

# Caracterización y cartografía fitoclimáticas del bosque nativo subantártico en la Isla Grande de Tierra del Fuego (Patagonia, Argentina)

C. Allué<sup>1</sup>, J. A. Arranz<sup>2</sup>, J. O. Bava<sup>3</sup>, J. M. Beneitez<sup>4</sup>,  
L. Collado<sup>5</sup> y J. M. García-López<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> *Consejería de Medio Ambiente. Junta de Castilla y León. C/ Juan de Padilla, s/n. 09006 Burgos. España*

<sup>2</sup> *Consejería de Medio Ambiente. Junta de Castilla y León. C/ Rigoberto Cortejoso. 47014 Valladolid. España*

<sup>3</sup> *Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico (CIEFAP). Ruta 259, km 4. C.C. 14. 9200 Esquel (Patagonia). Argentina*

<sup>4</sup> *Sociedad Pública de Medio Ambiente de Castilla y León. Cañada Real, 308. 47008 Valladolid. España*

<sup>5</sup> *Dirección General de Bosques. Secretaría de Desarrollo Sustentable y Ambiente. San Martín, 1401. 9410 Ushuaia. Tierra del Fuego (Patagonia). Argentina*

---

## Resumen

La Isla Grande de Tierra del Fuego presenta una muy marcada originalidad fitoclimática por su posición en latitudes muy australes, por estar rodeada de grandes masas de agua y por su cercanía a la gran masa de hielo polar antártica. Esta originalidad se traduce en un escaso calor estival y en una oscilación térmica muy reducida como principales peculiaridades, dando lugar en sus porciones arboladas a paisajes boscosos dominados por fisionomías planifolias de carácter micrófilo, tanto perennifolias como caducifolias del género *Nothofagus*. Este trabajo profundiza en las hasta hoy escasamente conocidas condiciones fitoclimáticas de este territorio, mediante la calibración y validación de un modelo de idoneidad fitoclimática respecto de las principales unidades fisionómicas de vegetación y el establecimiento de una cartografía fitoclimática. Se discuten las causas que provocan la existencia de formaciones planifolias en condiciones térmicas que darían lugar a formaciones aciculifolias o desarboladas en el hemisferio Norte, así como las particularidades edáficas que condicionan la presencia de la estrategia perennifolia representada por *Nothofagus betuloides* en los bosques mixtos subantárticos.

**Palabras clave:** fitoclimatología, envolvente convexa, modelización, *Nothofagus*, haya, estepa.

## Abstract

### Phytoclimatic characterization and cartography of subantarctic native forests in Isla Grande de Tierra del Fuego (Patagonia, Argentina)

Isla Grande de Tierra del Fuego is especially peculiar in phytoclimatic terms, situated as it is at an extreme southerly latitude, surrounded by large water masses and close to the great mass of Antarctic ice. Its main peculiarities in this sense are the coolness of its summers and a very narrow temperature range. As a result, the woodland landscapes in the parts with forest cover are dominated by microphyllous broadleaf physiognomies, both evergreen and deciduous, of the *Nothofagus* genus. This paper reports a more in-depth investigation of the hitherto little-known phytoclimatic conditions in that territory which included calibration and validation of a model of phytoclimatic suitability that addresses the principal plant physiognomic units and phytoclimatic mapping. It discusses the causes behind the presence of broadleaf formations in thermal conditions which in the northern hemisphere would allow only coniferous formations or no tree formations at all, and also the edaphic peculiarities that may explain the presence of a evergreen species like *Nothofagus betuloides* in subantarctic mixed forests.

**Key words:** phytoclimatology, convex hull, modelling, *Nothofagus*, beech, steppe.

---

\* Autor para la correspondencia: [garlopjv@jcyl.es](mailto:garlopjv@jcyl.es)

Recibido: 14-04-10; Aceptado: 14-06-10.

## Introducción

El sector argentino de la Isla Grande de Tierra del Fuego se encuentra entre los 52° y 56° de latitud sur, y los 63° y 75° de longitud oeste, con una superficie de 20.180 km<sup>2</sup> (Fig. 1). Limita al norte con el Estrecho de Magallanes, al sur con el Canal Beagle, al este con el océano Atlántico y al oeste con el sector chileno de la Isla, siendo el límite establecido el meridiano de 68°36'.

La masa boscosa de Tierra del Fuego, cubre el 35% de la superficie de la parte argentina de la Isla Grande de Tierra del Fuego (Wäbo, 1998; Collado, 2001, 2002) en la denominada provincia subantártica (Cabrera, 1971, 1976) o distrito magallánico de la provincia fitogeográfica patagónica (León *et al.*, 1998).

Las formaciones arboladas fueguinas forman parte de los bosques subantárticos (Grisebach, 1872) caracterizándose por estar dominadas por especies del género *Nothofagus* (hayas australes), con conexiones florísticas con los bosques de Nueva Zelanda y de Australia (Alfonso, 1940; Godley, 1960; Heads, 1985; Frangi y Richter, 1992, Hill y Jordan, 1993; Hill y Dettmann, 1996; Ogden *et al.*, 1996; Read y Brown, 1996; Swenson *et al.*, 2001). Tres especies de *Nothofagus*



**Figura 1.** Situación geográfica del sector argentino de la Isla Grande de Tierra del Fuego.

pueblan los bosques de la parte argentina de la Isla Grande, de las cuales dos son caducifolias (*Nothofagus pumilio* y *Nothofagus antarctica*) y una perennifolia (*Nothofagus betuloides*).

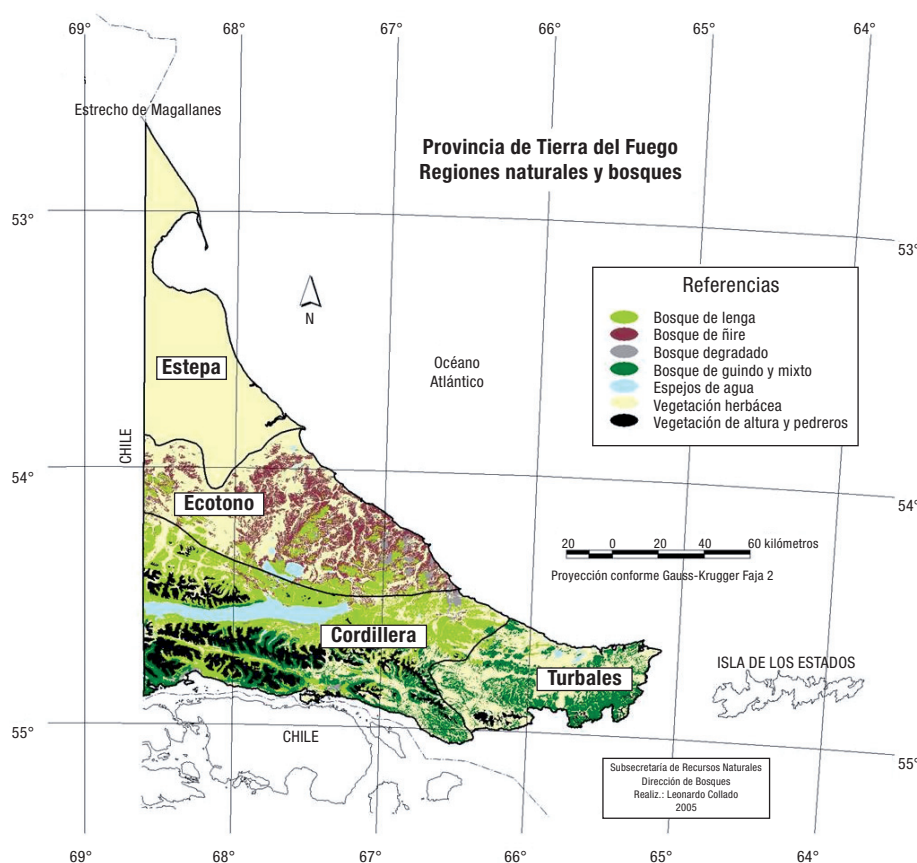
Tierra del Fuego reúne variadas condiciones fisiográficas y climáticas, que se reflejan en su fisionomía vegetal (Pisano, 1981, 1997; Frangi y Richter, 1992; Burkart *et al.*, 1999). Según Moore (1983) es posible definir en la región cuatro tipos principales de vegetación: la Estepa Patagónica, los Bosques Deciduos, los Bosques Siempreverdes, y la Vegetación de Alta Montaña en los sistemas de mayor altitud. Collado (2007) divide el territorio en cuatro regiones naturales: La zona norte o estepa magallánica, una zona central de ecotono estepa-bosque y el sur, compartido por dos zonas, de cordillera al oeste y de turbales al este (Fig. 2).

### La estepa magallánica

La zona norte o estepa magallánica se extiende desde el estrecho de Magallanes por el norte, hasta algo más al sur del río Grande, como límite sur. Algunos autores subrayan su gran originalidad, por ser la única representación de una estepa temperada fría en Suramérica (Collantes *et al.*, 1999). La estepa magallánica posee una topografía de planicies elevadas y cañadones de dirección predominante oeste-este. Desprovisto por completo de árboles, el paisaje vegetal más característico es el coironal, un pastizal duriherboso, constituido mayoritariamente por la gramínea *Festuca gracillima*, que crece agrupada en matas dispersas, más abundante en el sector sur. Ha sido descrita como «estepa gramínea húmeda» por León *et al.*, 1998.

### El ecotono-bosque estepa

La zona de ecotono bosque-estepa se extiende al sur de la estepa, como una franja de mayor anchura hacia el este que hacia el oeste. Los bosques que dominan en esta zona están formados mayoritariamente por *Nothofagus antarctica* (ñire), con alguna inclusión menor de *Nothofagus pumilio* (lenga). Los bosques ocupan las lomas y sitios más elevados, mientras que las zonas bajas, más proclives al encharcamiento temporal o al embolsamiento de aire frío, son ocupadas por vegetación herbácea. Esta distribución genera un mo-



**Figura 2.** Regiones naturales y bosques del sector argentino de la Isla Grande de Tierra del Fuego (Collado, 2007).

saico de isletas boscosas y praderas que determinan un paisaje de características particularmente pintorescas y vocación silvopastoral. El ñire es un árbol de ramosidad muy intrincada desde el suelo y de altura menor la de sus congéneres de Tierra del Fuego, de una asombrosa plasticidad ecológica. En la Isla se encuentran ejemplares de ñire de alturas superiores a las que se dan en el continente, donde no suelen superar los 6 metros.

