

VARIACIÓN DEL ESPESOR DE CORTEZA EN EL PERFIL FUSTAL DE *Nothofagus obliqua* EN LA PRECORDILLERA DE MAULE, CHILE

Patricio Corvalán Vera, Paulette I. Naulin y Américo Contreras Valdovinos

RESUMEN

La corteza de los árboles cumple múltiples funciones, destacándose las de transporte y de protección, que a su vez dependen de la posición en altura del árbol, el estado de desarrollo y el ambiente en que éste se encuentra. Dada la inexistencia de antecedentes de espesor de corteza de la especie *Nothofagus obliqua* en Chile, en este trabajo se presenta un modelo que predice el espesor de corteza en función del diámetro normal y su posición relativa en altura total para dos situaciones

de largo de copa viva y de esbeltez, como indicadoras indirectas de la edad y el sitio, respectivamente. Los modelos ajustados fueron significativamente diferentes, siendo de mayor espesor de corteza los árboles de menor largo de copa porcentual y los de menor esbeltez. La muestra consistió en 60 árboles del cuartil superior de diámetro en sus respectivas parcelas de selección, los cuales fueron talados y medidos en su perfil vertical.

Introducción

El floema secundario se origina del mismo tejido que el xilema secundario, el cambium vascular, ambos relacionados con la funcionalidad del transporte y coordinados tanto por la ontogenia como por la capacidad de transportar los insumos y productos de la fotosíntesis, la cual depende de la biomasa fotosintética, estableciendo una relación alométrica-funcional. Por su parte, la peridermis es originada desde el cambium felógeno y su funcionalidad está ligada a la protección y es en esta porción de la corteza que se encuentran la mayor dispersión y los menores ajustes con el xilema secundario. Primero la peridermis está en contacto directo con el ambiente, por tanto, está expuesta al desgaste por factores bióticos (e.g. herbivoría) y abióticos (e.g. fuego) (Evert y Eichhorn, 2013).

La corteza es un conjunto complejo de tejidos periféricos

al cambium vascular que cubren los tallos de las plantas leñosas. Las funciones básicas de la corteza que se reconocen son el transporte (Kozłowski, 1984), la reserva de productos de la fotosíntesis a través del floema secundario, y la protección de los tejidos internos con la peridermis (Kozłowski, 1971; Biggs *et al.*, 1984). La peridermis cumple su rol evitando la pérdida de agua, restringiendo la entrada de patógenos, otorgando estabilidad mecánica, protección contra lesiones mecánicas, aislamiento del tallo de condiciones climáticas extremas y protección contra el fuego (Vines, 1968; Niklas, 1999; Paine *et al.*, 2010; Ferrenberg y Mitton, 2014; Romero, 2014; Pausas, 2015). Rosell *et al.* (2014) encontraron asociaciones entre la mecánica de la corteza y el almacenamiento, la densidad y el espesor de la corteza, y entre éste y la actividad fotosintética. También encontraron que el aumento en el espesor contribuye significativamente al

incremento de la rigidez y a la capacidad de almacenamiento de agua. El espesor de corteza varía con el sitio y el diámetro normal (Cellini *et al.*, 2012), la edad (Sands, 1975) y la especie (Lawes *et al.*, 2014).

El espesor de corteza en altura del árbol ha sido descrito como una función decreciente (Laasasenaho *et al.*, 2005; Eberhardt, 2013) que se explica en parte por el ahusamiento del perfil fustal (Larson, 1963; Lee *et al.*, 2003), por la disminución de edad de los tejidos a medida que el árbol incrementa en altura total (Kozłowski, 1984; Cancino *et al.*, 2013) y por la pérdida de peridermis ocasionada por exfoliación (Carse *et al.*, 2000) o por abrasión (Rosell, 2016).

La corteza es un componente del árbol que debe ser separado de la madera en los procesos industriales, ya que no constituye tejido xilemático. Su proporción del volumen total resulta no despreciable, con valores que oscilan entre 10 y 20%

(Gordon, 1983; Cellini *et al.*, 2012). La corteza es considerada una importante fuente de energía renovable (Parikka, 2004; Gustavsson *et al.*, 2011) y su uso para éste u otro destino requiere su cuantificación en los rodales en pie.

