C	C	A	A	A	A	A	A	C	C	C	C	O	O	A	A	0.16
N. betuloides	A	O	O	O	A	A	A	A	A	A	A	C	C	A	A	O	A	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	0.4
N. dombeyi	C	C	C	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	C	A	A	A	C	A	A	A	A	C	C	A	0.35
N. obliqua	A	A	A	A	O	O	O	A	A	A	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.44
N. punilio	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	C	A	O	O	A	A	A	0.59
P. lingue	A	A	A	O	A	A	A	A	A	A	A	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.83
P. nubigena	A	O	O	O	A	A	A	A	A	C	C	C	A	A	A	A	A	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	0.40
P. saligna	C	A	A	O	A	A	A	A	A	A	A	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.74
S. conspicua	A	O	O	A	A	A	A	A	A	A	A	O	A	O	A	A	O	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.53
T. stipularis	C	O	O	O	A	A	A	A	A	C	C	C	C	C	A	A	C	C	A	A	C	A	A	A	A	A	A	-0.20
W. trichosperma	A	A	A	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	O	A	A	O	O	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0.65
Ubicación	COSTA						DEPRESIÓN INTERMEDIA			ANDES														ESTEPA				
Altitud (m.s.n.m)	217	923	953	698	656	219	69	75	17	173	226	209	816	1474	1408	1870	1230	1209	1797	1064	841	903	890	1229	1282	930	1198	
Índice Jaccard	0.78	0.13	0.13	0.40	0.63	0.67	0.62	0.79	0.58	0.79	0.74	0.46	0.63	0.29	0.75	0.40	0.29	0.31	-	0.33	0.25	0.25	0.33	0.25	0	0	-	

validación, obteniendo los tres sitios de simulación un índice Jaccard  $>0,5$  (Fig. 9a). Al respecto, en la Depresión Intermedia existió la menor proporción de errores del tipo falso positivo y falso negativo con respecto al resto de las subdivisiones del transecto (Cuadro 5).

La vertiente occidental de la Cordillera de los Andes en sus elevaciones bajas ( $<400$  m s.n.m.) agrupa una alta diversidad de especies, sumando 24 especies en total (Fig. 9b) con la aparición de elementos florísticos que no se hallan en las elevaciones bajas de la Depresión Intermedia. Luego, se inicia un reemplazo de especies que no se presentan en las elevaciones medias-altas de la Cordillera de los Andes ( $>900$  m s.n.m.), hasta alcanzar un conjunto florístico con una cantidad bajo las 8 especies en algunos sitios, en la medida que se avanza en dirección hacia el Este y al mismo tiempo se aumenta la altitud de los sitios de simulación. Este fenómeno puede relacionarse a factores como la competencia interespecífica que ocurre en estos sitios de mayor elevación y la reducción significativa de las temperaturas mínimas a una mayor altitud (Fig. 7a). Más hacia el Este en las elevaciones altas ( $> 1.250$  m s.n.m.) de la Cordillera de los Andes, la composición del bosque se encuentra dominada principalmente por especies del género *Nothofagus*, en específico *N. antarctica*, *N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. pumilio*. El modelo predijo correctamente la ausencia total de especies en el sitio 19 (long.  $71,87^{\circ}$ O) que se encuentra a una altitud promedio  $>2300$  m.s.n.m, producto de las condiciones climáticas de montaña, el establecimiento y crecimiento de vegetación arbórea no es posible (Fig. 7a). Para el tramo del transecto presente en la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes, el modelo predijo bosques conformados solo por *N. dombeyi* y *N. antarctica* al alcanzar la Estepa patagónica.

En la subdivisión de la Cordillera de los Andes, se obtuvieron marcadas variaciones en los grados de similitud entre las especies predichas y descritas para estos sitios (Fig. 9a). Esta situación particular pudo estar asociada a la mayor cantidad de sitios que albergó la extensión de esta subdivisión, respecto a las otras tres, lo que generó que la Cordillera de los Andes contara con más del 50% de los sitios de simulación del transecto. En específico, la vertiente occidental en sus elevaciones bajas ( $<400$  m s.n.m.) inició con valores de índice Jaccard  $>0,7$  para los sitios 10 y 11 (long.  $72,67^{\circ}$  y  $72,62^{\circ}$ O, Fig. 9a), como también destacaron los grados de similitud obtenidos en los sitios 13 y 15 (long.  $72,28^{\circ}$  y long.  $72,17^{\circ}$ O), con índices Jaccard superiores a 0,6 (Fig. 9a). Mientras que el resto de los sitios de simulación existentes en esta subdivisión presentaron índices Jaccard inferiores a 0,5 (Fig. 9a).

Además, en la subdivisión del transecto acotada a la Cordillera de los Andes se obtuvo una alta proporción de acuerdos (Cuadro 5), y una menor proporción de falsos positivos, respecto a lo obtenido en la Cordillera de la Costa y la Depresión Intermedia. En paralelo, los falsos negativos se presentaron de manera dispersa y aislada para ciertas especies, a excepción de un conjunto de 9 especies del cual se distingue un patrón de omisiones para los sitios 14, 17 y 18 (long.  $72,17^{\circ}$ ,  $72,08^{\circ}$  y  $72,03^{\circ}$ O, Cuadro 5) en las elevaciones altas de la Cordillera de los Andes ( $>1.250$  m s.n.m.), donde existieron errores de tipo falsos negativos para especies como *Dasyphyllum diacanthoides*, *Laureliopsis philippiana* y *Saxegothaea conspicua*, entre otras (Cuadro 5), producto de la reducción en las temperaturas mínimas para los sitios de simulación presentes en estas elevaciones altas (Fig. 7a).

Por último, para el tramo final del transecto longitudinal presente en la Estepa patagónica el modelo predijo bosques puros o monoespecíficos de *N. dombeyi* para los sitios 25 y 26 (long.  $71,33^{\circ}$  y  $71,08^{\circ}$ O). Mientras que en el último sitio de simulación el modelo predijo la ausencia de especies arbóreas (Fig. 9b). La baja cantidad de especies para estos sitios se

explica por el gradiente de aridez que se acrecienta al avanzar en sentido Oeste-Este (Fig. 7c), con precipitaciones que disminuyen de forma considerable por el efecto de sombra-lluvia que provoca la Cordillera de los Andes sobre este sector, limitando el establecimiento y crecimiento de la vegetación arbórea para los sitios de simulación presentes en la Estepa patagónica.

En relación con los acuerdos conseguidos, en la Estepa patagónica se obtuvo la mayor proporción de acuerdos respecto al resto de las subdivisiones del transecto longitudinal, lo que se relaciona directamente con la concordancia entre el set de validación y las ausencias predichas desde las simulaciones para la mayoría de las especies de interés (Cuadro 5). Sin embargo, existieron índices Jaccard bajos al evaluar la predicción de presencias para las pocas especies que figuran en el set de validación para estos sitios (Fig. 9a). El modelo omitió la presencia de *N. antarctica* y *N. pumilio* en el sitio 25 (Cuadro 5), siendo el último sitio del transecto con presencia de especies arbóreas hacia el Este. El modelo predijo erróneamente la presencia de *N. dombeyi* para el sitio 25 y 26. Lo que provocó desacuerdos entre las presencias potenciales y las predichas por el modelo, que incidió significativamente en los valores del índice Jaccard.

### **Análisis de la estructura de los bosques simulados**

El área basal y la biomasa total simulada presentaron un patrón espacial vinculado con las variaciones que adoptan las variables climáticas a lo largo del transecto. Los valores altos de área basal y de biomasa coincidieron con los sitios de simulación con mayores temperaturas y alta pluviometría. Esta situación se puede reflejar en los sitios de simulación más cercanos al Océano Pacífico y para los sitios ubicados en la Depresión Intermedia. Estas condiciones permiten una mayor riqueza de especies (Fig. 9b), lo que se vincula principalmente con la ausencia de restricciones en el establecimiento y crecimiento por bajas temperaturas.

Para la sección del transecto en la Cordillera de la Costa el modelo predijo áreas basales que fluctúan entre los 135 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> y los 192 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> aproximadamente (Fig. 10b), en donde los valores más bajos se presentaron en aquellos sitios con elevaciones bajas (>400 m s.n.m.) a elevaciones medias-altas (>800 m s.n.m.) de esta unidad fisiográfica. El modelo predijo que los valores de biomasa (Fig. 10c) para estos bosques alcanzaron magnitudes que variaron entre los 757 y 950 ton ha<sup>-1</sup>, siguiendo el mismo comportamiento que presentó el área basal a lo largo del gradiente altitudinal en este tramo del transecto.