### La Cordillera

La región de la Cordillera se extiende hacia el sur de la zona de ecotono hasta el canal de Beagle y desde el límite con Chile por el oeste, hasta aproximadamente los 66° 20' de longitud. La topografía es netamente montañosa y está determinada por la alternancia de grandes sierras y valles de modelado glaciar con dirección oeste-este, con escarpadas montañas de hasta 1.400 m. El relieve se va haciendo más bajo y menos abrupto a me-

didada que avanzamos hacia el este. La vegetación dominante es el bosque caducifolio de *Nothofagus pumilio*, hasta los aproximadamente 600 m de altitud (Richter y Frangi, 1992; Bava, 1998). Se trata de bosques monoespecíficos, que alcanzan aquí su mejor expresión y adaptación. El bosque forma, en la transición con la vegetación de alta montaña, un estrecho cinturón de unas decenas de metros, donde baja abruptamente su altura y crece en forma achaparrada (*krummholz*), siendo sustituido en altura por formaciones herbáceas y de arbustos rastreros como *Empetrum rubrum* o almohadillados como *Bolax gummifera*.

El sur cordillerano presenta características singulares, al aparecer *Nothofagus betuloides* (guindo o coi-güe de Magallanes), único representante perennifolio del género *Nothofagus* en la provincia, como especie acompañante del bosque de lenga, dando lugar a los denominados bosques mixtos magallánicos (Promis *et al.*, 2008). La presencia del guindo se hace cada vez más patente hasta hacerse dominante conforme nos acercamos a la costa del canal de Beagle, a favor de mayores

precipitaciones y menores oscilaciones térmicas, pero también puede dominar en algunas ubicaciones cercanas a grandes masas de agua interiores, como es el caso de los márgenes del Lago Fagnano, que reproducen a menor escala las citadas condiciones climáticas.

La tendencia anterior se hace más palpable todavía en una faja muy estrecha sobre el canal Beagle situada a escasa altitud, aproximadamente hasta los 200 m en donde la humedad es aún mayor, las temperaturas son menos extremas y las heladas menos frecuentes. En ella el guindo es la especie claramente dominante de la formación, participada en distintas proporciones con especies de hoja ancha y perenne como *Drimys winteri* (canelo), *Maytenus magellanica* (leña dura) y *Embothrium coccineum* (notro) en lo que parecen las últimas manifestaciones hacia el este de los denominados bosques perennifolios magallánicos (Moore, 1983; Promis *et al.*, 2008) que presentan su óptimo en la zona de los archipiélagos magallánicos chilenos bajo macrobioclima templado hiperhúmedo (Luebert y Plissock, 2006) en forma de bosques siempreverdes microfilos (Gajardo, 1994).

### Los turbales

Ubicada en el extremo sureste de la Isla Grande, este sector también conocido como península Mitre, presenta una topografía menos escarpada que la región contigua occidental de La Cordillera. En ella predominan las planicies onduladas y las colinas de cimas redondeadas y altitudes inferiores a los 500 metros. Este relieve, unido a las fuertes precipitaciones, sólo superadas por algunas áreas al oeste de Ushuaia, es responsable de notables acumulaciones de agua en el sustrato, provocando fuertes azonalidades edáficas que se traducen en una extensa superficie cubierta por turberas de diferentes tipos, entre las que se destacan las de *Sphagnum magellanicum*, las de *Astelia pumilia* y las de briales, que cubren más de la mitad de la superficie de la región. A estas azonalidades edáficas hay que añadir los fuertes vientos dominantes principalmente de componente suroeste.

El bosque queda circunscrito a las áreas mejor drenadas, con *Nothofagus betuloides* como especie dominante en la mayor parte de los casos. En el sector norte son más frecuentes los bosques monoespecíficos de guindo mientras que en el sector sur de la región y a menor altitud son más comunes los bosques mixtos de guindo con *Drimys winteri*.

### La originalidad del clima fueguino

Si bien los aspectos florísticos de los bosques fueguinos se conocen relativamente bien (Roig, 1998), no sucede lo mismo con los procesos ecológicos que los gobiernan (Gutiérrez *et al.*, 1991; Veblen *et al.*, 1996). En especial, la escasez de estaciones meteorológicas de la red oficial ha venido siendo la principal responsable del escaso conocimiento del clima fueguino. Sus características generales vienen en cualquier caso marcadas en buena parte por su ubicación latitudinal, equivalente a la de Alemania en el Hemisferio Norte, por la influencia de las masas de hielo antártico, por las corrientes occidentales frías, por la alta relación entre masa oceánica y masa terrestre así como por la incidencia de los vientos procedentes del oeste y suroeste, habiendo sido objeto de varias aproximaciones (Hoffmann, 1975; Prohaska, 1976; Walter y Box, 1983; Burgos, 1985; Iturraspe *et al.*, 1989; García, 1992; Tuhkanen, 1992; Paruelo *et al.*, 1998; Iturraspe y Urciuolo, 2000).

El régimen climático fueguino está profundamente marcado por su situación entre los núcleos de altas presiones subtropicales que se sitúan al norte, entre las latitudes 20°S y 40°S, tanto en el océano Atlántico como Pacífico y los núcleos de bajas presiones antárticas que se sitúan al sur de la latitud 60°S. Estos núcleos presentan una reducida movilidad estacional y entre ellos se abre un corredor por donde circulan los frentes y fuertes vientos dominantes del oeste y suroeste durante todo el año (Tuhkanen, 1992). Estos vientos cargados de humedad por su procedencia del océano Pacífico son interceptados a menores latitudes por la cordillera de los Andes, que discurre de norte a sur, en cuya vertiente occidental chilena descargan abundantes lluvias a diferencia de la oriental argentina. En Tierra del Fuego la orientación este-oeste de la cordillera de los Andes es responsable de una menor interceptación de la humedad, que se reparte de forma más homogénea, sin los fuertes contrastes de orientación que se producen más al norte. Los vientos de componente suroeste son especialmente notables en primavera y verano, siendo los veraniegos responsables de una importante reducción de las temperaturas máximas y por tanto de la oscilación térmica anual, a lo que contribuye igualmente la inexistencia de grandes masas terrestres continentales. Son asimismo responsables de una elevada evapotranspiración durante la temporada vegetativa. Este verano fresco, ventoso y poco marcado es una de las características de mayor origi-

nalidad del clima fueguino respecto a latitudes análogas de la Europa atlántica.

Esta originalidad se ve reforzada por el hecho de que la gran masa oceánica que rodea a Tierra del Fuego y el origen oceánico de los vientos dominantes amortigua las temperaturas mínimas invernales, que no son tan bajas como a latitudes equivalentes del hemisferio norte. Si comparamos la localidad de Ushuaia, en situación costera a 55°S con otras localidades costeras de la Europa atlántica, hay que superar hacia el norte los 62°N para encontrar temperaturas medias anuales equivalentes, pero a costa, como sucede en la noruega Trondheim, de una temperatura media en el mes más frío inferior en 4°C a la de Ushuaia y una temperatura media del mes más cálido superior en 5°C, es decir una diferencia de 9°C en la oscilación térmica.

Por ello, aunque las condiciones fitoclimáticas de los bosques subantárticos de *Nothofagus* han sido con frecuencia comparados con los de las taigas boreales, su originalidad fitoclimática se traduce precisamente en la presencia de fisionomías planifolias (aunque de carácter micrófilo), tanto caducas como perennes, frente a las aciculifolias de los bosques de coníferas boreales. Este paralelismo geográfico ha llevado a algunos autores desde hace décadas (Augener, 1932) hasta la actualidad (Luebert y Plissock, 2009) a utilizar el término «antiboreal» para referirse a estas regiones australes.

El difícil encaje fitogeográfico de estos territorios australes ha motivado desde hace años diversos intentos de aproximación a las relaciones clima-vegetación fueguinos (Skottsberg, 1916; Köppen, 1936; Walter y Lieth, 1960; Troll y Paffen, 1964; Shroeder, 1983; Walter y Box, 1983; Korembliit y Forte, 1991; Tuhkanen, 1992). Estos estudios han desarrollado planteamientos fundamentalmente descriptivos, en los cuales la distribución de las distintas unidades de vegetación se relaciona a través de los gradientes de variación de los distintos factores climáticos.

El objetivo del presente trabajo es avanzar en el conocimiento fitoclimático de un territorio tan original desde el punto de vista fitogeográfico como Tierra del Fuego. En particular se intentará profundizar en los patrones fitoclimáticos que modelan la existencia de las principales fisionomías vegetales fueguinas mediante la aplicación de un modelo de diagnosis fitoclimática multivariante ensayado con éxito en el Hemisferio Norte (Península Ibérica) y se realizará una primera aproximación cartográfica.

## Material y métodos

El modelo fitoclimático utilizado es el basado en los modelos de Allué-Andrade (1990 y 1997) modificados por García-López y Allué (2003). No se trata de un modelo meramente clasificatorio, pues permite una cuantificación del nivel de adecuación simultánea de la estación a diagnosticar respecto de un conjunto de ámbitos factoriales de existencia de fitologías previamente definidas, ajustados a hiperpoliedros convexos. Estas adecuaciones se cuantifican mediante *distancias fitoclimáticas* relativas entre sí en un hiperespacio fitoclimático. Este conjunto de distancias determinan las *coordenadas de posición* del punto, por lo que en definitiva permite evaluar numéricamente el grado de potencialidad fitoclimática de un territorio para albergar cada unidad fitológica.

Dentro del panorama de los Modelos de Distribución de Especies (SDM), se trata de un modelo híbrido entre los modelos correlacionales y los modelos mecánicos o fisiológicos (Guisan y Zimmermann, 2000; Guisan y Thuiller, 2005; Elith y Leathwick, 2009; Stauffer, 2002; Pearson, 2007; Richards *et al.*, 2007; Schröder, 2008; Franklin, 2009). Los puntos geográficos de presencia real de la fitología en el territorio se utilizan para la construcción de los hiperpoliedros factoriales como en un modelo correlativo, pero el algoritmo de cálculo de la adecuación al hipervolumen no es una función estadística sino una función de base fisiológica como en los modelos fisiológicos (Kearney y Porter, 2009). Los modelos fisiológicos tienden a soslayar el importante sesgo geográfico que suele subyacer en los resultados de los modelos correlacionales, que suelen devolver al espacio geográfico una imagen muy parecida a la que se toma de él, como una descripción estadística de la distribución geográfica actual de una fitología, pero sin una verdadera interpretación o matización fisiológica (Broennimann *et al.*, 2006).