Los modelos predictores de espesor de corteza utilizados incluyen como variables independientes la altura total del árbol, la altura de predicción, el diámetro normal, la edad del árbol y algunas variables de sitio (Cellini *et al.*, 2012; Laasasenaho *et al.*, 2005), usando modelos lineales (Johnson y Wood, 1987; Laasasenaho *et al.*, 2005) y no lineales (Li y Weiskittel, 2011). Las ecuaciones utilizadas son de tipo polinómicas (Zheng *et al.*, 2017) y *spline* (Laasasenaho *et al.*, 2005).

En renovales de roble (*Nothofagus obliqua*) no existen estudios que permitan realizar estimaciones confiables sobre el volumen de corteza, ya sea total o por fracción del

PALABRAS CLAVE / Corteza / Esbeltez / Largo de Copa / *Nothofagus obliqua* / Perfil Fustal /

Recibido: 24/09/2019. Modificado: 19/11/2019. Aceptado: 03/12/2019.

Patricio Corvalán Vera. Ingeniero Forestal y Magister en Ciencias Forestales, Universidad de Chile (Uchile). Profesor, UChile. Dirección: Facultad de Ciencias

Forestales y de la Conservación de la Naturaleza, UChile. Av. Santa Rosa 11315, La Pintana. Santiago, Chile. e-mail: pcorvala@uchile.cl.

Paulette I. Naulin. Ingeniero Forestal y Doctora en Ciencias en Ecología y Biología Evolutiva, UChile. Profesora, UChile.

Américo Contreras Valdovinos. Ingeniero Agrónomo y Magister en Ciencias Agronómicas, UChile. Profesor, UChile.

VARIATION OF BARK THICKNESS IN THE STEM PROFILE OF *Nothofagus obliqua* IN THE MAULE FOOTHILLS, CHILE

Patricio Corvalán Vera, Paulette I. Naulin and Américo Contreras Valdovinos

SUMMARY

The bark of trees fulfils multiple functions standing out those of transport and protection, which in turn depend on the position in height of the tree, the state of development and the environment. Given the absence of data about bark thickness on the species *Nothofagus obliqua* in Chile, this paper presents a model that predicts bark thickness based on the normal diameter and its relative position in total height for two situations:

live crown length and slenderness, as proxies of age and site, respectively. The adjusted models were significantly different, being the bark thicker in the trees with the lowest live crown length and in those with less slenderness. The sample consisted of 60 trees of the upper quartile in diameter in their respective selection plots, which were felled and measured in their vertical profile.

VARIAÇÃO DA ESPESSURA DA CASCA NO PERFIL FUSTAL DE *Nothofagus obliqua* NA PRECORDILLERA DE MAULE, CHILE

Patricio Corvalán Vera, Paulette I. Naulin e Américo Contreras Valdovinos

RESUMO

A casca das árvores cumpre múltiplas funções, destacando as de transporte e proteção, que por sua vez dependem da posição em altura da árvore, do estado de desenvolvimento e do ambiente em que ele está. Dada a ausência de histórico de espessura de crosta das espécies de *Nothofagus obliqua* no Chile, este artigo apresenta um modelo que prevê a espessura da crosta com base no diâmetro normal e sua posição relativa na altura total

para duas situações de comprimento de copa viva e de esbelteza, como indicadores indiretos de idade e local, respectivamente. Os modelos ajustados foram significativamente diferentes, sendo a casca maior nas árvores com menor comprimento de copa e as com menor esbelteza. A amostra foi constituída por 60 árvores de diâmetro do quartil superior em suas respectivas parcelas de seleção, que foram taladas e medidas em seu perfil vertical.

