

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/266202418>

Sucesión y Dinámica de Bosques Templados en Chile

Chapter · July 2014

CITATION

1

READS

353

9 authors, including:



Mariano Amoroso

National Scientific and Technical Research Cou...

23 PUBLICATIONS 134 CITATIONS

SEE PROFILE



Jan R Bannister

Instituto Forestal

36 PUBLICATIONS 103 CITATIONS

SEE PROFILE



Rodrigo Vargas G

Universidad de La Frontera

25 PUBLICATIONS 70 CITATIONS

SEE PROFILE



Alvaro G. Gutierrez

University of Chile

39 PUBLICATIONS 1,201 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Variabilidad poblacional de las comunidades de micromamíferos luego de la erupción del Volcán Calbuco, Región de Los Lagos, Chile. [View project](#)



Assessment of the Quillaja saponaria Mol. mortality patterns over the core and edge of his geographic distribution [View project](#)

All content following this page was uploaded by [Jan R Bannister](#) on 04 February 2015.

The user has requested enhancement of the downloaded file.

Capítulo 11

SUCESIÓN Y DINÁMICA DE BOSQUES TEMPLADOS EN CHILE

ANTONIO LARA, MARIANO AMOROSO, JAN BANNISTER, CLAUDIO DONOSO,
MAURO E. GONZÁLEZ, RODRIGO VARGAS, CECILIA SMITH-RAMÍREZ,
GISELLA ARELLANO, ÁLVARO G. GUTIÉRREZ

MARCO CONCEPTUAL

Definición y síntesis histórica

La dinámica de bosques puede ser definida como el cambio en la estructura y composición de los bosques a través del tiempo (Oliver y Larson 1990). Estos cambios están comúnmente asociados a alteraciones o disturbios autogénicos es decir que están regidos por la propia comunidad (por ejemplo caída de árboles individuales), o disturbios alogénicos del tipo catastróficos regidos por factores exógenos a la comunidad tales como deslizamientos de tierra, erupciones volcánicas, incendios o caídas masivas por tormentas de viento (ver capítulo 12). La dinámica de bosques además incluye los cambios cíclicos en la estructura y composición resultantes de los claros producidos por la muerte o caída de uno o varios árboles como consecuencia de disturbios alogénicos parciales como son el viento o los incendios de baja intensidad. En cuanto a escala espacial, la dinámica de bosques abarca desde claros que comúnmente tienen desde 500 m², a escalas de rodales (0,5 a 10 ó 20 ha) o paisaje que puede tener cientos, miles de hectáreas, o mucho más e incluir regiones completas. En la escala temporal interesan los cambios que ocurren en pocos años como, por ejemplo, colonización arbórea de un área afectada por un incendio, así como aquellos que ocurren típicamente en décadas y siglos y en algunos casos milenios, especialmente en el caso de especies longevas que pueden llegar a vivir más de 3.000 o 4.000 años como *Fitzroya cupressoides* (alerce).

El entendimiento de la dinámica de bosques nos permite predecir la composición y la estructura futura de los rodales que ocupan una determinada área. Lo anterior es la base para prescribir tratamientos silviculturales e irlos adaptando en el tiempo en función de sus resultados, de tal manera de conducir los rodales hacia determinada composición de especies, estructura u otros atributos deseados según una combinación de objetivos de producción de bienes (por ej. madera) y servicios ecosistémicos (por ej. provisión de agua, oportunidades de recreación, ver capítulo 15). El entender los procesos que rigen la dinámica de bosques nos permite trabajar con la naturaleza a fin de asegurar el éxito de la silvicultura, conservación y restauración, así como reducir los costos asociados a estas actividades (Donoso 1993, Oliver y Larson 1996, SER 2004).

El concepto de cambios en la estructura y composición de bosques debido a la formación de claros, se desarrolló a partir de los estudios de dinámica de comunidades de arbustos ericáceos en Escocia realizados por Watt (1947) conocida como dinámica de *gap phase* (dinámica de fase de claro). Este autor propuso una dinámica a pequeña escala (áreas de pocos metros cuadrados) asociada a la pérdida de vigor del arbusto *Calluna vulgaris* y posterior colonización por líquenes del género *Cladonia* los cuales, luego de morir, dejan el suelo desnudo el que puede ser colonizado nuevamente por el arbusto *Arctostaphylos*, proceso que puede ocurrir de forma cíclica. Estos cambios determinan la alternancia en las especies que dominan en la comunidad. Posteriormente, esta idea fue aplicada a la dinámica de bosques describiendo la creación de claros y el establecimiento de nuevas cohortes de árboles de las mismas especies o de especies diferentes a las que crearon los claros. Este proceso puede darse como ciclos que se repiten y determinan la estructura y composición de los rodales, o pueden modificarse y sobreponerse a cambios debido a disturbios exógenos o alogénicos.