La base climática utilizada fue la de Hijmans *et al.* (2005) por su elevada resolución espacial de 30 arcossegundos (aproximadamente 1 km<sup>2</sup>), generada para el periodo 1950-2000 mediante superficies de interpolación tipo Spline. A partir de esta base de compendios mensuales termopluviométricos se generó una base de datos de 20.158 estaciones con los 12 factores fitoclimáticos de la Tabla 1 mediante un módulo específico de CLIMATFOREST 1.0 (García-López y Allué, 2009).

La información fitológica utilizada fueron los estratos del Inventario Provincial de Bosques Nativos de

**Tabla 1.** Factores fitoclimáticos utilizados

Factor	Significado	Unidad
K	Intensidad de la aridez. Se calcula por el cociente $As/Ah$ , siendo $Ah$ el área húmeda de climodiagrama (curva de $P_i$ por encima de la de $T'_i$ , con $T'_i = 2T_i$ , es decir $2T_i < P_i$ ) y $As$ el área seca del climodiagrama (curva de $P_i$ por debajo de la de $T'_i$ , es decir $2T_i > P_i$ )	
A	Duración de la aridez, en el sentido de GAUSSEN, es decir, el número de meses en que la curva de $T'_i$ se sitúa por encima de la de $P_i$ , con $T'_i = 2T_i$ es decir cuando $2T_i > P_i$	Meses
P	Precipitación anual total	mm
PE	Precipitación estival mínima (diciembre, enero, febrero o marzo)	mm
TMF	Temperatura media mensual más baja	°C
T	Temperatura media anual	°C
TMC	Temperatura media mensual más alta	°C
TMMF	Temperatura media de las mínimas del mes de temperatura media más baja	°C
TMMC	Temperatura media de las máximas del mes de temperatura media más alta	°C
HS	Helada segura. Calculada como n° de meses en que $T_i \leq 4^\circ\text{C}$	Meses
SA	Duración de la Semiaridez, adaptado de GAUSSEN. Número de meses en que la curva de $T''_i$ se sitúa por encima de la de $P_i$ , con $T''_i = 4,5T_i$ es decir cuando $4,5T_i > P_i$	Meses
OSC	Oscilación térmica. Se calcula como $TMC - TMF$	°C

Tierra del Fuego (Collado, 2002), considerando las siguientes 5 unidades fitológicas: bosque de ñire, bosque de lenga, bosque mixto de lenga-guindo, estepa y formaciones no arboladas de alta montaña. Mediante cruzado de esta capa fitológica con el raster factorial de 20.158 registros se asignó a cada unidad fitológica un ámbito factorial de carácter autoecológico establecido a partir de los puntos de la base de datos factorial que le correspondiesen. Se generó así una base de datos de 12.270 estaciones con asignación de datos factoriales y fitológicos.

De la base de datos factoriales con las correspondientes asignaciones fitológicas (12.270 estaciones)

se extrajo una muestra aleatoria correspondiente al 80% de sus registros y se sometió a un primer filtrado mediante análisis discriminante, eliminándose aquellos puntos cuyo tipo fitológico de adscripción predicho mediante la función discriminante no coincidiese con el procedente de la asignación inicial.

El resultado de la clasificación previa mediante validación cruzada, una vez comprobados los supuestos paramétricos de normalidad multivariante y de igualdad de matrices de covarianzas de grupos mediante la prueba  $M$  de Box, muestra que fueron correctamente clasificados un 87,6% de los casos estudiados, quedando por tanto rechazados el 11,4% restante (Tabla 2).

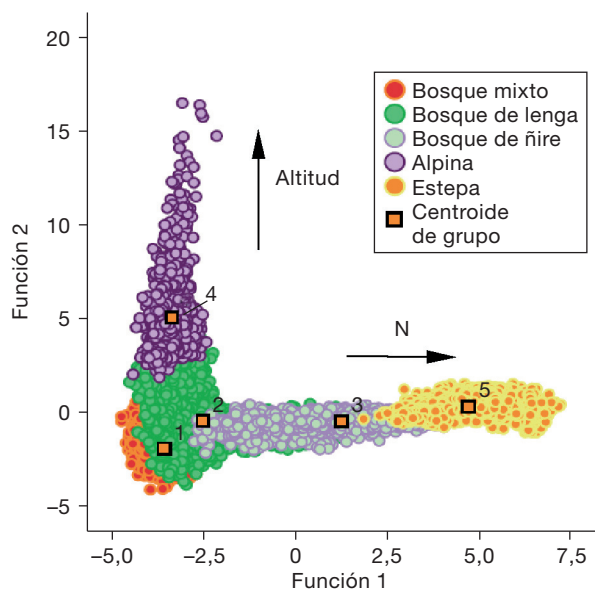
**Tabla 2.** Resultado del filtrado inicial mediante análisis discriminante (validación cruzada)

	Inicial	Pronosticado					Total
		1	2	3	4	5	
Estaciones	1	1.365	292	0	0	0	1.657
	2	386	3.089	284	114	0	3.873
	3	0	332	1.529	0	82	1.943
	4	0	4	0	1.161	0	1.165
	5	0	0	31	0	3.601	3.632
Porcentaje	1	82,4	17,6	0,0	0,0	0,0	100
	2	10,0	79,8	7,3	2,9	0,0	100
	3	0,0	17,1	78,7	0,0	4,2	100
	4	0,0	0,3	0,0	99,7	0,0	100
	5	0,0	0,0	0,9	0,0	99,1	100

**Tabla 3.** Correlaciones intra-grupo combinadas entre las variables discriminantes y las funciones discriminantes canónicas tipificadas, ordenadas por el tamaño de la correlación con la función 1. Las 2 últimas filas indican el porcentaje de la varianza explicado por cada una de ellas y el acumulado

	Función			
	1	2	3	4
SA	0,87	-0,01	0,09	-0,34
PE	-0,65	0,21	0,51	-0,23
P	-0,50	0,29	0,36	-0,17
OSC	0,49	-0,10	-0,48	-0,27
HS	-0,42	0,80	0,00	-0,22
T	0,49	-0,70	0,09	0,21
TMMC	0,56	-0,67	-0,15	0,02
TMC	0,58	-0,67	-0,03	0,17
TMF	0,41	-0,67	0,18	0,31
TMMF	0,48	-0,58	0,12	0,35
A	0,07	0,01	0,10	0,17
K	0,05	0,01	0,09	0,12
% varianza	74,67	19,53	3,87	1,94
% var. acum.	74,67	94,20	98,06	100,00

La matriz de estructura de la Tabla 3 muestra las correlaciones intra-grupo combinadas entre las variables y las funciones discriminantes canónicas tipificadas, ordenadas por el tamaño de la correlación con la función 1. En ella puede observarse que las 2 funciones que explican el 94,2% de la varianza se correlacionan principalmente con el estrés hídrico estival (SA y PE)



**Figura 3.** Diagrama de dispersión conjunto en el espacio formado por las funciones discriminantes canónicas 1 y 2 responsables de la explicación del 94,2% de la varianza.

en el caso de la función 1 y con la duración del frío (HS) en el caso de la función 2.

El diagrama de dispersión conjunto en el espacio formado por las funciones 1 y 2 muestra que el eje de la función 2, principalmente relacionado con el frío, es importante en la separación de las formaciones no arboladas de montaña del resto de fitologías, emulando a un eje altitudinal. Las 4 fitologías restantes se distribuyen según un eje protagonizado principalmente por la función 1, emulando el gradiente norte-sur existente en la Isla Grande, pasando de menor a mayor valor de la función, es decir de menor a mayor estrés hídrico estival, de los bosque mixtos a los bosques de lenga, de éstos a los bosques preestépicos de ñire y por último a la estepa. En el sentido altitudinal marcado por la función 2 pasaríamos del bosque mixto al bosque de lenga y de éste a las formaciones alpinas no arboladas.

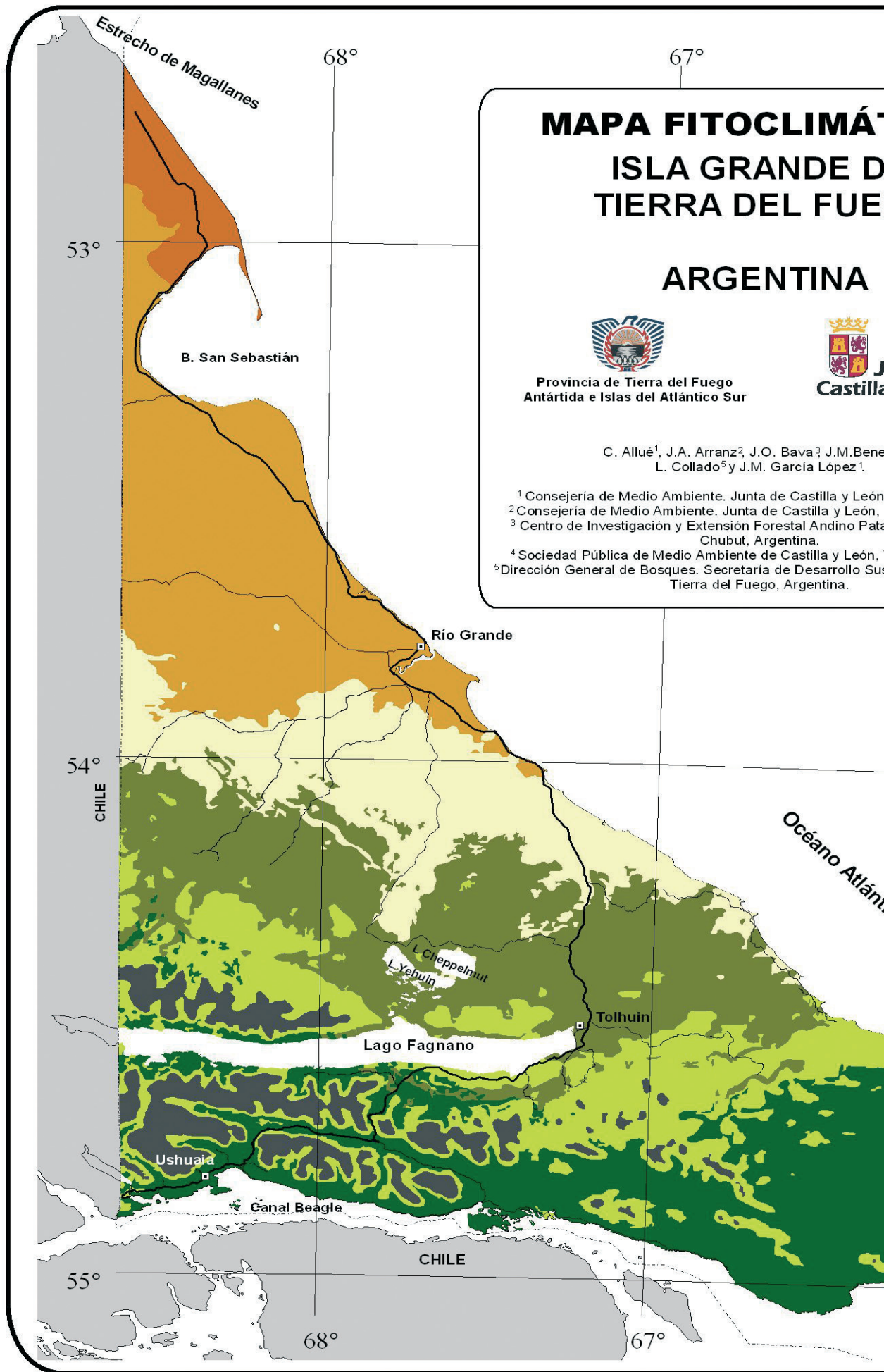
El resultado de diagnosticar un punto mediante el sistema fitoclimático autoecológico así construido a través del programa CLIMATFOREST 1.0 permite generar en cada caso un espectro de diagnosis cuya anotación abreviada es del tipo:

$$[e_1.T_1; e_2.T_2; \dots; e_i.T_i]$$

en donde  $T_i$  son los  $i = 5$  tipos fitológicos en el interior de cuyos ámbitos fitoclimáticos definidos por la envolvente convexa se incluye el punto analizado y en donde  $e_i$  ( $e_i \leq 1$ ) son los de adecuación de la estación estudiada al ámbito fitoclimático de cada tipo (García-López y Allué, 2008).