fuste. El trabajo más cercano es el de Cellini *et al.* (2012) realizado en *Nothofagus pumilio* en la Patagonia Argentina, donde se desarrollaron ecuaciones que describen el perfil fustal y el volumen de corteza a diferentes alturas del árbol, con variables de estado del árbol y del rodal de fácil medición, tales como el diámetro normal, la altura total, la calidad de sitio y la fase de crecimiento. Sin embargo, las características anatómicas de *N. Pumilio* difieren de las de *N. obliqua* tanto en el espesor como en la persistencia (Agueda, 2009). Conocer la variación del espesor de corteza de *N. obliqua* a lo largo del fuste permite observar relaciones ecológicas tales como una potencial respuesta al fuego o al estrés hídrico, ambos factores presentes en su distribución y, a su vez, tiene aplicaciones en la industria de la madera. En este trabajo se busca modelar el espesor de

corteza a cualquier altura del fuste de *N. obliqua* usando como predictores variables de estado del árbol como el diámetro normal, la altura total y altura de predicción, estratificados en dos categorías de esbelteza (indirectamente sitio) y largo de copa viva.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El área de estudio, de 1300ha se encuentra en el sector precordillerano de Monte Oscuro (coordenadas geográficas 19H 324862E - 6113124S), a 50km al sureste de la ciudad de Curicó, Región de Maule, Chile. El área corresponde a formaciones de bosques secundarios. Este predio fue talado para extraer madera aserrada en la década de 1950. Posteriormente, el bosque fue talado en bosquetes para producción de carbón; de ahí su formación como mosaico de

bosquetes coetáneos secundarios (Corvalán, 2015).

Mediciones

Se midieron 60 parcelas distribuidas en rodales pertenecientes a los tipos forestales Roble-Hualo, Ciprés de la Cordillera y Roble-Raúl-Coigüe. De esas, 41 parcelas fueron de forma circular de 200m² y 19 de forma y superficie variable, las que fueron utilizadas para la construcción de un diagrama de manejo de la densidad de rodal para roble. Las parcelas se seleccionaron cubriendo todas las variaciones posibles de densidad y de altura dominante presentes en una zona de la precordillera de Maule. En cada parcela se seleccionó el árbol central del cuartil superior del diámetro normal, los que una vez seleccionados fueron volteados y trozados cada 1 metro a partir del tocón hasta el ápice, con excepción de 23

árboles cuya troza basal de 3,6m se extrajo con fines comerciales. De cada extremo de las trozas se extrajo una rodaja a la cual se le midió el diámetro mayor con corteza, el diámetro perpendicular con corteza y se calculó el diámetro medio geométrico con corteza. Con esa información se calculó y replanteó la medida del radio con corteza sobre la rodaja desde la médula hasta aquellos puntos periféricos de esa longitud y se seleccionó aquel que presentó la menor dificultad para su medición de anillos de crecimiento. Sobre ese radio se midió el espesor de corteza en milímetros.

También se midió la longitud de copa viva. Para cada árbol, entonces, quedó determinado el diámetro normal con corteza (DAP) en centímetros y la altura total (H) en metros; y para cada altura de corte sobre el suelo de las rodajas (h) medido en metros, el diámetro con corteza y el

espesor de corteza (Ec) en milímetros.

Modelos

Los datos fueron analizados a través de modelos lineales mixtos, según la definición

$$y = X\beta + Zu + e \quad (1)$$

donde y: vector respuesta, la cual correspondió al doble espesor de corteza relativo al DAP (i.e. 2Ec/DAP); X: matriz de incidencia de los efectos fijos, considerándose en un principio solo la inclusión en ella de las variables ‘altura relativa’; β : vector de efectos fijos; Z: matriz de incidencia de los efectos aleatorios, representando a cada uno de los árboles analizados; u: vector de efectos aleatorios; y e: vector de errores. Los supuestos del modelo, en primera instancia fueron

$$u \sim N(0, \Psi) \text{ y } e \sim N(\sigma^2 I) \quad (2)$$

Al momento de graficar el doble espesor de corteza relativo al DAP ((2Ec)/(DAP)) vs la altura relativa (h/H) se observó una tendencia, con tres zonas claramente definidas: una zona basal donde se ubica el mayor valor de 2Ec/DAP, el cual decrece hasta encontrar una zona intermedia donde permanece relativamente constante y finalmente la zona superior donde 2Ec/DAP decrece linealmente hasta el ápice. Según lo anterior, se ajustó por máxima verosimilitud restringida (REML) un modelo polinómico de cuarto grado, que permitió estimar los parámetros y puntos de cambio del modelo. El modelo lineal propuesto es

$$2Ec/DAP = \beta_0 + \beta_1(h/H) + \beta_2(h/H)^2 + \beta_3(h/H)^3 + \beta_4(h/H)^4 + \text{árbol} + e \quad (3)$$

donde $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3$ y β_4 son parámetros fijos que deben ser estimados; y e (error experimental) son los efectos aleatorios del modelo.