El modelo predijo para el tramo del transecto presente en la Depresión Intermedia áreas basales que incrementaron en sentido Oeste-Este, desde los 157 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> en el sitio 7 (long. 73,12°O) a los 209 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> en el sitio 9 (long. 73,03°O). La biomasa total predicha por el modelo tuvo un gradual crecimiento en este mismo sentido Oeste-Este, desde los 817 a 950 ton ha<sup>-1</sup> entre los tres sitios involucrados (Fig. 10c).



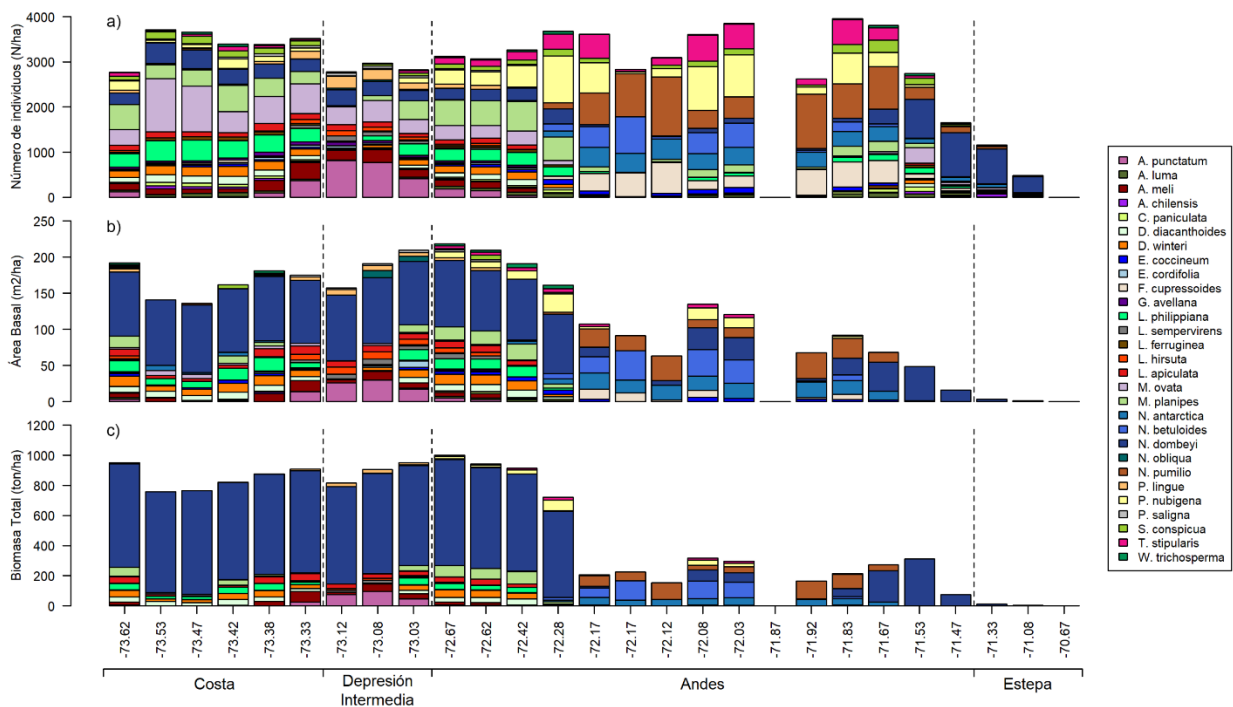


Figura 10. Composición florística y estructura comunitaria de los bosques simulados por ForClim v4.0.1 a lo largo del gradiente altitudinal y longitudinal desde la costa de Hueicolla, Chile (73,5°O) hasta la Estepa patagónica al Este de San Carlos de Bariloche, Argentina (70,6°O). Se describen los patrones estructurales de número de individuos (A), área basal (B) y biomasa total (C) en los sitios del transecto longitudinal.

Cabe destacar la excesiva dominancia de *N. dombeyi* para todos los sitios dentro de estas dos subdivisiones, con valores de áreas basales que superaron con gran diferencia al resto de las especies, ocupando en promedio un 53% del área basal de los nueve sitios de simulación presentes entre la Cordillera de la Costa y la Depresión Intermedia, llegando incluso a ocupar casi un 70% del área basal total del sitio 3 (long. 74,47°O, Fig. 10b).

Luego, para la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes el modelo predijo una caída en los valores de áreas basales en la medida que aumentó la altitud de los sitios. El primer sitio presentó 218 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> en el piedemonte occidental de la Cordillera de los Andes (< 400 m s.n.m.), hasta disminuir a 161 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> en elevaciones medias-altas (long. 72,67° a 72,28°O). Al igual que en las primeras dos subdivisiones, el patrón estructural descrito por la biomasa al inicio de la Cordillera de los Andes tuvo similitudes a lo ocurrido con el área basal, existiendo una caída en sus valores que fluctúan desde 1.000 ton ha<sup>-1</sup> aprox. a 721 ton ha<sup>-1</sup> para estos mismos sitios. Por último, el área basal y la biomasa total de mayor magnitud a lo largo del transecto se presentó dentro de esta subdivisión en el sitio 10 (long. 72,67°O, Fig. 10), lo que posiblemente se relacionó con el ecotono que ocurre en las elevaciones bajas de la Cordillera de los Andes, donde se presenta un ensamble de especies que incluyen algunos elementos florísticos presentes en la Cordillera de la Costa y la Depresión Intermedia, junto al ingreso de especies características de las elevaciones medias-altas de la Cordillera de los Andes.

La caída progresiva en sentido Oeste-Este se intensificó abruptamente desde el sitio 14 hasta el final de la subdivisión de la Cordillera de los Andes. A modo general, para los sitios presentes en elevaciones altas (>1.250 m s.n.m.) el modelo predijo bosques con áreas basales inferiores a 100 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, a excepción de las áreas basales superiores a 120 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> simuladas en los sitios 17 y 18 (long. 72,08°O y 72,03°O). Por su parte, la biomasa total sufrió una caída en su magnitud de 721 ton ha<sup>-1</sup> a cerca de 200-300 ton ha<sup>-1</sup> aproximadamente en dicha parte del transecto. El área basal y la biomasa disminuyeron de forma gradual en la transición hacia la Estepa patagónica (long. 71,83° a 71,47°O, Fig. 10).

Por último, en los sitios de simulación ubicados en la Estepa patagónica el modelo predijo valores inferiores a 5 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> y una biomasa total por debajo de 12 ton ha<sup>-1</sup> aproximadamente (long. 71,33° a 71,08°O). Estos sitios estuvieron dentro de los sitios del transecto longitudinal con los valores más bajos de áreas basales y biomasa, sin considerar el sitio 19 de la Cordillera de los Andes (long. 72,87°O) que se ubicó sobre los 2.000 m s.n.m. y tuvo una ausencia total de especies.

Por otro lado, la densidad de los bosques predicha por el modelo (Fig. 10a) mostró un comportamiento particular respecto a las otras dos variables de estructura comunitaria. Para un mismo sitio de simulación, la proporción de número de individuos por hectárea de cierta especie no se comportó de igual forma que las proporciones de área basal y biomasa total que dicha especie presentó. Esto se debió a los factores de establecimiento que incluye el modelo ForClim, el cual asume una constante disponibilidad de semillas para todas las especies incluidas, por lo que el establecimiento se regula mediante (1) filtros ambientales, según las condiciones de sitio y las tolerancias bioclimáticas de las especies; y (2) factores de competencia interespecífica, lo que influye fuertemente en la composición de especies que se presenta en cada sitio de simulación después de 1500 años (Bugmann, 1996; Huber et al., 2020). De esta forma, fue posible identificar ciertos patrones estructurales y fenómenos en los estratos inferiores del bosque en donde ocurre el reclutamiento de plántulas, que las otras variables no son capaces de describir por sí solas.