Si únicamente retenemos los tipos para los que la estación de estudio resulta compatible (genuina), es decir interna a la envolvente convexa en el hiperespacio factorial del tipo, obtenemos un espectro de diagnosis de genuinidades formado por  $j$  tipos ( $j \leq i$ ) y en donde  $0 \leq e_j \leq 1$ . Cada escalar así definido funciona como índice de idoneidad fitoclimática relativo de la formación forestal respecto a su óptimo teórico en tanto por uno (Allué, 1996) correspondiendo al valor 1 la máxima idoneidad.

La validación del modelo se realizó evaluando su capacidad predictiva sobre una muestra aleatoria independiente de datos no utilizados en su calibración (Verbyla y Litaitis 1989; Pearson, 2007). La capacidad predictiva se evalúa a través de número de casos correctamente clasificados (Anderson *et al.*, 2003; Ottaviani *et al.*, 2004). La detracción de datos para la validación puede ser causa de disminución de la calidad de la calibración, por lo que es conveniente un compromiso. En nuestro caso se reservó para la validación del mo-



# MAPA FITOCLIMÁTICO ISLA GRANDE DE TIERRA DEL FUEGO

## ARGENTINA



Provincia de Tierra del Fuego  
Antártida e Islas del Atlántico Sur



C. Allué<sup>1</sup>, J.A. Arranz<sup>2</sup>, J.O. Bava<sup>3</sup>, J.M. Bene<sup>4</sup>,  
L. Collado<sup>5</sup> y J.M. García López<sup>1</sup>.

- <sup>1</sup> Consejería de Medio Ambiente. Junta de Castilla y León.
- <sup>2</sup> Consejería de Medio Ambiente. Junta de Castilla y León.
- <sup>3</sup> Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónica. Chubut, Argentina.
- <sup>4</sup> Sociedad Pública de Medio Ambiente de Castilla y León.
- <sup>5</sup> Dirección General de Bosques. Secretaría de Desarrollo Sustentable. Tierra del Fuego, Argentina.



TICO  
E  
GO








unta de  
a y León

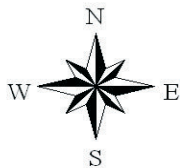
itez4

, Burgos, España.  
Valladolid, España.  
agónico (CIEFAP),  
Valladolid, España.  
stentable y Ambiente.

## REFERENCIAS

### SUBTIPOS FITOCLIMÁTICOS

-  Subtipo VI(IX)<sub>2</sub> - Nemoral Subantártico Oceánico:  
(Bosque Mixto de *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus betuloides*)
-  Subtipo VI(IX)<sub>1</sub> - Nemoral Subantártico:  
(Bosque Puro de *Nothofagus pumilio*)
-  Subtipo VI(VII)<sub>2</sub> - Nemoral Subestepario Húmedo  
(Bosque de *Nothofagus antarctica* y *Nothofagus pumilio*)
-  Subtipo VI(VII)<sub>1</sub> - Nemoral Subestepario Seco:  
(Formaciones Preestepicas de *Nothofagus antarctica*)
-  Subtipo VII<sub>2</sub> - Estepario Axérico  
(Estepa Graminosa Axerica de *Festuca gracillima*)
-  Subtipo VII<sub>1</sub> - Estepario Xérico  
(Estepa Graminosa Xerica de *Festuca gracillima*)
-  Subtipo X(IX) - Oroantarticoide:  
(Matorrales y Pastizales Alpinos)



UBICACIÓN REGIONAL



PROYECCIÓN CONFORME GAUSS-KRUGGER FAJA 2 (-69 S)

Subsecretaría de Desarrollo Sustentable y Ambiente  
Dirección de Bosques  
Realiz: L. Collado - Junio 2010



P. Mitre

Estrecho de Le Maire

Isla de los Estados

66°

65°

55°

64°

66°

65°

64°

53°

54°

**Tabla 4.** Tabla de validación. El campo «%Val-1» incluye el porcentaje de estaciones de la muestra de validación en las que la formación real figura entre las pronosticadas en el espectro de diagnosis y el campo «%Val-2» incluye el porcentaje de las que además son la de mayor escalar de adecuación en el espectro

Asignación	(1;)	(1;2;)	(2;)	(2;1;)	(2;1;3;)	(2;3;)	(2;4;)	(3;)	(3;2;)	(3;5;)	(5;)	(5;3;)	(4;)	%Val-1	%Val-2
1	2,09	8,92	2,23	84,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	95,09	11,01
2	0,13	1,71	55,06	19,45	0,26	3,55	0,13	0,26	19,45	0,00	0,00	0,00	0,00	99,61	78,45
3	0,00	0,00	1,59	0,26	0,00	1,06	0,00	40,48	51,06	2,65	0,53	2,38	0,00	97,62	94,18
4	0,00	0,00	1,75	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	98,25	98,25	98,25
5	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,32	0,00	4,26	94,95	0,47	0,00	99,68	95,43

delo una muestra aleatoria de un 30% de las parcelas iniciales siguiendo las recomendaciones de Huberty (1994) y de Benito *et al.* (2008). Estas parcelas no se utilizaron en la construcción del modelo y se destinaron exclusivamente para determinar su capacidad diagnóstica en términos de *sensibilidad* en el sentido de Fielding y Bell (1997) o *fracción verdadera positiva* en el sentido de Pearson (2007), mediante la determinación del porcentaje de predicciones correctas de especie dominante real de la formación forestal (Liu *et al.*, 2009). La Tabla 4 contiene los resultados de la validación.

## Resultados

El resultado de la diagnosis ha determinado 16 tipos de espectros fitoclimáticos de los que 10 presentan carácter ecotónico al ser compatibles con varias genuinidades (Tabla 5). El espectro [2;1] correspon-

diente al bosque de lenga con presencia de guindo es el mejor representado territorialmente, con 4.815 km<sup>2</sup> de superficie, seguido del espectro [2] correspondiente al bosque puro de lenga con 3.375 km<sup>2</sup> y [5] correspondiente a la estepa gramínea axérica con 3.278 km<sup>2</sup>. De su agrupación por afinidades fitoclimáticas resultan los 7 subtipos de la Tabla 5.

El elemento estepario se separó en 2 subtipos, segregando aquellas estaciones con aridez manifiesta ( $A > 0$ ), en los confines más norteños y cercanos al Estrecho de Magallanes. En la parte chilena de la Isla Grande, estas zonas de estepa xérica han sido individualizadas por Luebert y Pliscoff (2006 y 2009) como «*Estepa mediterránea-templada oriental de Festuca gracillima*» frente a las unidades de estepa axérica que se distribuyen más al sur, que denominan «*Estepa templada oriental de Festuca gracillima y Empetrum rubrum*» y «*Estepa templada oriental de Festuca gracillima y Chilotrichum diffusum*». León *et al.* (1998)

**Tabla 5.** Espectros de diagnosis fitoclimática y agrupación en subtipos

Código	Subtipo	Significado fitológico	Espectro	km <sup>2</sup>
VI(IX) <sub>2</sub>	Nemoral oceánico subantártico	Bosque mixto de <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>Nothofagus betuloides</i>	(1;)	159
			(1;2;)	318
			(2;1;)	4.815
			(2;1;3;)	10
			(2;3;1;)	9
VI(IX) <sub>1</sub>	Nemoral subantártico	Bosque puro de <i>Nothofagus pumilio</i>	(2;)	3.375
			(2;4;)	76
VI(VII) <sub>2</sub>	Nemoral húmedo subestepario	Bosque de <i>Nothofagus antarctica</i> con <i>Nothofagus pumilio</i>	(2;3;)	345
			(3;2;)	3.006
VI(VII) <sub>1</sub>	Nemoral seco subestepario	Formaciones preestépicas de <i>Nothofagus antarctica</i>	(3;)	1.715
			(3;5;)	525
			(5;3;)	265
VII <sub>2</sub>	Estepario axérico	Estepa gramínea axérica de <i>Festuca gracillima</i>	(5;)	3.278
VII <sub>1</sub>	Estepario xérico	Estepa gramínea xérica de <i>Festuca gracillima</i>	(6;)	442
X(IX)	Oroantarticoide	Matorrales y pastizales alpinos	(4;)	1.170
			(4;2;)	5

distinguen de norte a sur, en condiciones de sequía creciente en la Región Patagónica las siguientes unidades: «*estepa graminosa húmeda*», «*estepa graminosa xérica*» y «*estepa arbustiva*».

La Tabla 6 contiene los estadísticos descriptivos de los valores factoriales correspondientes a los 7 subtipos fitoclimáticos definidos.

La representación cartográfica de los subtipos definidos dio como resultado el mapa fitoclimático de la Figura 4.

## Discusión

Nuestros resultados confirman la originalidad de los fitoclimas de Tierra del Fuego, determinando que el escaso calor estival y la reducida oscilación térmica son dos de sus características más destacadas. Un doble eje latitudinal y altitudinal estructura las principales unidades fitoclimáticas, el primero relacionado con la oscilación térmica y el estrés hídrico estival y el segundo con el frío invernal. El primer eje es importante en la discriminación de las formaciones no alpinas entre sí (Fig. 3), y el segundo en la discriminación de las formaciones alpinas respecto del resto.