La verificación de los supuestos del modelo se realizó a

través de herramientas gráficas tales como gráficos qq-plot, para la verificación del supuesto de normalidad y gráficos de residuos estandarizados de Pearson vs los valores predichos del modelo, para el supuesto de homogeneidad de varianza. Al momento de modelar los datos, se observaron violaciones en los supuestos de homogeneidad de varianza, por lo que se propuso formular un modelo lineal mixto extendido, tal como lo proponen Pinheiro y Bates (2000). Este tipo de modelación admite, mediante la utilización de funciones de varianza, una flexibilización de los supuestos previamente definidos, permitiendo corregir problemas heterocedásticos y considerar estructuras de correlación dentro de grupos. Estos nuevos supuestos distribucionales son

$$u \sim N(0, \Psi) \text{ y } e \sim N(\sigma^2 \Lambda) \quad (4)$$

donde Λ es una matriz definida positiva, parametrizadas por un número pequeño de parámetros λ (Pinheiro y Bates, 2000). La propuesta final consideró la utilización de un modelo homocedástico y un modelo heterocedástico, el cual se detallará en la presentación de los resultados.

La selección del mejor modelo propuesto se basó en la utilización del *Bayesian Information Criterion* (BIC) y

el *Akaike Information Criterion* (AIC), definidos como

$$AIC = -2 \ln \text{Lik} + 2n_{\text{par}} \quad (5)$$

$$BIC = -2 \ln \text{Lik} + n_{\text{par}} \text{Log}(N) \quad (6)$$

donde Lik: valor maximizado de la función de verosimilitud; n_{par} : número de parámetros en el modelo; y N: total de observaciones usadas para realizar el ajuste. Bajo esta definición se consideró que mientras más bajo sea el valor obtenido, y manteniendo sin alterar el número de observaciones y la parte fija, mejor es el modelo. Junto a lo anterior, se presentó de forma complementaria las estimaciones del coeficiente de determinación (R^2 ajustado, tanto marginal como condicional a los efectos aleatorios), según lo propuesto por Nakagama y Shielzeth (2013). Los datos fueron modelados a través del lenguaje de programación R (R Core Team, 2018).

Resultados y Discusión

La violación del supuesto de homogeneidad de varianza hizo proponer un segundo modelo, el cual incluye una función de varianza del tipo exponencial, con el objetivo de mejorar las estimaciones del modelo y corregir la heterogeneidad de varianza presente. Los resultados de la Tabla I sugieren que este segundo modelo tiene

ventajas con respecto al primero dado los menores valores de AIC y BIC obtenidos.

La Tabla II muestra la estimación de cada uno de los parámetros incluidos en el modelo 2 (modelo heterocedástico, Tabla I) y sus respectivas significancias, observándose que todos los parámetros fueron estadísticamente significativos, siendo éstos considerados en el modelo final.

Luego el modelo que relaciona el espesor de corteza con la altura relativa de las plantas correspondió a

$$2Ec/DAP = 0,62 - 0,99(h/H) + 3,18(h/H)^2 - 4,64(h/H)^3 + 1,86(h/H)^4 \quad (7)$$

La Figura 1 muestra de manera gráfica (izquierda) el modelo estimado, observándose un buen ajuste con respecto a la nube de puntos. A su vez, los datos predichos del modelo, graficados junto a los datos observados (derecha) mostraron también un buen ajuste, obteniéndose entre ambas variables un coeficiente de determinación de $R^2 = 0,88$.