En primer lugar, la especie que dominó gran parte de los sitios con considerables valores de área basal y biomasa total fue *N. dombeyi*, siendo la especie dominante desde el inicio del transecto hasta las elevaciones medias-altas de la Cordillera de los Andes, i.e. entre los sitios 1 al sitio 13 (long 73,62° a 72,28°O, Fig. 10). Sin embargo, la densidad predicha para *N. dombeyi* fue menor a otras especies dominantes de estos mismos sitios, como *L. philippiana* o *D. winteri*. Por lo que, para esos sitios el área basal de *N. dombeyi* estuvo constituida en gran medida por individuos de grandes diámetros. De esta manera, aún sin poseer la población con mayor cantidad de árboles por hectárea, en ese tipo de casos la ocupación de espacio de *N. dombeyi* fue superior al resto de las especies.

En contraste, para los mismos sitios mencionados en el ejemplo anterior existieron especies presentes (i.e. la suma de área basal simulada es igual o superior a 1 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) con una proporción importante de número de individuos por ha (e.g. *Myrceugenia ovata*), pero que no lograron sumar áreas basales significativas. Lo que quiere decir que el área basal y biomasa total de dichas especies consistió en gran parte de individuos de diámetro pequeño (DAP < 10 cm). Otro ejemplo de esta misma situación se presentó en los sitios presentes en las elevaciones altas de la Cordillera de los Andes, con especies como *T. stipularis* o *F. cupressoides* (Fig. 10).

## DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran el potencial de ForClim para predecir la composición y distribución de especies para un amplio rango de sitios en la región de Los Lagos y Los Ríos. Se destaca en este estudio la utilidad que posee el uso de transectos longitudinales para capturar la variación espacial de las comunidades, y así evaluar la respuesta de las especies a cambios graduales de las condiciones ambientales (Whittaker, 1951). Otros estudios han utilizado el modelo ForClim para estudiar la variación de la composición de los bosques a través de transectos que capturan gradientes ambientales (Bugmann y Solomon, 1995; Bugmann, 1996; Bugmann y Cramer, 1998; Bugmann y Solomon, 2000; Gutiérrez et al., 2016). En particular, los trabajos de Bugmann y Solomon (2000) y de Gutiérrez et al. (2016) se basan en una escala espacial con características similares a la escala utilizada por la presente investigación, con desempeños similares al de esta investigación del modelo ForClim para capturar gradientes ambientales en bosques templados del hemisferio norte.

El transecto utilizado en esta investigación es similar a otros estudios que describen perfiles vegetacionales para la Cordillera de la Costa y para la vertiente de la Cordillera de los Andes presente en Chile (Hueck, 1978; Peralta, 1982; Donoso, 1994; Aguilera y Amigo 2001). Los resultados obtenidos en este estudio presentan similitud en los cambios vegetacionales sugeridos por estos autores, pero con potenciales variaciones relacionadas a las diferencias en la información climática utilizada. En la presente investigación, solo cuatro sitios tuvieron valores de índice de Jaccard  $<20$  a lo largo del transecto estudiado. Estos resultados sugieren un buen desempeño de ForClim para predecir la composición de los bosques en el área de estudio.

A modo general, la parametrización climática indicó que CR2Met presenta una mejor representación de las variaciones climáticas del transecto generadas por la orografía (Fig. 6). En la Cordillera de los Andes, CR2Met mostró mayores valores de precipitaciones en la medida que las elevaciones incrementaban, coincidiendo con Pollmann y Veblen (2004) donde se describe un rango de variación de las precipitaciones desde los 3.100 mm en elevaciones bajas ( $<400$  m s.n.m.) hasta valores sobre los 6.000 mm en elevaciones altas ( $>1.250$  m s.n.m.) del Parque Nacional Puyehue. CR2Met mostró una considerable caída en las precipitaciones producto de la condición de semi-aridez en la Estepa patagónica, desde los 1.500 mm hasta los 300 mm; lo que se asemeja a la reducción de precipitaciones descrita por varios autores, quienes describen reducciones desde 2.000 mm hasta los 600 mm de precipitaciones anuales en el límite de los bosques de *A. chilensis* presentes en comunidades dominantes de Estepa y vegetación herbácea (Dezzotti y Sancholuz, 1991; Matteucci, 2015). Por último, en sectores sin vegetación arbórea las precipitaciones suman 300 mm anuales en la Estepa patagónica presente en Río Negro, Argentina (Estomba et al., 2005; Speziale, 2012).

### **Patrones estructurales de bosques en estado de sucesión tardía**

Los bosques simulados buscan representar las características de bosques con un estado estable de desarrollo dentro de la sucesión ecológica, a través de la predicción de la composición de especies y la estructura comunitaria vinculada a un bosque primario en estado de sucesión tardía, sin considerar las alteraciones que implica la acción humana sobre los bosques (Bugmann, 1994). No obstante, la información que se encuentra disponible al momento de contrastar lo obtenido desde las simulaciones sobre variables estructurales como área basal, densidad de rodal y biomasa total; son descritas mayoritariamente para bosques secundarios en diversos grados de alteración. Por esto, los resultados de estructura del modelo deben ser tomados con precaución.

En general, ForClim tendió a sobreestimar los valores de área basal simulada principalmente en la Cordillera de la Costa y subestimó el área basal para diferentes elevaciones de la Cordillera de los Andes y en el tramo final de transición a la Estepa patagónica (Fig. 10b). En la Cordillera de la Costa, el rango de área basal predicho por ForClim fue de 135 a 192  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ , en contraste con los registros de 85  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$  para elevaciones altas en la Cordillera de la Costa de Valdivia (Donoso, 1994) y de 105  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$  de área basal correspondientes a un rodal del bosque costero siempreverde en elevaciones bajas, ubicado en el norte de Chiloé (Gutiérrez et al., 2008). Los resultados mostraron una reducción del área basal de los bosques al aumentar las elevaciones en la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes (Fig. 10b). Sin embargo, según lo descrito en inventarios forestales (Pollmann y Veblen, 2004), se hallaron diferencias superiores a 40  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$  en las elevaciones bajas y 60  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$  elevaciones media-altas (con rodales ubicados a los 400 y 900 m s.n.m.). Los sitios presentes en elevaciones altas (e.g. 1.320 m s.n.m) tuvieron subestimaciones menores (con diferencias de 15-20  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ ) entre la predicción de área basal y lo descrito por los rodales (Pollmann y Veblen, 2004). En el límite con la Estepa patagónica, Dezzotti y Sancholuz (1991) reportan bosques con registros de área basal de 36,7  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$  para bosques mixtos de *A. chilensis* y *N. dombeyi* y 55,6  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$  para bosques puros de *A. chilensis*, respectivamente. Mientras que Paritsis y Aizen (2008) describen un área basal promedio de 109,8  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$  en rodales de diferentes edades y estructuras dominados por *N. dombeyi* (Paritsis y Aizen, 2008). En contraste, el modelo predijo bosques monoespecíficos de *N. dombeyi* que van desde los 68  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$  a los 15  $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$  al acercarse a la Estepa patagónica en sentido Oeste-Este, para los sitios ubicados en el límite de los bosques de la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes (Fig. 10b).

En particular, la subdivisión de la Depresión Intermedia no cuenta con información de rodales con bosques en un estado de desarrollo avanzado, debido a las fuertes modificaciones en la extensión, composición y estructura que han sufrido las superficies boscosas durante la ocupación histórica de dicho sector para el área de estudio (Lara et al., 2012).

Por otro lado, la biomasa total simulada por el modelo ForClim incluyó la totalidad de la parte aérea del bosque, i.e. la suma del contenido de biomasa de fustes, ramas y hojas. Mientras que las estimaciones realizadas para los bosques nativos en Chile, y en particular para los bosques templados lluviosos, se acota a una parte de esta biomasa aérea de los rodales, y en muchas ocasiones se expresan como estimaciones de contenido de carbono (Marquet et al., 2019). Generalmente, estas estimaciones recurren al uso de promedios

ponderados por árbol, debido a la distribución de la biomasa en los componentes de cada individuo, en donde el fuste concentra la mayor cantidad de biomasa (Gayoso y Guerra, 2005). Por ello, a diferencia de la biomasa total de los bosques simulados por el modelo ForClim, en reiterados casos la biomasa estimada para bosques cercanos al área de estudio se encuentra expresada en contenido de C, el cual corresponde a un promedio de 44,1% de la biomasa total de los rodales, según lo indicado por Schlegel (2001) para bosques templados lluviosos. Esta situación significó una sobreestimación en la biomasa total obtenida desde las simulaciones de ForClim, en comparación con los estudios consultados para bosques costeros y andinos de la región de los Lagos (Schlegel, 2001; Pérez-Quezada et al., 2015; Urrutia-Jalabert et al., 2015; Marquet et al., 2019).