Estos resultados son coherentes con los principales antecedentes fitogeográficos existentes (Pisano, 1977; Frangi y Richter, 1992; Tuhkanen, 1992) pero ponen de manifiesto el difícil encaje fitogeográfico que tradicionalmente ha tenido Tierra del Fuego. De hecho, tal y como señala Tuhkanen (1992) y nuestros propios resultados, todas las formaciones arboladas fueguinas se desarrollan con valores TMC < 10°C, cuando dicho valor ha sido utilizado para discriminar en el Hemisferio Norte las formaciones arboladas de las desarboladas árticas o alpinas (Andersson, 1902; Köppen, 1919; Williams, 1961; Tranquillini, 1979; Allué-Andrade, 1990). Conforme a las regresiones altitudinales de Puigdefábregas *et al.* (1988), la isoterma TMC = 10°C se situaría a unos 100 metros por debajo del nivel del mar en la zona de Ushuaia.

Walter (1970) establece el límite septentrional entre la zona boreal y la zona ártica allí donde sólo existen 30 días al año con medias diarias por encima de los 10°C y una estación fría de 8 meses y establece en 120 días y 6 meses respectivamente los límites entre la zona boreal de aciculifolios y la nemoral de planifolios. Conforme a nuestros resultados, si bien la condición térmica estival no se cumpliría en los bosques fueguinos, pues el número de días sería siempre < 30, no su-

cede lo mismo con la duración de la helada, que debido a la fuerte oceaneidad de Tierra del Fuego se situaría en valores inferiores a los anteriores. La disminución de la línea altitudinal máxima del arbolado con la oceaneidad se ha puesto de manifiesto por varios autores (*eg.*, Ellenberg, 1966; Faegri, 1972; Malyshev, 1993; Fang *et al.*, 1996; Malyshev y Nimis, 1997). Conforme establece Leushner (1996), a las mismas latitudes, la línea superior del arbolado se sitúa entre 1.000 y 2.000 m más arriba en las zonas continentales y dada la mayor oceaneidad del Hemisferio sur por la menor masa terrestre, Körner (1998) observa una elevación de esa misma línea entre 1.000 y 1.500 en el Hemisferio Norte respecto del Sur a la misma latitud.

Esta originalidad del clima fueguino respecto del subártico explicaría la existencia de formaciones planifolias allí donde serían de prever formaciones desarboladas o aciculifolias y a su vez un límite altitudinal del arbolado llamativamente bajo a nivel mundial (Jobbágy y Jackson, 2000). Estos autores proponen establecer los límites climáticos del arbolado en función de la doble consideración de la temperatura media (T) y de la oscilación térmica (OSC) más que de la temperatura media del mes más cálido (TMC). En este doble gradiente térmico, las planifolias perennifolias (caso de *Nothofagus betuloides*) formarían el límite altitudinal del bosque en la áreas menos frías y menos contrastadas, seguidas por las planifolias caducas (caso de *Nothofagus pumilio*).

Respecto a la presencia de especies de planifolias caducas como límite del arbolado en lugar de coníferas Hustich (1983) ya observó que en el ecotono tundra-taiga del ártico, dominan las planifolias caducas (*Betula* spp.) en la áreas más oceánicas (Islandia, Groenlandia, oeste de Escandinavia) y las coníferas en las más continentales. De hecho, conforme a los resultados de Puigdefábregas *et al.* (1988) para la zona de Ushuaia, la oscilación térmica podría incluso disminuir con la altura, potenciando los efectos citados sobre el arbolado siendo el ambiente en la montaña fueguina, a la altitud del límite superior del bosque moderada pero constantemente frío. Según éstos autores, la escasa intensidad del periodo vegetativo en un verano tan fresco como el de la montaña fueguina exigiría en compensación estrategias de mayor eficacia fotosintética como las planifolias frente a las aciculifolias. A pesar de ello las condiciones no dejan de ser muy duras para las estrategias planifolias, lo que podría explicar el desarrollo de hojas mucho más pequeñas que las existentes en las hayas del hemisferio Norte (mi-

**Tabla 6.** Estadísticos descriptivos de los valores factoriales correspondientes a los subtipos fitoclimáticos

Subtipo fitoclimático		VI(IX) <sub>2</sub>	VI(IX) <sub>1</sub>	VI(VII) <sub>2</sub>	VI(VII) <sub>1</sub>	VII <sub>2</sub>	VII <sub>1</sub>	X(IX)
Nº Estaciones		5.311	3.451	3.351	2.240	3.543	442	1.175
K	Máx.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00
	Min.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Med.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00
	Dvst.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00
A	Máx.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,00	0,00
	Min.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00
	Med.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,15	0,00
	Dvst.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,54	0,00
P	Máx.	710	720	487	450	414	284	714
	Min.	443	382	368	344	269	253	470
	Med.	510	477	411	382	338	266	585
	Dvst.	47	55	21	21	26	7	57
PE	Máx.	56	58	41	38	34	22	60
	Min.	38	31	30	26	21	20	40
	Med.	46	41	35	31	27	21	49
	Dvst.	3	4	2	2	2	1	4
T	Máx.	5,8	5,7	5,5	5,7	6,7	6,9	2,6
	Min.	3,0	2,6	4,1	4,0	5,0	6,3	0,2
	Med.	4,5	4,0	4,9	5,2	5,8	6,6	1,9
	Dvst.	0,5	0,8	0,3	0,3	0,3	0,1	0,5
TMF	Máx.	1,9	1,8	1,4	1,6	2,6	2,7	-1,2
	Min.	-0,8	-1,5	-0,2	-0,3	0,5	2,2	-3,6
	Med.	0,5	-0,1	0,7	0,9	1,4	2,4	-2,0
	Dvst.	0,5	0,7	0,3	0,4	0,4	0,1	0,5
TMC	Máx.	9,6	9,6	9,6	10,1	11,1	11,3	6,6
	Min.	6,7	6,3	8,3	8,2	9,3	10,6	3,9
	Med.	8,3	7,9	9,1	9,6	10,2	11,0	5,7
	Dvst.	0,6	0,8	0,2	0,2	0,3	0,1	0,5
TMMF	Máx.	-1,3	-1,3	-1,6	-1,2	0,0	0,2	-4,2
	Min.	-4,3	-4,8	-3,1	-3,3	-2,3	-0,3	-6,8
	Med.	-2,7	-3,2	-2,2	-2,0	-1,2	0,0	-5,1
	Dvst.	0,6	0,7	0,3	0,4	0,5	0,1	0,5
TMMC	Máx.	14,1	14,2	14,3	14,9	15,3	15,4	11,2
	Min.	11,3	10,8	13,1	12,9	13,8	14,8	8,4
	Med.	12,8	12,5	13,7	14,2	14,7	15,2	10,3
	Dvst.	0,5	0,8	0,3	0,2	0,3	0,1	0,6
HS	Máx.	6,9	7,5	5,7	5,8	5,0	3,9	11,6
	Min.	4,2	4,2	4,5	4,4	3,4	3,2	7,3
	Med.	5,4	5,9	5,0	4,8	4,4	3,5	8,2
	Dvst.	0,5	0,7	0,2	0,2	0,3	0,1	0,7
SA	Máx.	0,0	4,3	5,4	6,1	7,3	8,8	0,0
	Min.	0,0	0,0	0,0	0,2	4,5	7,2	0,0
	Med.	0,0	0,1	2,3	5,0	6,2	7,8	0,0
	Dvst.	0,0	0,3	1,5	0,9	0,5	0,4	0,0
OSC	Máx.	8,2	8,7	8,8	9,3	9,6	8,7	8,1
	Min.	7,3	7,4	8,0	8,2	8,3	8,4	7,4
	Med.	7,8	8,0	8,4	8,7	8,8	8,6	7,7
	Dvst.	0,1	0,2	0,2	0,3	0,3	0,1	0,1

crofilia). Nuestros resultados de  $T = 2,6^{\circ}\text{C}$  para el límite del bosque (a unos 600 m de altitud) son coherentes con el valor  $T = 2,4^{\circ}\text{C}$  obtenido por estos autores en la montaña fueguina.

Aunque los factores climáticos parecen ser los principales responsables de la distribución de las especies de *Nothofagus* (McQueen, 1976; Hueck, 1978; Gutiérrez *et al.*, 1991; Donoso, 2006) nuestros resultados sugieren que el macroclima no explica suficientemente la distribución a escala local de las formaciones siempreverdes de *Nothofagus betuloides* y de las deciduas de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego, aunque sí el resto. Los resultados de la Tabla 4 muestran que únicamente un 11,1% de las estaciones correspondientes al guindo generan espectros con el guindo como especie con la máxima adecuación fitoclimática. De hecho no existe un patrón de distribución geográfica claro entre ambas especies en los territorios que comparten y que pueda interpretarse en clave de gradiente climático.

Los espectros de diagnosis fitoclimática exclusivamente integrados por guindo representan una parte marginal del territorio (159 km<sup>2</sup>). En todo el resto del área fitoclimática potencial de *Nothofagus betuloides* esta especie comparte condiciones con *Nothofagus pumilio*. Nuestros resultados sugieren por tanto, tal y como se ha señalado reiteradamente (Pisano, 1977; Sebastia *et al.*, 1989; Gutiérrez *et al.*, 1991; Tuhkanen, 1992; Frangi y Richter, 1992; Gutiérrez, 1994; Romanyà *et al.*, 2005; Promis *et al.*, 2008) que el bosque de guindo tiene en la parte argentina de la Isla Grande de Tierra del Fuego un carácter ecotónico. Una parte importante de la distribución local de ambas especies se debería a causas edáficas, predominando *Nothofagus betuloides* sobre sustratos sometidos a procesos de hidromorfia y más pobres en nutrientes frente a *Nothofagus pumilio* que predominaría sobre sustratos sometidos a procesos de podzolización, más profundos y fértiles (Pisano, 1977; Romanyà *et al.*, 1989; Gerding y Thiers, 2002; Thiers y Gerding, 2007).

Los suelos ácidos e hidromorfos de Tierra del Fuego presentan problemas relativos al ciclo nutricional del nitrógeno y del fósforo, y una reducida actividad biológica en los horizontes orgánicos (Romanyà *et al.*, 2005). La estrategia perennifolia como respuesta adaptativa a suelos pobres en nutrientes y con problemas de encharcamiento ha sido reiteradamente puesta de manifiesto por múltiples autores (Loveless, 1961; Monk, 1966; Beadle, 1966; Aerts, 1995). En condiciones de deficiente abastecimiento nutricional, como las que se dan en sue-

los pobres, ácidos e hidromorfos la estrategia conservadora del guindo es ventajosa frente a la de la lenga.