Con el fin de considerar incluir una segunda variable al modelo propuesto, se incluyó a través de la construcción de una variable *dummy* a la variable ‘esbeltez’, construida a partir del cociente entre la altura del árbol y el DAP. Esta variable, originalmente cuantitativa, fue transformada a variable de

TABLA I
RESUMEN DE LOS MODELOS EVALUADOS

Modelo	AIC	BIC	R ² marg	R ² cond
1) Homocedástico	-1773,6	-1739,5	0,72	0,83
2) Heterocedástico exponencial	-1991,0	-1952,0	0,94	0,97

AIC: *Akaike Information Criterion*, BIC: *Bayesian Information Criterion*, R² marg: coeficiente de determinación sin considerar los efectos aleatorios. R² cond: coeficiente de determinación condicionados a los efectos aleatorios.

TABLA II
ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS Y SU SIGNIFICANCIA

Fuente	Estimación	Error estándar	t-value	p-value
β_0	0,62	0,02	27,3	< 0,001
β_1	-0,99	0,25	-3,97	< 0,001
β_2	3,18	0,87	3,64	< 0,001
β_3	-4,64	1,14	-4,07	< 0,001
β_4	1,86	0,50	3,69	< 0,001

clasificación mediante la división de la población usando su respectiva mediana, la que correspondió a 0,73. Esto generó dos criterios de estratificación de la población analizada, para <0,73 y >0,73, verificándose la existencia de dos modelos estadísticamente diferentes, uno para la población

TABLA III
MODELOS SEGÚN LA ESTRATIFICACIÓN DE LA POBLACIÓN EN FUNCIÓN A LA MEDIANA DE LOS DATOS

Estratificación	Modelo
Esbeltez (LS)	$2Ec\sqrt{DAP} = 0,58 - 0,91(h/H) + 3,04(h/H)^2 - 4,49(h/H)^3 + 1,80+(h/H)^4$
Esbeltez (LC)	$2Ec\sqrt{DAP} = 0,66 - 0,99(h/H) + 3,18(h/H)^2 - 4,64(h/H)^3 + 1,86+(h/H)^4$
Lcv.H (LS)	$2Ec\sqrt{DAP} = 0,62 - 0,98(h/H) + 2,54(h/H)^2 - 3,41(h/H)^3 + 1,25+(h/H)^4$
Lcv.H (LC)	$2Ec\sqrt{DAP} = 0,62 - 0,98(h/H) + 3,66(h/H)^2 - 5,65(h/H)^3 + 2,36+(h/H)^4$

Lcv.H: largo copa viva sobre altura, LC: línea continua, LS: línea segmentada.

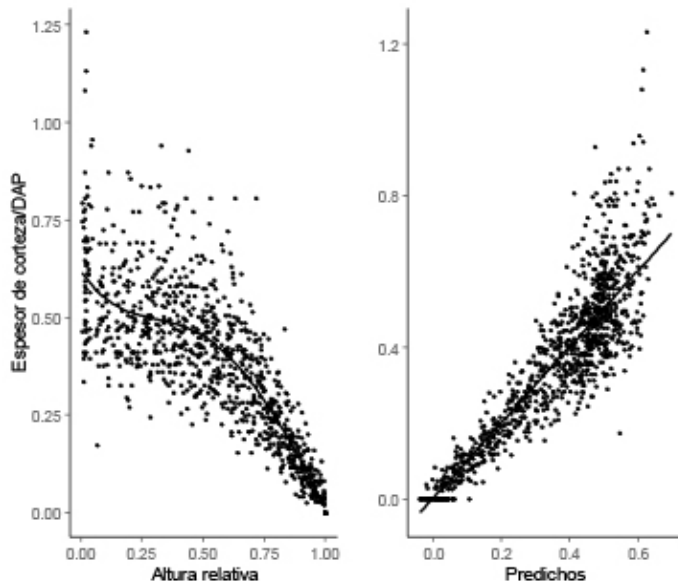


Figura 1. Modelo ajustado a los datos observados (izquierda). Valores predichos del modelo vs datos observados (derecha). El espesor de corteza es 2Ec.