Por último, la densidad de los bosques simulados mostró una tendencia de valores entre los sitios de simulación que rondan los 3.000 árboles  $\text{ha}^{-1}$  aproximadamente, a excepción de los sitios de mayor altitud y la transición hacia la Estepa patagónica (Fig. 10a); con valores de densidad relativos por especie que permitieron reconocer poblaciones que constaban mayoritariamente de individuos de menor tamaño. Veblen et al. (1981) describió rodales para distintas elevaciones en la vertiente occidental de la Cordillera de la Costa, con disminuciones en las densidades desde 3.334 árboles  $\text{ha}^{-1}$  a 1.235 árboles  $\text{ha}^{-1}$  para rodales presentes a 260 m s.n.m. y a 800 m s.n.m., respectivamente. En cambio, los resultados obtenidos describen un comportamiento contrario respecto a la densidad simulada para el mismo gradiente altitudinal (Fig. 10a), dado que los sitios en la Cordillera de la Costa presentaron un aumento de su densidad al aumentar la altitud desde 2.773 árboles  $\text{ha}^{-1}$  a 3.708 árboles  $\text{ha}^{-1}$ , en elevaciones similares a los rodales del estudio mencionado. Este fenómeno puede relacionarse con la configuración del establecimiento utilizada por el modelo ForClim, la cual cuenta con una disponibilidad constante de semillas para todas las especies incluidas para cada sitio (Huber et al., 2020), siendo el establecimiento de cada especie regulada por los mecanismos mencionados anteriormente (i.e. filtros ambientales y factores de competencia). Este supuesto tiende a representar una regeneración constante, que puede generar altos valores de densidad para algunas especies.

### **Relevancia de la parametrización de las especies en el desempeño del modelo**

La parametrización bioclimática especie-específica se basó en la determinación de las tolerancias bioclimáticas al interior de los rangos de distribución geográfica de cada especie, estos parámetros buscan representar el comportamiento que cada especie posee ante variables ambientales que condicionan su establecimiento y desarrollo (Bugmann y Solomon, 2000). Se destaca que la evaluación del modelo a través del índice Kappa fue clave para las decisiones que permitieron discriminar los mejores parámetros especie-específicos. Esta evaluación entregó índices Kappa por especie que fueron interpretados junto a los errores de tipo falso positivo y falso negativo (comisión y omisión, respectivamente); las estadísticas de sensibilidad (la probabilidad de que el modelo predecirá correctamente una presencia) y especificidad (la probabilidad de que el modelo predecirá correctamente una ausencia); y la proporción de predicciones correctas. Esto permitió alcanzar la mejor predicción de

presencia-ausencia en el transecto longitudinal para cada especie de interés, conjugando aspectos de limitaciones ecológicas y la biogeografía de las especies incluidas.

Los grados de acuerdo obtenidos desde el índice Kappa (Cuadro 5, detalles ver en Apéndice 2) permitieron reconocer que, en general, aquellas especies con rangos de distribución geográfica que reúnan una o más de las siguientes características presentaron un grado de acuerdo aceptable o moderado (i.e. un índice Kappa  $\geq 0,4$ , Landis y Koch, 1977): (a) amplia extensión y (b) baja discontinuidad geográfica. Por ejemplo, las especies con distribuciones que abarcan extensas superficies y con alta continuidad como por ejemplo *P. lingue*, *D. winteri* y *G. avellana*, obtuvieron índices Kappa  $\geq 0,6$ . También aquellas especies que no cuentan con una gran extensión latitudinal pero poseen continuidad en sus distribuciones, de igual manera alcanzaron desempeños con un grado de acuerdo moderado a sustancial, e.g. *A. meli*, *L. sempervirens* y *N. obliqua*. En cambio, especies con distribuciones geográficas discontinuas presentaron problemas en su parametrización de tolerancias bioclimáticas, e.g. *A. chilensis*, *F. cupressoides* y *N. antártica*, con índices Kappa  $< 0,2$  (Veblen y Markgraff, 1988; Donoso et al., 1993; Donoso, 1994; Salinas et al., 2014). Esta condición de desagregación en una distribución geográfica puede ocurrir por variaciones espaciales de la vegetación debido a cambios abruptos en el material parental que originan suelos con condiciones muy diferentes; cambios en la humedad del suelo provocados por diferencias de drenaje; cambios en la posición topográfica que determinan variaciones microclimáticas; y cambios derivados de la historia vegetacional del lugar producto de los efectos de disturbios como incendios, temporales de viento u otro evento (Donoso, 1994).

Por un lado, *F. cupressoides* es una especie que cuenta con una distribución geográfica reducida y con una gran discontinuidad entre los 39° 50' S y los 42° 30' S, acotada principalmente a ambientes con condiciones de suelo específicas y de baja competencia interespecífica, debido a la inhibición en su germinación y establecimiento que genera la habilidad competitiva de otras especies en ambientes con alta diversidad de especies (Donoso et al., 1993). Por otra parte, *A. chilensis* posee una extensión latitudinal amplia en su distribución geográfica, con presencia en los bosques mediterráneos en la zona central de Chile y en los bosques templados lluviosos de la Ecorregión Valdiviana hacia la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes. No obstante, su presencia en su distribución septentrional se reduce a bosquetes en sectores de sitios pedregosos o muy áridos con comunidades discretas (Donoso, 1994), mientras que en sus poblaciones más australes *A. chilensis* se restringe a rodales en las laderas de exposición norte, dentro del ecotono del bosque templado lluvioso y la Estepa patagónica (Veblen y Markgraf, 1988).

Uno de los sectores de mayor complejidad para representar las tolerancias bioclimáticas se presentó entre la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes y la transición a la Estepa patagónica, en donde existe una baja riqueza de especies según la vegetación descrita para el área de estudio (Fig. 9b). Esta reducida cantidad de especies descritas constituyó una exigente prueba para la predicción de presencias simuladas por el modelo en estos sitios, presentándose omisiones (e.g. *N. antártica* y *N. pumilio*) que incidieron sobre los bajos índices de Jaccard obtenidos (Fig. 9a). No obstante, esta situación significó al mismo tiempo la ausencia de un grupo mayoritario de especies en la vegetación descrita para este tramo final del transecto, lo que coincidió con las ausencias predichas en las simulaciones para los sitios presentes en la transición a la Estepa patagónica, presentándose una alta proporción de acuerdos (Cuadro 5), debido a las bajas tolerancias de varias especies frente a las condiciones

de sequía de estos sitios (Fig. 7c). También, para estos mismos sitios se obtuvieron comisiones de especies como *E. coccineum*, *F. cupressoides* y *T. stipularis*; y en paralelo, acuerdos en la presencia de *N. dombeyi*, *N. pumilio* y *N. antártica*, las especies con mayor tolerancia al gradiente de sequía descrito para el final del transecto (Cuadro 5). Dado que el índice Kappa es dependiente de la prevalencia, la sensibilidad y la sensibilidad para su cálculo (Allouche et al., 2006), una consideración para el análisis descrito previamente requiere considerar las limitaciones que implica enfocarse en el índice Kappa de manera aislada. Se sugiere complementar la evaluación del desempeño del modelo con la inclusión de otros estadísticos como la proporción de acuerdos y el área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés).

Por último, a partir de los resultados de las simulaciones con competencia interespecífica se reconoce la importancia de seleccionar la tasa de crecimiento especie-específica más apropiada a incluir en las simulaciones. Según los resultados, se optó por el uso del umbral de corte del percentil 90%, basándose en el desempeño obtenido para predecir la composición florística y en la cantidad de especies con grado de acuerdo moderado o superior ( $Kappa \geq 0,4$ ). Sin embargo, no existieron diferencias significativas entre las evaluaciones bajo el uso del percentil 90% y percentil 95%. En cambio, el uso del umbral de corte del percentil 99% en la parametrización de la tasa de crecimiento se distanció de forma notoria con los otros dos umbrales de corte mencionados anteriormente, con un peor desempeño en la predicción de la composición. Este resultado puede vincularse a potenciales errores de medición del crecimiento y la calidad de la información para las especies estudiadas.