Esta estrategia conservadora del guindo frente a la lenga se basa en una estricta economía de entradas y salidas de nutrientes. El mantenimiento de la masa foliar durante varios años y su baja concentración en nutrientes permite un balance nutricional muy eficiente en condiciones difíciles, de forma que no sólo es baja la absorción de nutrientes necesaria para satisfacer la productividad de la siguiente estación, sino que las pérdidas de nutrientes por defoliación son también muy bajas. La dificultad de abastecimiento de nutrientes críticos como nitrógeno, potasio y fósforo en suelos saturados se compensa en parte por la presencia de un sistema radicular caracterizado por una importante concentración de raíces finas en la superficie del suelo y asociaciones con hongos simbioses formadores de micorrizas que aumentan su capacidad absorbente (Frangi y Richter, 1992).

Las condiciones ambientales favorecen la dominancia de las estrategias perennifolias, pues en ubicaciones saturadas de agua y poco contrastadas térmicamente, los procesos de descomposición y mineralización de los restos son especialmente lentos (Frangi *et al.*, 1997), por lo que, tal y como señala Aerts (1995), se da un proceso de feedback positivo entre las estrategias siempreverdes y la pobreza nutricional del suelo. Evidentemente, todo ello se traduce en un menor crecimiento relativo del guindo frente a la lenga apoyado también por una estructura foliar más resistente a los fríos invernales (esclerofilia) pero también de menor eficiencia fotosintética.

En este contexto, las condiciones fitoclimáticas parecen jugar un papel indirecto en la distribución local de ambas fisionomías. Si bien nuestros resultados apuntan a que *Nothofagus betuloides* estaría vinculado a las áreas más lluviosas y menos contrastadas térmicamente, es necesario hacer las siguientes dos reflexiones:

Por una parte, el mantenimiento de un follaje siempreverde durante todo el año en condiciones climáticas tan extremas como las subantárticas sólo es posible reduciendo la superficie foliar, a través de la microfilia que exhibe el guindo (Donoso, 2006) y eligiendo las ubicaciones más térmicas que eviten daños por helada en los tejidos foliares. Este último requerimiento es el que explica en parte la presencia preferente de *Nothofagus betuloides* en las áreas costeras, que presentan menor oscilación térmica (Pisano, 1981; Promis *et al.*, 2008), en altitudes bajas y que en los va-

lles interiores se refugie preferentemente en las orillas de los grandes lagos y en *franjas cálidas* (Frangi y Richter, 1992) correspondientes a laderas de exposición norte.

Por otra parte, la presencia dominante de *Nothofagus betuloides* en las áreas más lluviosas de la Isla Grande, por ejemplo en la Península Mitre (Sebastià *et al.*, 1989; Collado, 2007) debe interpretarse también con cautela. La elevada precipitación que se produce en esas áreas suele estar unida a relieves suaves, procedentes de procesos de glaciario más intensos que se habrían producido en estas zonas costeras (Gutiérrez, 1994), que dificultan el drenaje, favoreciendo la hidromorfía de los suelos y produciendo procesos de lavado de nutrientes (Loveless, 1961). Una posible confirmación de esta hipótesis estaría en el hecho de que la zona con mayores precipitaciones de la parte argentina de la Isla Grande, el área cordillerana situada al oeste de Ushuaia, no presenta la dominancia perennifolia que se da en la Península Mitre sino clara dominancia de *Nothofagus pumilio*. Al oeste de Ushuaia el relieve no es suave como en Península Mitre, el drenaje es mucho mejor y no se dan por tanto los imponentes paisajes turbosos tan característicos del extremo oriental del territorio que favorecen a las estrategias perennifolias, hasta el punto de excluir por completo a la lenga.

*Nothofagus betuloides* se confirma como una especie más exigente en humedad que *Nothofagus pumilio*, no tolerando el estrés hídrico que representa la duración de la semiaridez (SA). De hecho, la lenga presenta una mayor amplitud fitoclimática y se adentra en áreas con franca influencia estépica, aunque en sus porciones más lluviosas propias del VI(VII)<sub>2</sub>. Las masas de lenga que se ubican en este subtipo fitoclimático transicional presentan importantes limitaciones ambientales que las convierten en ecosistemas muy frágiles. Tal y como señala Collado *et al.* (2008), intervenciones selvícolas intensas sobre el dosel arbóreo pueden suponer en este tipo de masas una pérdida del ambiente nemoral y una irrupción de condiciones propias de la cercana estepa gramínea en forma de proliferación de un potente tapiz herbáceo que compromete la regeneración.

Entre las limitaciones de la metodología empleada, debe destacarse especialmente la imposibilidad de utilizar estaciones meteorológicas reales, que son dramáticamente escasas en Tierra del Fuego y situadas a baja altitud (Endlicher y Santana, 1988). Únicamente Ushuaia y Río Grande presentan series termopluvio-

métricas suficientemente largas. Por ello, la utilización de datos termopluviométricos interpolados ha sido una necesidad, a pesar de tener sus lógicas limitaciones ligadas a su carácter estimado. La escala es uno de los principales problemas a los que debe enfrentarse la aplicación de los modelos de distribución de especies y comunidades vegetales (Pearson, 2007; Seo *et al.*, 2009) y es otra limitación a tener en cuenta junto con la precisión de la interpolación climática.

Asimismo, no hay que olvidar que importantes factores para la distribución de las fisionomías vegetales en Tierra del Fuego, responsables de importantes azonalidades no se tienen en cuenta en el modelo dado su carácter macroclimático. Es el caso de las ya comentadas limitaciones nutricionales de carácter físico y químico de algunos suelos, ligadas al encharcamiento, que matizan en algunos casos apreciablemente las determinaciones de carácter macroclimático, por ejemplo la dominancia local de guindo en el bosque mixto o la exclusión del ñire en zonas de vaguada. Pero también es el caso del viento, cuya acción indirecta sobre el clima, especialmente en verano, es responsable de primer orden en su originalidad, pero que tiene una acción directa mecánica y desecante que no se considera en el modelo (Pisano, 1977; Weischet, 1985; Tuhkanen, 1992; Frangi y Richter, 1992; Collado, 2007).

Hay que llamar la atención sobre las dificultades intrínsecas que presenta la validación de un modelo de implicaciones potenciales como éste, bien conocidas y reiteradamente expuestas por varios autores (Fielding y Bell, 1997; Anderson *et al.*, 2003). La validación del modelo sólo tiene en cuenta su componente cualitativa binaria (la presencia/ausencia de las fisionomías forestales consideradas) pero no es posible validar su componente cuantitativa de carácter continuo, esto es, los índices numéricos de adecuación. La validación de la componente binaria debe realizarse en cualquier caso en términos de *sensibilidad* (Fielding y Bell, 1997) pues en la correspondiente matriz de confusión no pueden tenerse en cuenta los valores *falso positivo* ni *verdadero negativo*. La razón es obvia pues la ausencia de una especie arbórea en una localidad puede deberse a causas no climáticas, como la eliminación antrópica (caso del ñire en algunas áreas ganaderas), por lo que las ausencias reales no pueden relacionarse fácilmente con las ausencias o presencias predichas por el modelo. La validación de la componente numérica continua no es posible al tratarse de potencialidades que no pueden confrontarse con una realidad sobre el terreno.

Los ecotonos bosque-estepa en Patagonia han sufrido importantes transformaciones humanas (Eriksen, 1975; Veblen, 1988; Bran *et al.*, 1998; Huber y Markgraf, 2003). La ausencia de *Nothofagus antarctica* en algunas áreas ecotónicas con la estepa puede deberse a eliminación antrópica para ganar pastos a las ganaderías ovinas tradicionales en la zona (Cingolani, 1999), por lo que puede haberse visto afectada la construcción del ámbito fitoclimático real de la formación y puede ser también una causa de error en este tipo de modelos predictivos, tal y como señalan Pearson y Dawson, 2003.

Siguiendo la nomenclatura de subtipos fitoclimáticos de Walter (1970) se han definido 6 unidades en Tierra del Fuego. Este autor consideró en su Atlas Mundial de Climodiagramas a la mayor parte de Tierra del Fuego como perteneciente al tipo IX (tundra) y adscribió a un tipo nemoral transicional a la tundra, el VI(IX) los confines más orientales y la Península Mitre y la Isla de los Estados. Los confines más norteños fueron adscritos a la estepa (VII).

Nuestra propuesta nomenclatural, que tiene en todo caso carácter provisional hasta que se aborde el estudio de zonas más amplias del sur de Argentina y Chile, pretende reconocer la realidad fisionómica de unos territorios que a pesar de haberse adscrito a la tundra, presentan cobertura arbolada y condiciones ecológicas que les separan apreciablemente del característico permafrost de la tundra. Por ello, se han adscrito a VI(IX)i, es decir a un subtipo nemoral transicional a la tundra que integraría tanto el bosque mixto como el bosque puro de lenga. La presencia apreciable de *Nothofagus antarctica* ya sea en formación pura o formando parte de bosques de lenga secos se ha utilizado como indicador de la presencia de tipos nemorales transicionales a la estepa y se han adscrito provisionalmente al subtipo VI(VII)i. Las zonas alpinas y las de estepa desarbolada se han adscrito a X(IX) y a VII respectivamente. Esta propuesta encaja mejor con la revisión de la clasificación mundial de Walter realizada por Allué-Andrade (1990), que en su *tipología morfogenésica de los fitoclimas no culminales de la Tierra* adscribe al tipo nemoral (VI) la parte sur de la Isla y a la estepa (VII) la porción más septentrional.

La caracterización que se presenta en este trabajo debe considerarse también provisional a causa de otra limitación debida al ámbito territorial de construcción del modelo. Muchas de las especies arbóreas consideradas en este trabajo tienen áreas de distribución natural que exceden con mucho a la parte argentina de la Isla Grande de Tierra del Fuego, por lo que las envol-

ventes climáticas construidas no reflejan la totalidad del ámbito fitoclimático potencial de las especies, limitación ésta que ya ha sido señalada en otros trabajos (Petit *et al.*, 2005). En futuras aproximaciones será importante incluir en la construcción de las envolventes convexas factoriales al menos poblaciones de toda Patagonia. La mejora en la definición de los hiperpoliedros de existencia climática de las especies que se utilicen en el modelo, considerando el máximo de localidades actuales, es clave para la correcta determinación no sólo de las especies arbóreas compatibles, sino del valor de los índices de idoneidad y por tanto de la versatilidad fitoclimática de cada píxel. A este respecto, merece especial atención *Nothofagus betuloides* cuyas principales manifestaciones dominantes se encuentran en territorio chileno y para la que habría que hacer un esfuerzo particular para considerar estas poblaciones en la construcción de los ámbitos factoriales.