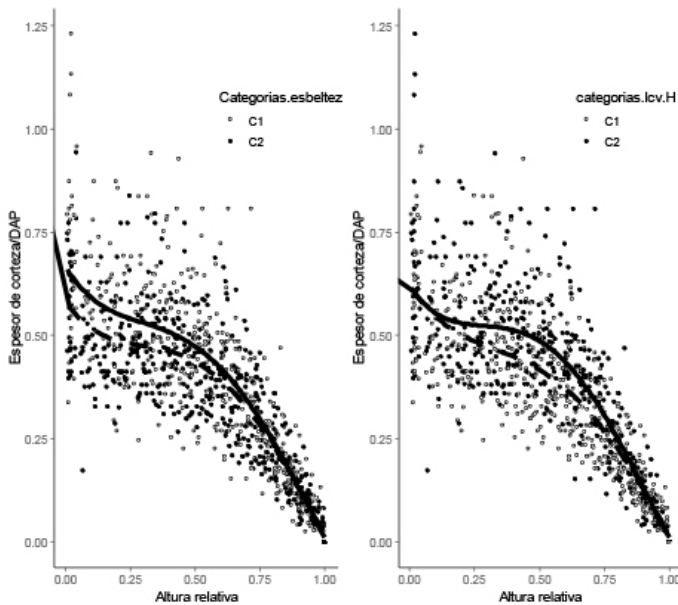


Figura 2. Curvas para categorías de esbeltez (izquierda) y largo de copa viva (derecha) en función de la mediana de ambas variables (C1, C2); lcv.H: largo copa viva sobre altura. Línea segmentada corresponde al modelo ajustado para valores mayores a la mediana en cada una de las estratificaciones. El espesor de corteza es 2Ec.

con datos superiores a la mediana de esbeltez y otro modelo para datos menores a la mediana de esbeltez. Lo anterior se repitió al incluir en un segundo modelo la variable 'largo de copa viva/altura' (lcv.H) obteniendo resultados similares; esto es, estratificando también la población a través de su mediana, la cual fue de 0,61 (Figura 2). La Tabla III resume los modelos ajustados para ambos criterios.

Discusión

La variación del espesor de corteza en altura relativa reportado en este estudio es consistente con lo encontrado en otras investigaciones que describen como éste alcanza un máximo en la base del árbol y decrece uniformemente hacia el ápice (Laasasenaho *et al.*, 2005; Cellini *et al.*, 2012; Eberhardt, 2013).

El decrecimiento del espesor de corteza en altura se puede explicar por la estrecha relación lineal que existe entre el espesor de corteza y el diámetro del fuste en el punto en que éste se mide (Sonmez *et al.*, 2007; Malone y Liang, 2009; Rosell, 2016). Rosell (2016) calcula que el diámetro es capaz de explicar el 72% de la variación total del espesor de corteza en una muestra de 640 especies que cubren ambientes extremadamente diversos. Otros autores han encontrado relaciones no lineales con correlaciones más bajas pero significativas (Paine *et al.*, 2010; Lawes *et al.*, 2014). De esta forma, gran parte de la variación del espesor de corteza se explica por la variación del diámetro fustal sin corteza, esto es por sus relaciones

alométricas y origen ontogenético.

Otra posible explicación de la variación del espesor de corteza se debe a la edad del árbol. Laasasenaho *et al.* (2005) en *Picea abies* señalan que el diámetro normal explica un 66% de la variación total del espesor de corteza y que la inclusión de la edad del árbol junto a la altura total agrega un 11% de explicación adicional. Los resultados de este trabajo muestran diferencias significativas del espesor de corteza medidos a distintas alturas relativas del árbol entre los estratos de largo de copa porcentual menores a la mediana y los mayores a la mediana, siendo éstos últimos los de menores espesores. Esto indirectamente se relaciona con la edad del árbol, al ser los individuos de copas vivas más extensas porcentualmente de características más juveniles (Corvalán, 2017). En *N. obliqua* se ha descrito el carácter persistente de la corteza (Agueda, 2009), lo cual permite pensar que los tejidos presentes en la corteza que tienen incremento radial asociados a la edad explicarían que el espesor de corteza aumente en árboles de mayor tamaño y edad.