Los registros de incrementos diamétricos corresponden a bases de datos dendrocronológicas con registros de anillos de crecimiento, las que fueron utilizadas para aproximarse empíricamente al modelo simplificado que ocupa el modelo ForClim en determinar el máximo crecimiento teórico del DAP bajo condiciones óptimas (Bugmann, 2001; Huber et al., 2020). Estos registros contaron con marcadas diferencias en la disponibilidad de datos entre las especies de interés, dando lugar a casos con especies que contaron con una baja cantidad de registros ( $n < 10$ ), e.g. *L. ferrugínea*, *C. paniculata*, *A. meli*. Lo que significó que, por un lado, (1) la tasa de crecimiento para algunas de estas especies presentara variaciones despreciables entre los umbrales de corte; y, por otra parte, (2) que algunas especies que no contaron con registros dendrocronológicos (e.g. *L. hirsuta*, *M. planipes*, *T. stipularis*) adoptaran las tasas de crecimiento de especies con disponibilidad de datos y con las que compartían rasgos funcionales similares. Estas limitaciones redujeron la posibilidad de integrar de manera representativa las características de estas especies sin datos o con pocos registros, lo que pudo repercutir en la evaluación obtenida de la predicción de composición florística del modelo. Es importante notar la fuerte influencia que posee la tasa de crecimiento en el comportamiento de las simulaciones (Huber et al., 2020). Por ejemplo, ForClim recurre a un modelo de mortalidad de individuos que incluye el estrés inducido por una baja lumínica (Bigler y Bugmann, 2003). Por lo que una inapropiada parametrización de la tasa de crecimiento puede ser responsable de una predisposición de los individuos de cierta especie a morir por estrés reducido en la simulación. En el futuro, se debe mejorar las estimaciones de crecimiento diamétrico de las especies mencionadas para mejorar los resultados de las predicciones de ForClim, ya que según lo mencionado resulta primordial en la representación de la capacidad competitiva de cada especie en las simulaciones y, por ende, termina por incidir en la predicción de la composición florística de los bosques.

## Potenciales aplicaciones del modelo

La presente investigación es un punto de partida relevante para la aplicación del modelo en futuras investigaciones en Chile. Se logró representar a una escala regional la composición florística y estructura comunitaria de varios tipos de bosques característicos del centro-sur de Chile considerando sus especies arbóreas dominantes, sin incorporar las alteraciones que ha implicado la presión histórica de la acción humana sobre la extensión, composición y estructura de estos sistemas naturales. Esto último permitió delimitar una aproximación de posibles distribuciones potenciales pasadas que tuvieron los bosques dentro del área de estudio, previa a la ocupación histórica de los territorios del transecto, principalmente para las especies dominantes de los bosques. El modelo ForClim cuenta con un submodelo de manejo que puede ser utilizado para configurar simulaciones con bosques bajo diferentes escenarios, ya sea bajo manejos silvícolas como también para bosques sin manejo. De manera que este submodelo posee una potencialidad para generar reconstrucciones representativas de la historia vegetacional de cierto lugar, añadiendo manejos silvícolas que imiten o se aproximen a los efectos estructurales que poseen los disturbios naturales sobre los bosques. Haciendo énfasis en la relevancia que poseen los disturbios sobre la dinámica de poblaciones en la sucesión ecológica que dio origen a las comunidades forestales de los bosques actuales (Promis, 2016). Al mejorar el funcionamiento y desempeño que tiene el modelo para el caso de los bosques templados lluviosos, las reconstrucciones de la historia vegetacional de un cierto lugar permitirían simular escenarios a futuro para los bosques actuales; a través de experimentos que analicen las respuestas de los bosques ante el cambio climático, y predecir cambios futuros sobre la composición y estructura de los bosques actuales (Mina et al., 2017).

El uso de modelos dinámicos de vegetación como ForClim se posiciona como una herramienta para predecir las potenciales repercusiones sobre la dinámica de los bosques, derivadas de los efectos que el cambio climático está teniendo en el aumento de la vulnerabilidad de estos sistemas naturales, dado los inminentes cambios en el régimen de precipitaciones y temperatura (Gutiérrez et al., 2014; Marquet et al., 2019). Por lo que el desarrollo de esta herramienta es útil para investigaciones que hipoteticen, a través del uso de la modelación dinámica de la vegetación, acerca de cambios futuros en el patrón sucesional, en la composición florística de los bosques, y en la distribución actual de las especies arbóreas dominantes de los bosques templados lluviosos; ante las futuras condiciones de precipitación y temperatura (Gutiérrez et al., 2016).

Por otro lado, la provisión de servicios ecosistémicos que son capaces de brindar los bosques a los sistemas socioecológicos resulta fundamental ante el escenario de cambio climático global, en donde destacan servicios como la captura de C, la provisión de agua y la regulación climática (Oyarzún et al., 2005). Además, el aumento de la demanda por recursos naturales derivado del crecimiento de la población y la presión antrópica a la que se exponen los bosques generan efectos negativos sobre los servicios ecosistémicos producidos por estos ecosistemas forestales (Marquet et al., 2019). Bajo este escenario de incertidumbre, los modelos con sensibilidad climática que permiten simular la estructura de los bosques son



herramientas clave para evaluar estrategias de manejo silvícola bajo escenarios futuros inciertos (Mina et al., 2017).

Finalmente, las estimaciones sobre la capacidad de secuestro de C que poseen los bosques al actuar como sumideros en el contexto actual de cambio climático global corresponde a un aspecto clave de la discusión acerca de las medidas de mitigación para hacer frente a los actuales y futuros niveles atmosféricos de CO<sub>2</sub> (Marquet et al., 2019). Por ello, resulta fundamental poder representar en los modelos dinámicos de vegetación las estructuras comunitarias de los bosques nativos en Chile de manera más precisa. Esto permitiría contribuir con conocimiento científico basado en el uso de modelos de dinámica vegetacional, como ForClim, con capacidad de predecir cambios potenciales en las estructuras de los bosques bajo escenarios de cambio climático que alteren la provisión de servicios como producción de madera, captura de carbono y protección ante amenazas naturales (Mina et al., 2017). Estas evidencias acerca del potencial de los bosques en la lucha contra el cambio climático significan un importante insumo en la promoción de iniciativas que consideren la restauración y conservación de los bosques nativos, como una medida urgente y prioritaria de mitigación y adaptación a los efectos del cambio climático sobre los sistemas naturales y la población presente en Chile. Fomentar este tipo de soluciones basadas en la naturaleza ayudaría a incrementar la superficie nacional de cobertura forestal, y a su vez asegurar los múltiples beneficios que entregan los bosques nativos a los ecosistemas y al ser humano (Beatty et al., 2018).

## CONCLUSIONES

En la presente investigación se evaluó el modelo dinámico vegetacional ForClim para los bosques templados lluviosos presentes en la Ecorregión Valdiviana, mediante la predicción de la variación espacial que poseen la composición y estructura de los bosques a lo largo de un transecto longitudinal. Se obtuvo una parametrización del modelo que incluye 29 especies arbóreas dominantes de los bosques templados lluviosos de la Ecorregion Valdiviana, representando sus rasgos funcionales, tolerancias bioclimáticas y la capacidad competitiva para cada una.

Los resultados muestran una composición de especies simulada por ForClim con un grado de similitud aceptable para varios de los sitios presentes entre el Océano Pacífico y las elevaciones medias-altas de la Cordillera de los Andes de la región de los Ríos y los Lagos. La evaluación del modelo arrojó que sobre los dos tercios de las especies incluidas presentan un grado de acuerdo superior o moderado en la predicción de presencias-ausencias en sus distribuciones geográficas. La estructura predicha por el modelo para los bosques mostró un patrón espacial vinculado con las variaciones que adoptan las variables climáticas a lo largo del transecto, con sobreestimaciones y subestimaciones en comparación con los inventarios

forestales disponibles. Esto permite, por primera vez en la Ecorregión, predecir la composición los bosques de manera dinámica con el modelo ForClim.