El modelo propuesto dispone las bases para el desarrollo de nuevas investigaciones relacionadas con potencialidades y adecuación de especies, análisis y caracterización de dinámicas de competencia interespecífica, predicción de cambios en la distribución, composición y estructura vegetal de acuerdo a escenarios de cambio climático y estudios de autoecología específica forestal entre otros. Además, constituye una herramienta de especial interés en la planificación de actuaciones de manejo de bosques por sus gestores.

## Agradecimientos

El presente trabajo se enmarca en el Programa de Cooperación Técnica suscrito entre la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable (SAyDS) de la República Argentina y la Junta de Castilla y León para la elaboración del Plan Forestal Patagónico. Los autores desean agradecer el apoyo prestado por las siguientes personas de la SAyDS: El Director Bosques Ing. Jorge Luis Menéndez (†), la Directora del Programa Nacional de Bosques Modelo Dra. Mónica Gabay y la Directora de la Unidad de Manejo del Sistema de Evaluación Forestal Ing. Celina Montenegro.

## Referencias

AERTS R., 1995. The advantages of being evergreen. Trends in Ecology and Evolucion 10, 402-407.

- ALFONSO J., 1940. Algunas consideraciones sobre los bosques de Tierra del Fuego. *Revista de Ingeniería Agronómica* 1(6), 10-23.
- ALLUÉ-ANDRADE J.L., 1990. Atlas fitoclimático de España. Taxonomías. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, Madrid. 221 pp.
- ALLUÉ-ANDRADE J.L., 1997. Tres nuevos modelos para la fitoclimatología forestal: diagnosis, idoneidad y dinámica de fitoclimas. *Actas I Congreso Forestal Hispano-Luso, Irati'97, Pamplona*. pp. 31-40.
- ALLUÉ C., 1996. Un modelo para la caracterización fitoclimática de individuos, comunidades y fitologías. El modelo idoneidad y su aplicación a las comunidades pasícolas. *Ecología* 10, 209-230.
- ANDERSON R.P., LEW D., PETERSON A.T., 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162, 211-232.
- ANDERSSON G., 1902. Zur pflanzengeographie der arktis. *Geographische Zeitschrift* 8, 1-23.
- AUGENER H., 1932. Antarktische und antiboreale polychaeten nebst einer hirudinee. *Scientific Results of the Norwegian Expeditions* 1(9), 1-87.
- BAVA J., 1998. Los Bosques de Lengua en el sector argentino de Tierra del Fuego. *CIEFAP. Patagonia Forestal* 6, 5-8.
- BEADLE N.C.W., 1966. Soil phosphate and its role in holding segments of the Australian flora and vegetation, with special referente to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology* 47, 992-1007.
- BRAN D., RUSAK S., AYESA J., MORAGA H., 1998. Estructura de un matorral de ñire (*Nothofagus antarctica*) y su regeneración inicial después de una tala, en el ecotono bosque-estepa. *INTA. Área de Recursos Naturales. Comunicación Técnica* 47.
- BROENNIMANN O., THUILLER W., HUGHES G.O., MIDGLEY G.F., ALKEMADE J.R.M., GUISSAN A., 2006. Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology* 12, 1079-1093.
- BURGOS J., 1985. Clima del extremo austral de Sudamérica. En: *Transecta botánica de la Patagonia austral*. Ed Boelcke, Moore y Roig, CONICET, Buenos Aires.
- BURKART R., BÁRBARO N.O., SÁNCHEZ R.O., GÓMEZ D.A., 1999. Eco-regiones de la Argentina. *Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable, Administración de Parques Nacionales*. 43 pp.
- CABRERA A.L., 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14, 1-42.
- CABRERA A.L., 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, 2ª ed. Tomo N, Fase 1 ACME, Buenos Aires. 85 pp.
- CINGOLANI A.M., 1999. Efectos de 100 años de pastoreo ovino sobre la vegetación y suelos del norte de Tierra del Fuego. Tesis de doctorado, Universidad de Buenos Aires.
- COLLADO L., 2001. Los bosques de Tierra del Fuego. Análisis de su estratificación mediante imágenes satelitales para el inventario forestal de la provincia. *Multequina* 10, 1-16.
- COLLADO L., 2002. Actualización 2000: estratificación de los bosques de Tierra del Fuego mediante el análisis de imágenes satelitales para el inventario forestal de la provincia. *Dirección de Bosques-SIG, Subsecretaría de Recursos Naturales, Ministerio de Economía, Gobierno de la Provincia de Tierra del Fuego*.
- COLLADO L., 2007. La vegetación de Tierra del Fuego: de la estepa a la selva. *Enciclopedia Patagonia Total, Editorial Barcelbaires*.
- COLLADO L., FARINA S., JARAS F., VARGAS H., 2008. Monitoreo del estado de intervención y de la regeneración de *Nothofagus pumilio* en un plan de manejo forestal en el ecotono estepa-bosque de Tierra del Fuego, Argentina. *Bosque* 29(1), 85-90.
- COLLANTES M.B., ANCHORENA J.A., CINGOLANI A., 1999. The steppes of Tierra del Fuego: floristic and growthform patterns controlled by soil fertility and moisture. *Plant Ecol* 140, 61-75.
- DONOSO C. (ed), 2006. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. *Autoecología*. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia, Chile. 678 pp.
- ELITH J., LEATHWICK J.R., 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annu Rev Col Evol Syst* 40, 677-697.
- ELLENBERG H., 1966. Leben und kampf an den baumgrenzen der erde. *Naturwiss. Rundschau* 19, 133-139.
- ENDLICHER W., SANTANA A., 1988. El clima sur de la Patagonia y sus aspectos ecológicos. Un siglo de mediciones climatológicas en Punta Arenas. *Anales del Instituto de la Patagonia. Serie Ciencias Naturales* 8, 57-86.
- ERIKSEN W., 1975. Disruptions in the ecosystems of the steppe and forest regions of Patagonia by climate and man. *Applied Science and Development* 6, 127-142.
- FAEGRI K., 1972. Geo-ökologische probleme der gebirge Skandinaviens. *Geocology High-Mountain Regions Eurasia. Erdwissenschaftliche Forschung, Wiesbaden* 4, 98-106.
- FANG J.Y., OSHAWA M., KIRA T., 1996. Vertical vegetation zones along 30°N latitude in humid East Asia. *Vegetatio* 126, 135-149.
- FIELDING A., BELL J., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24, 38-49.
- FRANGI J., RICHTER L., 1992. Los ecosistemas forestales de la Tierra del Fuego. *Vida Silvestre* 72(2), 36-43.
- FRANGI J., RICHTER L., BARRERA M.D., ALOGGIA M., 1997. Decomposition of *Nothofagus* fallen woody debris in forests of Tierra del Fuego, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 1095-1102.
- FRANKLIN J., 2009. *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge, UK, Cambridge Univ Press.
- GAJARDO R., 1994. La vegetación natural de Chile. Clasificación y distribución geográfica. Ed Universitaria, Santiago, Chile. 165 pp.



- GARCÍA O., 1992. Síntesis climatográfica de la República Argentina. En: Iriondo M., ed. El Holoceno en la Argentina 1, 79-102. CADINQUA.
- GARCÍA-LÓPEZ J.M., ALLUÉ C., 2003. Aplicación de la teoría de la envolvente convexa a la mejora del sistema fitoclimático Allué-Andrade. *Ecología* 17, 329-343.
- GARCÍA-LÓPEZ J.M., ALLUÉ C., 2008. Phytoclimatic versatility and potential diversity of natural arboreal forest cover in peninsular Spain. *Invest Agrar: Sist Recur For* 17(3), 297-307.
- GARCÍA-LÓPEZ J.M., ALLUÉ C., 2009. CLIMATFORREST 1.0, un programa actualizado para la diagnosis fitoclimática. *Montes* 96, 27-32.
- GERDING V., THIERS O., 2002. Characterization of soils of *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Blume forests in Tierra del Fuego. Chile. *Revista Chilena Historia Natural* 75, 819-833.
- GODLEY E.J., 1960. The botany of southern Chile in relation to New Zealand and the Subantarctic. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 152, 457-475.
- GRISEBACH A., 1872. Die vegetation der erde nach ihrer klimatischen anordnung. W. Enghemann, Leipzig.
- GUISAN A., ZIMMERMAN N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135, 147-186.
- GUISAN A., THUILLER W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8, 993-1009.
- GUTIÉRREZ E., 1994. Els boscos de *Nothofagus* de la Terra del Foc com a paradigma de dinàmica successional del no-equilibri. *Treballs de la Societat Catalana de Biologia* 45, 93-121.
- GUTIÉRREZ E., VALLEJO V.R., ROMANA J., FONS J., 1991. The subantarctic *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego: distribution, structure and production. *Oecologia Aquatica* 10, 351-366.
- HEADS M., 1985. Biogeographic analysis of *Nothofagus* (*Fagaceae*). *Taxon* 34(3), 474-480.
- HIJMANS R.J., CAMERON S.E., PARRA J.L., JONES P.G., JARVIS A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965-1978.
- HILL R.S., JORDAN G.J., 1993. The evolutionary history of *Nothofagus* (*Nothofagaceae*). *Australian Systematic Botany* 6(2), 111-126.
- HILL R.S., DETTMANN M.E., 1996. Origin and diversification of the genus *Nothofagus* In: The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests (Veblen T.T., Hill R.S., Read J., eds). Yale University Press, New Haven, USA. pp. 11-24.
- HOFFMANN A.J., 1975. Atlas climático de América del Sur. Organización Meteorológica Mundial-UNESCO, Ginebra.
- HUBER U.M., MARKGRAK V., 2003. European impact on fire regimes and vegetation dynamics at the steppe-forest ecotone of southern Patagonia. *The Holocene* 13(4), 567-579.
- HUBERTY C.J., 1994. Applied discriminant analysis. Wiley Interscience, New York.
- HUECK K., 1978. Los bosques de Sudamérica. Ecología, composición e importancia económica. GTZ, Berlín.
- HUSTICH I., 1983. Tree-line and tree growth studies during 50 years: some subjective observations. In: Tree-line ecology (Morisset P., Payette S., eds). Université Laval, Quebec, Canada. pp. 181-188.
- ITURRASPE R., SOTTINI R., SCHROEDER C., ESCOBAR J., 1989. Hidrología y variables climáticas del territorio de Tierra del Fuego. Contribución científica. CONICET-CADIC. Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina. Vol. 7, pp. 1-169.
- ITURRASPE R., URCIUOLO A., 2000. Clasificación y caracterización de las cuencas hídricas de Tierra del Fuego. XVIII Congreso Nacional del Agua-Temas de Río Hondo, Santiago del Estero, Argentina.
- JOBÁGY E.G., JACKSON R.B., 2000. Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology and Biogeography* 9, 253-268.
- KEARNEY M., PORTER W., 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12, 1-17.
- KÖPPEN W., 1919. Baumgrenze und lufttemperatur. *Petermanns Geografische Mitteilungen* 65, 39-42.
- KÖPPEN W., 1936. Das geographische system der klimate. In: *Handbuch der klimatologie* (Köppen W., Geiger R., eds). Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin. 1C: 1-44.
- KOREMBLIT G., FORTE J.A., 1991. Contribución al estudio agroclimático del norte de Tierra del Fuego (Argentina). *Ans Ins Pat Ser Cs Nats* 20, 125-133.
- KÖRNER CH., 1998. A re-assessment of high elevation forest line position and their explanation. *Oecologia* 115, 445-459.
- LACLAU P., 1997. Los ecosistemas forestales y el hombre en el sur de Chile y la Argentina. *Boletín técnico. Fundación Vida Silvestre Argentina*, Buenos Aires. 212 pp.
- LEÓN R.J.C., BRAN D., COLLANTES M., PARUELO J.M., SORIANO A., 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8, 125-144.
- LEUSCHNER C., 1996. Timberline and alpine vegetation on the tropical and warm temperate oceanic islands of the world: elevation, structure and floristics. *Vegetatio* 123, 193-206.
- LIU C., WHITE M., NEWELL G., 2009. Measuring the accuracy of species distribution models: a review. 18<sup>th</sup> World IMACS/MODSIM Congress, Cairns, Australia, 13-17 July 2009. <http://mssanz.org.au/modsim09>
- LOVELESS A.R., 1961. A nutritional interpretation of sclerophylly based on differences in the chemical composition of sclerophyllous and mesophytic leaves. *Ann Bo.* 25, 168-184.
- LUEBERT F., PLISCOFF P., 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Serie Biodiversidad. Ed Universitaria, Santiago de Chile. 316 pp.
- LUEBERT F., PLISCOFF P., 2009. Depuración y estandarización de la cartografía de pisos de vegetación de Chile. *Chloris Chilensis* 12:1. [www.chlorischile.cl](http://www.chlorischile.cl)