El efecto de la esbeltez de los árboles (como indicador de sitio como lo señalan Vanclay y Henry (1988)) sobre el espesor de corteza encontrado en este estudio muestra que los árboles más esbeltos presentan espesores de corteza significativamente menores que la de los árboles menos esbeltos. Debe tenerse en cuenta que los árboles medidos corresponden a los árboles del cuartil superior de DAP y por lo tanto

están menos afectos a la densidad del rodal. Este resultado es concordante con lo descrito por Williams *et al.* (2007) en Sudáfrica; en *Balanites maughamii* encontraron que los árboles que crecían en localidades más secas presentaban mayor espesor de corteza y los individuos de las especies *Rhus chirindensis* y *Warburgia salutaris* creciendo en las localidades más protegidas usualmente tenían corteza más delgada que los más expuestos. Sonmez *et al.* (2007) reportan que las exposiciones solanas presentan mayor espesor de corteza que posiciones sombrías. Rosell *et al.*, (2014) señalan que la variación del espesor de corteza es mayor dentro de un mismo sitio que entre ellos, atribuyéndolo a las diferencias funcionales que la corteza adquiere en cada condición. En general, el espesor de corteza es mayor en condiciones más adversas, en peores sitios, destacando con ello su función protectora; sin embargo, algunos trabajos prueban que no existen diferencias significativas de espesor de corteza entre sitios diferentes (Johnson y Wood, 1987; Laasasenaho *et al.*, 2005; Malone y Liang, 2009; Paine *et al.*, 2010).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al proyecto Fondo de Investigación del Bosque Nativo (FIBN 046/2013), que permitió la captura de datos.