Este estudio es un punto de partida para la aplicación y desarrollo de modelos dinámicos de vegetación para bosques altamente diversos y estructuralmente complejos, como son los bosques templados lluviosos de la Ecorregion Valdiviana. Las limitaciones y aspectos por mejorar expuestos en esta investigación pueden mejorar el uso de modelos dinámicos de vegetación en Chile, y contribuir en las estimaciones de captura de carbono de los paisajes forestales. Esto permitiría resaltar la necesidad contingente de restaurar, conservar y aumentar la cobertura actual que poseen los bosques nativos en Chile, bajo el contexto de cambio climático y alta demanda de uso antrópico al que se ven enfrentados.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguilella, A.; J. Amigo; J. Mota-Poveda y T. Gómez-Mercado. 2001. Transectos de vegetación en el centro-sur de Chile. Vegetación y cambios climáticos. *Vegetación y cambios climáticos*: 87–101.
- Allouche, O.; A. Tsoar y R. Kadmon. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43 (6): 1223–1232.
- Austin, M.P. y T.M. Smith. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetation* 83, 35- 47.
- Beatty, C.; N.A. Cox y M. Kuzee. 2018. Directrices relativas a la biodiversidad para la evaluación de oportunidades de restauración de paisajes forestales. Primera edición. Gland, Suiza: UICN, 43p.
- Bigler, C. y H.K.M. Bugmann. 2003. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research* 33 (2): 210–221.
- Botkin, D.B.; J.F. Janak y Wallis, J. R. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *The Journal of Ecology*, 849-872.
- Bugmann, H.K.M. 1994. On the Ecology of Mountainous Forests in a Changing Climate: A Simulation Study. 258p. Tesis doctoral. ETH Zurich. Zurich, Suiza.
- Bugmann, H. K. M. y A.M. Solomon. 1995. The use of a European forest model in North America: a study of ecosystem response to climate gradients. *Journal of Biogeography* 22 (2–3): 477–484.
- Bugmann, H.K.M. 1996. A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology*, 77(7), 2055-2074.
- Bugmann, H.K.M. y W. Cramer. 1998. Improving the behavior of forest gap models along gradients. *Forest Ecology and Management*, 103, 247–263.
- Bugmann, H.K.M. y A.M. Solomon. 2000. Explaining forest composition and biomass across multiple biogeographical regions. *Ecological Applications*, 10.
- Bugmann, H.K.M. 2001. A review of forest gap models. *Climatic Change* 51 (3–4): 259–305.
- Bugmann, H.K.M.; S.D. Wullschleger; D.T. Price; K. Ogle; D.F. Clark y A.M. Solomon. 2001. Comparing the performance of forest gap models in North America. *Climatic Change*, 51, 349–388 p.
- Copernicus Climate Change Service (C3S) (2019): C3S ERA5-Land reanalysis. Copernicus Climate Change Service.
- Cerda, J. y L. Villarroel. 2008. Evaluación de la concordancia inter-observador en investigación pediátrica: Coeficiente de Kappa. *Revista Chilena de Pediatría* 79 (1): 54–58.

- CIEFAP (Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico) y MAyDS (Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable). 2016. Actualización de la Clasificación de tipos forestales y cobertura del suelo de la Región Bosque Andino Patagónico. Informe final. 111p.
- CIREN (Centro de Información de Recursos Naturales). 2003. Estudio Agrológico: Descripción de suelos, materiales y símbolos. X Región. Publicación CIREN N° 123. 379p.
- CIREN (Centro de Información de Recursos Naturales). 2005. Estudio Agrológico: Descripción de suelos, materiales y símbolos. XI Región. Publicación CIREN N° 130. 126p.
- Cohen, J. 1960. A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, 20, 37–46.
- CONAF (Corporación Nacional Forestal). 2014. Plan de Manejo Parque Nacional Alerce Costero. Documento operativo. 189p. Ministerio de Agricultura, Gobierno de Chile.
- De la Fuente, A. y N. Pacheco. 2017. Biomasa, producción de semillas y fenología de Chusquea montana tras su floración masiva y sincrónica en el Parque Nacional Puyehue, Chile. *Bosque* 3 (38): 599–604.
- Dezzotti, A. y L. Sancholuz. 1991. Los bosques de Austrocedrus chilensis en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bosque* 12 (2): 43–52.
- Donoso, C. 1994. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. Editorial Universitaria. 2da. edición. Santiago. 484p.
- Donoso, C.; V. Sandoval; R. Grez y J. Rodriguez. 1993. Dynamics of Fitzroya cupressoides Forests in Southern Chile. *Journal of Vegetation Science* 4 (3): 303.
- Estomba, D.; A. Ladio y M. Lozada. 2005. Plantas medicinales utilizadas por una comunidad mapuche en las cercanías de Junín de los Andes, Neuquén. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 4 (6): 107–112.
- Fischer, R.; A. Ensslin; G. Rutten; M. Fischer; D.S. Costa; M. Kleyer et al. 2015. Simulating carbon stocks and fluxes of an African tropical montane forest with an individual-based forest model. *PLoS ONE* 10 (4): 1–13.
- Fischer, R.; F. Bohn; M. Dantas de Paula; C. Dislich; J. Groeneveld; A.G. Gutiérrez et al. 2016. Lessons learned from applying a forest gap model to understand ecosystem and carbon dynamics of complex tropical forests. *Ecological Modelling* 326: 124–133.
- Gayoso, J. y J. Guerra. 2005. Contenido de carbono en la biomasa aérea de bosques nativos en Chile. *Bosque (Valdivia)* 26 (2): 33–38.
- Gutiérrez, A.G.; J.C. Aravena; N.V. Carrasco-Farías; D.A. Christie; M. Fuentes y J.J. Armesto. 2008. Gap-phase dynamics and coexistence of a long-lived pioneer and shade-tolerant tree species in the canopy of an old-growth coastal temperate rain forest of Chiloé Island, Chile. *Journal of Biogeography* 35 (9): 1674–1687.
- Gutiérrez, A.G. y A. Huth. 2012. Successional stages of primary temperate rainforests of Chiloé Island, Chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14 (4): 243–256.

- Gutiérrez, A.G.; J.J. Armesto; M.F. Díaz y A. Huth. 2014. Increased drought impacts on temperate rainforests from Southern South America: Results of a process-based, dynamic forest model. *PLoS ONE* 9 (7): 37–43.
- Gutiérrez, A.G.; R. S. Snell y H.K.M. Bugmann. 2016. Using a dynamic forest model to predict tree species distributions. *Global Ecology and Biogeography* 25 (3): 347–358.
- Huber, N.; H.K.M. Bugmann y V. Lafond. 2020. Capturing ecological processes in dynamic forest models: why there is no silver bullet to cope with complexity. *Ecosphere* 11 (5).
- Hueck, H. 1978. Ecología, composición e importancia económica: los bosques de sudamérica. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica Ltda (GTZ), Eschborn, Alemania.
- IGN (Instituto Geográfico Nacional). Plataforma de Información Geoespacial. [en línea]. Ministerio de Defensa, Argentina. Recuperado en: < <https://www.ign.gov.ar/NuestrasActividades/InformacionGeoespacial/CapasSIG> >. Consultado el: 28 de Julio de 2020.
- Köhler, P. y A. Huth. 2010. Towards ground-truthing of spaceborne estimates of above-ground life biomass and leaf area index in tropical rain forests. *Biogeosciences* 7 (8): 2531–2543.
- Landis, J.R. y G.G. Koch. 1977. The Measurement of Observer Agreement for Categorical Data. *Biometrics* 33 (1): 159.
- Lara, A.; A. Wolodarsky-Franke; J.C. Aravena; M. Cortés; S. Fraver y F. Silla. 1994. Fire Regimes and Forest Dynamics in the Lake Region of South-Central Chile: 322–342.
- Lara, A.; S. Fraver; J.C. Aravena y A. Wolodarsky-Franke. 1999. Fire and the dynamics of *Fitzroya cupressoides* (alerce) forests of Chile's Cordillera Pelada. *Ecoscience* 6 (1): 100–109.
- Lara, A.; M.E. Solari; M. Prieto y M.P. Peña. 2012. Reconstrucción de la cobertura de la vegetación y uso del suelo hacia 1550 y sus cambios a 2007 en la ecorregión de los bosques valdivianos lluviosos de Chile (35° - 43° 30' s). *Bosque* 33 (1): 13–23.
- Luebert, F. y P. Pliscoff. 2017. *Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile*. 2° Edición. Editorial Universitaria.
- Lusk, C.H. 1996. Gradient analysis and disturbance history of temperate rain forests of the coast range summit plateau, Valdivia, Chile. *Revista chilena de historia natural*, 69, 401-411.
- Marquet, P.A.; A. Lara; A. Altamirano; A. Alaniz; C. Álvarez; M. Castillo; M. Galleguillos; A. Grez; Á.G. Gutiérrez; J. Hoyos Santillán; D. Manushevich; R.M. Garay; A. Miranda; E. Ostria; F. Peña Cortés; J. Pérez-Quezada; A. Sepúlveda; J. Simonetti y C. Smith. 2019. Cambio de uso del suelo en Chile: Oportunidades de mitigación ante la emergencia climática. Informe de la mesa Biodiversidad. Santiago: Comité Científico COP25; Ministerio de Ciencia, Tecnología, Conocimiento e Innovación.
- Massaferro, G.; G. Arrigoni; M.T. Boschín; M. Fernández; E. Crivelli y J.A. Cordero. 2012. Indicadores de tecnología y etnodinamia: el análisis de pigmentos en el paraje arqueológico Comallo Arriba, provincia de Río Negro, Argentina. *Boletín del Museo Chileno de Arte Precolombino* 17 (1): 117–127.