- MALYSHEV L., 1993. Levels of the upper forest boundary in Northern Asia. *Vegetatio* 109, 175-186.
- MALYSHEV L., NIMIS P.L., 1997. Climatic dependence of the ecotone between alpine and forests orbiomes in southern Siberia. *Flora* 192, 109-120.
- McQUEEN A.R., 1976. The ecology of *Nothofagus* and associated vegetation in South America. *Tuatara* 22, 36-38.
- MONK C.D., 1966. An ecological significance of evergreenness. *Ecology* 47, 504-505
- MOORE D.M., 1983. Flora of Tierra del Fuego. Anthony Nelson, England, Missouri Botanical Garden USA. 396 pp.
- OGDEN J., STEWART G.H., ALLEN R.B., 1996. Ecology of New Zealand *Nothofagus* forests. In: The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests (Veblen T.T., Hill R.S., Read, J., eds). Yale University Press, New Haven, USA. pp. 25-82.
- OTTAVIANI D., LASINIO G.J., BOITANI L., 2004. Two statistical methods to validate habitat suitability models using presence-only data. *Ecological Modelling* 179(4), 417-443.
- PARUELO J.M., BELTRÁN A., JOBBÁGY E., SALA O.E., GOLLUSCIO R.A., 1998. The climate of Patagonia: general patterns and control on biotic processes. *Ecología Austral* 8, 85-101.
- PEARSON R.G., 2007. Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners. Synthesis. American Museum of Natural History. Available at <http://ncep.amnh.org>.
- PEARSON R.G., DAWSON T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope model useful? *Global Ecology and Biogeography* 12, 361-371.
- PETIT R.J., HAMPE A., CHEDDADI R., 2005. Climate changes and tree phytogeography in the Mediterranean. *Taxon* 54, 877-885.
- PISANO E., 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia Chilena. I. Comunidades vegetales entre las latitudes 51 y 56° Sur. Punta Arenas, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia* 8, 121-250.
- PISANO E., 1981. Bosquejo fitogeográfico de Fuego-Patagonia. *Anales Instituto Patagonia* 12, 159-171.
- PISANO E., 1997. Los bosques de Patagonia Austral y Tierra del Fuego Chilenas. *Anales Instituto Patagonia* 25, 9-19.
- PROHASKA F., 1976. The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. In: *Climate of Central and South America* (Schwerdtfeger E., ed). World Survey of Climatology, Elsevier, Amsterdam. pp. 57-69.
- PROMIS A., CRUZ G., REIF A., GÄRTNER S., 2008. *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oerst 1871 (Fagales: *Nothofagaceae*) forests in southern Patagonia and Tierra del Fuego. *Anales Instituto Patagonia* 36, 53-68.
- PUIGDEFÁBREGAS J., DEL BARRIO G., ITURRASPE R., 1988. Régimen térmico de un ambiente montañoso en la Tierra del Fuego, con especial atención al límite superior del bosque. *Pirineos* 132, 37-48.
- READ J., BROWN M.J., 1996. Ecology of Australian *Nothofagus* forests. In: The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests (Veblen T.T., Hill R.S., Read J., eds). Yale University Press, New Haven, USA. pp. 131-181.
- RICHARDS C.L., CARSTENS B.C., LACEY L., 2007. Distribution modelling and statistical phylogeography: an integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *J Biogeogr* 34, 1833-1845.
- RICHTER L., FRANGI J., 1992. Características ecológicas del Bosque de Lenga de Tierra del Fuego en relación al manejo silvícola. *Actas Seminario Manejo Forestal de la Lenga y Aspectos Ecológicos relacionados*, CIEFAP, Pub Técnica N° 8, 230-231.
- ROIG F., 1998. La vegetación de la Patagonia. En: *Flora patagónica* (Correa M., ed). INTA. Colección Científica VIII(I), 48-174.
- ROMANYÀ J., FONS J., VALLEJO R.V., GUTIÉRREZ E., 1989. Condiciones edáficas en relación con la vegetación forestal en la Isla Grande de Tierra del Fuego. Final report. ICI.
- ROMANYÀ J., FONS J., SAURAS-YERA T., GUTIÉRREZ E., VALLEJO R.V., 2005. Soil-plant relationships and tree distribution in old growth *Nothofagus betuloides* and *Nothofagus pumilio* forests of Tierra del Fuego. *Geoderma* 124(1-2), 169-180.
- SEBASTIÀ M.T., GUTIÉRREZ E., 1989. Algunas características adaptativas de la flora vascular de los bosques de Tierra del Fuego Argentina. *Options Méditerranéennes* 3, 83-87. Serie Séminaires CIHEAM.
- SEO C., THORNE J.H., HANNAH L., THUILLER W., 2009. Scale effects in species distribution models: implications for conservation planning under climate change. *Bio Lett* 5, 39-43.
- SHROEDER F.G., 1983. Die thermischen vegetationszonen der erde. *Tuexenia* 3, 31-46.
- SCHRÖDER B., 2008. Challenges of species distribution modeling belowground. *J Plant Nutr Soil Sci* 171, 325-337.
- SKOTTSBERG C., 1916. Die Vegetationsverhältnisse längs der Cordillera de los Andes südlich von 41°S. Br. Ein Beitrag zur kenntnis der vegetation in Chiloë, Westpatagonien, dem Andinen Patagonien und Feuerland. Botanische ergebnisse der schwedischen expedition nach Patagonien und dem Feuerland, 1907-1909. *V Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 56(5), 1-366.
- STAUFFER D.E., 2002. Linking populations and habitats: Where have we been? Where are we going? In: *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale* (Scott J.M., Heglund P.J., Morrison M.L., Raphael M.G., Wall W.A., eds). Covelo, CA, Island Press. pp. 53-61.
- SWENSON U., BACKLUND A., McLOUGHLIN S., HILLS R.S., 2001. Nothofagus biogeography revisited with special emphasis on the enigmatic distribution of *Subgenus Brassospora* in New Caledonia. *Cladistics* 17, 28-47.
- THIERS O., GERDING V., 2007. Variabilidad topográfica y edáfica en bosques de *Nothofagus betuloides* (Mirb) Blume, en el suroeste de Tierra del Fuego. Chile. *Revista Chilena Historia Natural* 80, 201-211.
- TRANQUILLINI W., 1979. *Physiological ecology of the alpine timberline*. Springer-Verlag, New York. 137 pp.

- TROLL C., PAFFEN K., 1964. Die Jahreszeitenklimate der Erde. Erdkunde 18, 5-28.
- TUHKANEN S.I., 1992. The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. Acta Botanici Fennici 145, 1-64.
- VEBLER T., 1988. Anthropogenic influences on the forest/steppe ecotone in Northern Patagonia. A re-evaluation of the Kalela Hypothesis. Monografias Acad Nac de Cienc Exact Fis y Nat 4, 63-72.
- VEBLER T., DONOSO C., KITZBERGER Y., REBERTUS J., 1996. Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. In: The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests (Veblen T.T., Hill R.S., Read J., eds). Yale University Press, New Haven, USA. pp. 293-353.
- VERBYLA D.L., LITAITIS J.A., 1989. Resampling methods for evaluating classification accuracy of wildlife habitat models. Environmental Management 13, 783-7.
- WÄBO E., 1998. Inventario forestal de la provincia de Tierra del Fuego. Convenio provincia. CFI. Informe final de las áreas de campo. 28 pp.
- WALTER H., 1970. Vegetationszonen und klima. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- WALTER H., LIETH H., 1960. Klimadiagramm-weltatlas. Fisher, Viena.
- WALTER H., BOX E.O., 1983. Climate of Patagonia. In: Temperate deserts and semideserts. Deserts and semideserts of Patagonia. (West N.E., ed). Elsevier, Amsterdam. pp. 432-435.
- WEISCHET W., 1985. Climatic constraints for the development of the Far South of Latin America. Geojournal 11, 79-87.
- WILLIAMS P.J., 1961. Climatic factors controlling the distribution of certain frozen ground phenomena. Geografiska Annaler 431, 339-347.