REFERENCIAS

- Agueda M (2009) *Corteza: Especies Leñosas de los Bosques Andino Patagónicos Argentina*. Literature of Latin America. Buenos Aires, Argentina. 268 pp.
- Biggs AR, Merrill W, Davis DD (1984) Discussion: response of bark tissues to injury and infection. *Can. J. For. Res.* 14: 351-356.
- Cancino J, Acuña E, Espinosa M (2013) combining ring counting and ring width for estimating height in stem analysis. *For. Sci.* 59: 599-609.
- Carse LE, Frederickson TS, Licona JC (2000) Liana-tree species associations in a Bolivian dry forest. *Trop. Ecol.* 41: 1-10.
- Cellini JM, Galarza M, Burns SL, Martínez-Pastur GJ, Lencinas MV (2012) Equations of bark thickness and volume profiles at different heights with easy-measurement variables. *For. Syst.* 21: 23-30.
- Corvalán P (2015) *Diagrama de Manejo de la Densidad de Rodal para el Control del Tamaño de Ramas Basales en Bosques Septentrionales Altoandinos Dominados por Roble en la Región del Maule*. Serie Biomasa. Andros. Santiago, Chile. 121 pp.
- Corvalán P (2017) Caracterización del diámetro, ángulo de inserción y longevidad de ramas vivas axiales de *Nothofagus obliqua*. *Rev. Cub. Cs. For.* 5: 127-139.
- Eberhardt TL (2013) Longleaf pine inner bark and outer bark thicknesses: measurement and relevance. *So. J. Appl. For.* 37: 177-180.
- Evert RF, Eichhorn S (2013) *Raven Biology of Plants*. Freeman. Nueva York, EEUU. 727 pp.
- Ferrenberg S, Mitton JB (2014) Smooth bark surfaces can defend trees against insect attack: resurrecting a 'slippery' hypothesis. *Funct. Ecol.* 28: 837-845.
- Gordon A (1983). Estimating bark thickness of *Pinus radiata*. *NZ J. For. Sci.* 13: 340-348.
- Gustavsson L, Dadoo A, Truong NL, Danielski I (2011) Primary energy implications of end-use energy efficiency measures in district heated buildings. *Energy Build.* 43: 38-48.
- Johnson TS, Wood GB (1987) Simple linear model reliably predicts bark thickness of radiata pine in the Australian capital territory. *For. Ecol. Manag.* 22: 173-183.
- Kozłowski TT (1971) *Growth and Development of Trees. Vol. 1: Seed Germination, Ontogeny, and Shoot Growth*. Academic Press. Nueva York, EEUU. 443pp.
- Kozłowski TT (1984) *Wisconsin Woodlands: How Forest Trees Grow*. University of Wisconsin Extension. Madison, WI, EEUU. 7 pp.
- Laasasenaho J, Melkas T, Alden S (2005) Modelling bark thickness of *Picea abies* with taper curves. *For. Ecol. Manag.* 206: 35-47.
- Larson PR (1963) Stem form development of forest trees. *For. Sci.* 9 (Suppl. 2): 1-42.
- Lawes MJ, Richardson SJ, Clarke PJ, Midgley JJ, McGlone MS, Bellingham PJ (2014) Bark thickness does not explain the different susceptibility of Australian and New Zealand temperate rain forests to anthropogenic fire. *J. Biogeogr.* 41: 1467-1477.
- Lee WK, Seo JH, Son YM, Lee KH, Von Gadow K (2003) Modeling stem profiles for *Pinus densiflora* in Korea. *For. Ecol. Manag.* 172: 69-77.
- Li R, Weiskittel AR (2011) Estimating and predicting bark thickness for seven conifer species in the Acadian Region of North America using a mixed-effects modelling approach: Comparison of model forms and subsampling strategies. *Eur. J. For. Res.* 130: 219-233.
- Malone T, Liang J (2009) A bark thickness model for white spruce in Alaska northern forests. *Int. J. For. Res.* 2009: 876965. 5 pp.
- Nakagawa S, Shielzeth H (2013) A general and simple method for obtain R² from generalized mixed effect model. *Meth. Ecol. Evolut.* 4: 133-142.
- Niklas KJ (1999) The mechanical role of bark. *Am. J. Bot.* 86: 465-469.
- Paine CET, Stahl C, Courtois EA, Patiño S, Sarmiento C, Baraloto C (2010) Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Funct. Ecol.* 24: 1202-1210.
- Parikka M (2004) Global biomass fuel resources. *Biomass Bioenergy* 27: 613-620.
- Pausas JG (2015) Bark thickness and fire regime. *Funct. Ecol.* 29: 315-327.
- Pinheiro J, Bates D (2000) *Mixed-Effects Model in S and S-Plus*. Springer. Nueva York, EEUU. 537 pp.
- R Core Team (2018) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Viena, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Romero C (2014) Bark structure and functional ecology. En Cunningham AB, Campbell BM, Luckert MK (Eds.) *Bark: Use, Management and Commerce in Africa*. The New York Botanical Garden Press. Nueva York, EEUU. pp. 5-25.
- Rosell JA (2016) Bark thickness across the angiosperms: more than just fire. *New Phytol.* 211: 90-102.
- Rosell JA, Gleason S, Méndez-Alonzo R, Chang Y, Westoby M (2014) Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytol.* 201: 486-497.
- Sands R (1975) Radiata pine bark-aspects of morphology, anatomy and chemistry. *NZ J. For. Sci.* 5: 74-86.
- Sonmez T, Keles, Tilki F (2007) Effect of aspect, tree age and tree diameter on bark thickness of *Picea orientalis*. *Scand. J. For. Res.* 22: 193-197.
- Vanclay JK, Henry NB (1988) Assessing site productivity of indigenous cypress pine forest in southern Queensland. *Common. For. Rev.* 67: 53-64.
- Vines RG (1968) Heat transfer through bark and the resistance of trees to fire. *Austr. J. Bot.* 16: 499-514.
- Williams VL, Witkowski ETF, Balkwill K (2007) Relationship between bark thickness and diameter at breast height for six tree species used medicinally in South Africa. *So. Afr. J. Bot.* 73: 449-465.
- Zheng C, Wang Y, Jia L, Mason EG, We S, Sun C, Duan J (2017) Compatible taper-volume models of *Quercus variabilis* Blume forests in north China. *For. Biogeosci. For.* 10: 567-575.