- Matteucci, S.D. 2015. Ecorregión Bosques Patagónicos. (cap. 14, pp 489-547). En: Matteucci et al. (ed.) Ecorregiones y Complejos Ecosistémicos Argentinos. Buenos Aires, Argentina.
- Mina, M.; H. Bugmann; T. Cordonnier; F. Irauschek; M. Klopčič; M. Pardos et al. 2017. Future ecosystem services from European mountain forests under climate change. Ed. P. Brando. *Journal of Applied Ecology* 54 (2): 389–401.
- MMA (Ministerio del Medio Ambiente). 2017. Estrategia Nacional de Biodiversidad 2017-2030. Gobierno de Chile. Santiago, Chile. 102 p.
- Murillo, M. y E. Chacolla. 2010. Agua disponible en los suelos del sud oeste de bolivia. En Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Ministerio de Desarrollo Rural y Tierras, Bolivia. Unidad de Información Estudios y Políticas de Desarrollo Rural Sostenible.
- Oyarzún, C.E.; L. Nahuelhual y D. Núñez. 2005. Los servicios ecosistémicos del bosque templado lluvioso: producción de agua y su valoración económica. *Ambiente y Desarrollo XX–XXI* (3): 88–97.
- Paritsis, J. y M.A. Aizen. 2008. Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. *Forest Ecology and Management* 255 (5–6): 1575–1583.
- Peralta, M.; Ibarra, M., y Oyanedel, E. 1982. Suelos del tipo forestal Alerce. *Ciencias Forestales*, 2(2), 39-51.
- Pérez-Quezada, J.F.; S. Olguín; J.P. Fuentes y M. Galleguillos. 2015. Reservorio de carbono arbóreo en bosques siempreverdes de Chiloé, Chile. *Bosque* 36 (1): 27–40.
- Pollmann, W. y T.T. Veblen. 2004. *Nothofagus* Regeneration Dynamics in South-Central Chile : A Test of a General Model. *Ecological Monographs* 74 (4): 615–634.
- Promis, A. 2016. Dinámica natural como referencia en restauración de bosques. *Chile forestal* 383 (Diciembre): 15–17.
- Rasche, L.; L. Fahse; A. Zingg y H.K.M. Bugmann. 2011. Getting a virtual forester fit for the challenge of climatic change: *Journal of Applied Ecology* 48: 1174–1186.
- Rasche, L.; L. Fahse; A. Zingg y H.K.M. Bugmann. 2012. Enhancing gap model accuracy by modeling dynamic height growth and dynamic maximum tree height. *Ecological Modelling* 232: 133–143.
- Romero-Mieres, M; M. González y A. Lara. 2014. Recuperación natural del bosque siempreverde afectado por tala rasa y quema en la Reserva Costera Valdiviana, Chile. *Bosque* 35 (3): 257-267.
- Rubel, F. y M. Kotteck, 2010: Observed and projected climate shifts 1901-2100 depicted by world maps of the Köppen-Geiger climate classification. *Meteorol. Z.*, 19, 135-141.
- Rüger, N.; A.G. Gutiérrez; W.D. Kissling; J.J. Armesto y A. Huth. 2007. Ecological impacts of different harvesting scenarios for temperate evergreen rain forest in southern Chile-A simulation experiment. *Forest Ecology and Management* 252 (1–3): 52–66.
- Ruiz, M.; C. García y J.A. Sayer. 2007. Los servicios ambientales de los bosques. *Ecosistema: Revista científica y técnica de ecología y medio ambiente* 16 (3): 81–90.

- Salinas, J.; L. Koch; B. Acuña y A. Uribe. 2014. Propagación sexual y asexual de ñire *Nothofagus antarctica* (Forster) Oerst. en la patagonia chilena. *Ciencia e Investigación Forestal INFOR* 20: 15–42.
- Schlegel, B. 2001. Estimación de la biomasa y carbono en bosques del tipo forestal siempreverde. *Simposio Internacional Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales* 14: 1–13.
- SNIH (Sistema Nacional de Información Hídrica). Base de datos del Sistema de Nacional de Información Hídrica. [en línea]. Secretaria de Infraestructura y Política Hídrica, Ministerio de Obras Públicas, Argentina. Recuperado en: < <https://snih.hidricosargentina.gov.ar/> > Consultado el: 17 de Agosto de 2019.
- Speziale, K. 2012. Composición y diversidad de la flora de afloramientos rocosos del norte de la Patagonia y su relación con factores ambientales a distintas escalas. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Comahue. Centro Regional Universitario Bariloche. 149pp.
- Toro, C.; B. Gygli; D. Romo y J. Benöhr. 2017. Bosques de la tierra del Biobío. Flora nativa de la Región. Concepción, Chile. 53p.
- Urrutia-Jalabert, R.; Y. Malhi y A. Lara. 2015. 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): 1–24.
- Veblen, T.T.; D.H. Ashton; F.M. Schlegel y A.T. Veblen. 1978. Influencia del estrato arboreo sobre los estratos inferiores en un bosque, mixto, perenni-caducifolio de Antillanca, Osorno, Chile. *J.l. Ecology* 65 (3): 815-30.
- Veblen, T.T.; C. Donoso; F.M. Schlegel y B. Escobar. 1981. Forest Dynamics in South-Central Chile. *Journal of Biogeography* 8 (3): 211.
- Veblen, T. T. y V. Markgraf. 1988. Steppe expansion in Patagonia? *Quaternary Research* 30 (3): 331–338.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35(1/2), 1-22.
- Whittaker, R.H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological monographs*, 23(1), 41-78.

## APÉNDICES

**Apéndice 1.** Especies incluidas en los experimentos de simulaciones. Los nombres en cursiva corresponden a los nombres en lengua mapudungun, basados en Toro et al. (2017).

Nombre científico	Nombre común
<i>Aextoxicon punctatum</i>	Olivillo / <i>Tüke</i>
<i>Amomyrtus luma</i>	Luma
<i>Amomyrtus meli</i>	Meli
<i>Austrocedrus chilensis</i>	Ciprés de la cordillera / <i>Len</i>
<i>Caldcluvia paniculata</i>	Tiaca / <i>Triaca</i>
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Trevo
<i>Drimys winteri</i>	Canelo / <i>Foye</i>
<i>Embothrium coccineum</i>	Notro / <i>Notru</i>
<i>Eucryphia cordifolia</i>	Ulmo / <i>Ngulngu</i>
<i>Fitzroya cupressoides</i>	Alerce / <i>Lawal</i>
<i>Gevuina avellana</i>	Avellano / <i>Ngefüñ</i>
<i>Laureliopsis philippiana</i>	Tepa
<i>Laurelia sempervirens</i>	Laurel / <i>Triwe</i>
<i>Lomatia ferruginea</i>	Fuinque
<i>Lomatia hirsuta</i>	Radal
<i>Luma apiculata</i>	Arrayán / <i>Koliimamüll</i>
<i>Myrceugenia ovata</i>	Petagua
<i>Myrceugenia planipes</i>	Pitra / <i>Pëtra</i>
<i>Nothofagus antarctica</i>	Ñirre / <i>Ñire</i>
<i>Nothofagus betuloides</i>	Coihue de Magallanes
<i>Nothofagus dombeyi</i>	Coihue / <i>Koiwe</i>
<i>Nothofagus obliqua</i>	Roble / <i>Walle / Pelliñ</i>
<i>Nothofagus pumilio</i>	Lenga
<i>Persea lingue</i>	Lingue / <i>Linge</i>
<i>Podocarpus nubigena</i>	Mañío de hojas punzantes
<i>Podocarpus saligna</i>	Mañío de hoja larga / <i>Mañilahual</i>
<i>Saxegothaea conspicua</i>	Mañío de hoja corta / <i>Mañiw</i>
<i>Tepualia stipularis</i>	Tepú
<i>Weinmannia trichosperma</i>	Tineo / <i>Teniw</i>



**Apéndice 2.** Evaluación para la predicción de composición simulada mediante ForClim v4.0.1 en el experimento de mejor desempeño de las simulaciones con competencia interespecífica, a través del índice Kappa por especie. AUC= Área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés).

Especie	Kappa	AUC	Omisión	Sensitividad	Especificidad	Proporción de correctos
			(%)	(%)	(%)	(%)
<i>A. punctatum</i>	0,75	0,85	0,3	0,7	1	0,89
<i>A. luma</i>	0,58	0,77	0,4	0,6	0,94	0,81
<i>A. meli</i>	0,48	0,8	0,17	0,83	0,76	0,78
<i>A. chilensis</i>	-0,05	0,52	1	0	0,96	0,89
<i>C. paniculata</i>	0,59	0,79	0,3	0,7	0,88	0,81
<i>D. diacanthoides</i>	0,39	0,7	0,3	0,7	0,71	0,7
<i>D. winteri</i>	0,71	0,88	0,25	0,75	1	0,85
<i>E. coccineum</i>	0,16	0,73	0	1	0,46	0,52
<i>E. cordifolia</i>	0,75	0,85	0,3	0,7	1	0,89
<i>F. cupressoides</i>	-0,17	0,62	1	0	0,75	0,67
<i>G. avellana</i>	0,83	0,9	0,2	0,8	1	0,93
<i>L. philippiana</i>	0,46	0,73	0,3	0,7	0,76	0,74
<i>L. sempervirens</i>	0,81	0,9	0,14	0,86	0,95	0,93
<i>L. ferruginea</i>	0,50	0,72	0,5	0,5	0,95	0,81
<i>L. hirsuta</i>	0,65	0,81	0,33	0,67	0,94	0,85
<i>L. apiculata</i>	0,56	0,78	0,29	0,71	0,85	0,78
<i>M. ovata</i>	0,09	0,79	0	1	0,58	0,59
<i>M. planipes</i>	0,67	0,82	0,3	0,7	0,94	0,85
<i>N. antarctica</i>	0,16	0,61	0,29	0,71	0,5	0,56
<i>N. betuloides</i>	0,40	0,69	0,44	0,56	0,83	0,74
<i>N. dombeyi</i>	0,35	0,65	0	1	0,3	0,74
<i>N. obliqua</i>	0,44	0,67	0,67	0,33	1	0,85
<i>N. pumilio</i>	0,59	0,81	0,22	0,78	0,83	0,81
<i>P. lingue</i>	0,83	0,9	0,2	0,8	1	0,93
<i>P. nubigena</i>	0,40	0,71	0,38	0,62	0,79	0,74
<i>P. saligna</i>	0,74	0,86	0,22	0,78	0,94	0,89
<i>S. conspicua</i>	0,53	0,75	0,5	0,5	1	0,78
<i>T. stipularis</i>	-0,20	0,69	1	0	0,62	0,56
<i>W. trichosperma</i>	0,65	0,8	0,4	0,6	1	0,85

**Apéndice 3.** Información de los sitios de simulación. B.L.T.C.= Bosque laurifolio templado costero; B.R.T.C.= Bosque resinoso templado costero; B.L.T.I.= Bosque laurifolio templado interior; B.C.T.= Bosque caducifolio templado; B.S.T.A.= Bosque siempreverde templado andino; B.C.T.A.= Bosque caducifolio templado andino.

Sitio	Longitud (° O)	Latitud (° S)	BS (cm)	Altitud (m.s.n.m.)	Precipitación (mm)	Temperatura (° C)	Pisos vegetacionales/Clases de cobertura
1	-73.625	-40.125	12.5	277	2509	10.87	B.L.T.C. de <i>Weinmannia trichosperma</i> - <i>Laureliopsis philippiana</i>
2	-73.525	-40.175	4.9	887	3431	9.36	B.R.T.C. de <i>Fitzroya cupressoides</i>
3	-73.475	-40.175	7.1	820	3182	9.27	B.R.T.C. de <i>Fitzroya cupressoides</i>
4	-73.425	-40.175	12.5	697	2918	9.56	B.L.T.I. de <i>Nothofagus dombeyi</i> - <i>Eucryphia cordifolia</i>
5	-73.375	-40.175	12.5	511	2588	10.20	B.L.T.I. de <i>Nothofagus dombeyi</i> - <i>Eucryphia cordifolia</i>
6	-73.325	-40.225	12.5	197	2106	11.10	B.C.T. de <i>Nothofagus obliqua</i> - <i>Laurelia sempervirens</i>
7	-73.125	-40.275	5.7	62	1787	12.14	B.C.T. de <i>Nothofagus obliqua</i> - <i>Laurelia sempervirens</i>
8	-73.075	-40.275	10.8	50	1756	12.33	B.C.T. de <i>Nothofagus obliqua</i> - <i>Laurelia sempervirens</i>
9	-73.025	-40.325	19.0	43	1721	12.35	B.C.T. de <i>Nothofagus obliqua</i> - <i>Laurelia sempervirens</i>
10	-72.675	-40.475	61.5	172	1985	11.31	B.L.T.I. de <i>Nothofagus dombeyi</i> - <i>Eucryphia cordifolia</i>
11	-72.625	-40.525	78.4	232	2182	11.09	B.L.T.I. de <i>Nothofagus dombeyi</i> - <i>Eucryphia cordifolia</i>
12	-72.425	-40.625	40.7	290	2485	9.98	B.L.T.I. de <i>Nothofagus dombeyi</i> - <i>Eucryphia cordifolia</i>
13	-72.275	-40.725	12.5	893	3609	8.59	B.S.T.A. de <i>Nothofagus dombeyi</i> - <i>Saxegothaea conspicua</i>
14	-72.175	-40.775	8.7	1434	4116	7.55	B.C.T.A. de <i>Nothofagus pumilio</i> / <i>Ribes cucullatum</i>
15	-72.175	-40.575	8.7	1427	4547	6.92	B.C.T.A. de <i>Nothofagus pumilio</i> / <i>Ribes cucullatum</i>
16	-72.125	-40.775	6.5	1425	4102	7.40	B.C.T.A. de <i>Nothofagus pumilio</i> / <i>Ribes cucullatum</i>
17	-72.075	-40.775	15.9	1236	3725	7.71	B.C.T.A. de <i>Nothofagus pumilio</i> / <i>Drimys andina</i>
18	-72.025	-40.775	12.5	1239	3797	7.69	B.C.T.A. de <i>Nothofagus pumilio</i> / <i>Drimys andina</i>
19	-71.868	-41.154	10.9	2384	5148	1.42	Sin vegetación
20	-71.925	-40.775	6.5	1521	4085	7.33	B.C.T.A. de <i>Nothofagus pumilio</i> / <i>Ribes cucullatum</i>
21	-71.825	-40.725	12.5	1027	3042	7.73	<i>Nothofagus dombeyi</i> - <i>N. pumilio</i>
22	-71.675	-40.725	12.5	857	1934	7.88	<i>Nothofagus dombeyi</i>
23	-71.525	-41.075	12.5	817	1049	8.38	<i>Nothofagus dombeyi</i> - <i>Austrocedrus chilensis</i>
24	-71.475	-41.125	10.1	1019	928	8.36	<i>Nothofagus dombeyi</i> - <i>N. pumilio</i> - <i>N. antarctica</i> - <i>Austrocedrus chilensis</i>
25	-71.325	-41.225	10.1	1342	770	8.33	<i>Nothofagus pumilio</i> - <i>N. antarctica</i>
26	-71.075	-41.225	8.3	980	649	8.37	Estepa patagónica
27	-70.675	-41.275	8.3	1101	198	8.43	Estepa patagónica