El concepto de dinámica de bosques referido al establecimiento de rodales después de alteraciones catastróficas o la regeneración en claros generados por la caída de árboles individuales empezó a ser estudiada en Chile desde hace más de 30 años, con los estudios pioneros en los bosques del tipo forestal coihue rauli tepa en la cordillera de los Andes Valdivianos (Veblen 1979, 1985a, 1989ab, Veblen y Ashton 1978, Veblen y

Donoso 1987, Veblen *et al.* 1977, 1980, 1981, 1996, 2004), así como en bosques de Araucaria (Veblen 1982, Veblen *et al.* 1995). Posteriormente, a partir de 1987, Thomas Veblen y colaboradores empezaron estudios similares para bosques de coihue y ciprés de la cordillera en Argentina (Veblen y Lorenz 1987, 1988 Veblen 1989b, Veblen *et al.* 1992, 1995, 1996, 1999, 2003, 2008).

Es interesante constatar que muy tempranamente esta investigación fue la base para iniciar la enseñanza de dinámica de bosques nativos en las carreras de Ingeniería Forestal en las Universidades de Chile y Austral de Chile a partir de 1977. Diversos cursos y prácticas de terreno empezaron a incluir la dinámica de bosques nativos como base para el diseño de prescripciones silviculturales. Estos cursos eran impartidos por el profesor Thomas T. Veblen en la Universidad Austral de Chile, y por el profesor Donoso en la Universidad de Chile y a partir de 1978 en la Universidad Austral de Chile, y con un enfoque diferente bajo una perspectiva silvicultural, por el profesor Harald Schmidt en la Universidad Chile. Si bien en los textos generales de Ecología Forestal (por ejemplo Spurr y Barnes 1980) o en los estudios de patrones y procesos en ecosistemas boscosos (por ejemplo Borman y Likens 1979) se abordaba el tema de dinámica de bosques, no fue sino hasta 1990 que luego de la publicación de C. Oliver (*Forest development in North America following major disturbances*, 1981) que se unificaron estos conceptos dando origen al primer texto sobre esta materia (*Forest Stand Dynamics*) Oliver y Larson (1990), el cual tiene una segunda edición publicada en 1996. El anterior recuento muestra como las investigaciones y docencia en nuestro país desde 1977 y a partir de 1987 en Argentina han sido pioneras y han aportado a la comprensión de la dinámica de bosques naturales y a la teoría de sucesiones en general.

La teoría de sucesiones es la base conceptual del estudio de la dinámica de bosques y su desarrollo empezó al menos desde 1899. Por esta razón, a continuación discutiremos los principales conceptos de sucesión, cuya comprensión es esencial para poder interpretar adecuadamente la dinámica de los bosques y los diferentes modelos de dinámica que se han propuesto.

Desarrollo histórico de la teoría de sucesiones

Podemos definir sucesión como los cambios en la estructura y composición de las comunidades bióticas a través del tiempo. Si comparamos esta definición con aquella dada para dinámica de bosques, nos damos cuenta que son conceptos muy similares que difieren en que sucesiones se refiere a cualquier ecosistema y comunidad biótica en ambientes terrestres o acuáticos, mientras que en el otro caso estamos refiriéndonos solamente a bosques.

La historia de los estudios de sucesiones es larga, y uno de los estudios pioneros fue aquel realizado por Henry Cowles en las dunas del lago Michigan, el cual fue publicado al terminar el siglo XIX (Cowles 1899). Sus observaciones e interpretaciones efectuadas hace 115 años enfatizando el cambio constante en las comunidades vegetales y de su medio ambiente, como veremos, están plenamente vigentes. Cowles propuso que para que se formaran las dunas se requería de un conjunto de especies perennes de bajos requerimientos de hábitat que eran capaces de formar obstáculos y detener el movimiento de la arena. Entre estas especies describió los pastos perennes *Amophila arundinacea*, *Agropyrum dasystachyum*, *Elymus canadensis*, así como arbustos y pequeños árboles de *Salix spp.*, *Prunus* y *Populus* (se han mantenido los nombres científicos usados en la publicación). La estabilización de las dunas permitiría, con el tiempo, la formación de matorrales densos de *Tilia americana* con un sotobosque ralo o ausente en las caras de las dunas que enfrentan el viento (barlovento). Por el contrario, los flancos de las dunas protegidas del viento (sotavento) estarían dominados por *Arctostaphylos* y tres especies de *Juniperus* de crecimiento arbustivo, que con el tiempo darían origen a rodales dominados por *Pinus banksiana*, *P. strobus* y *P. resinosa*. Notablemente, Cowles describió los procesos dinámicos de las dunas con avances y retrocesos en el desarrollo de la comunidad vegetal, incluyendo la sepultación de rodales de *Pinus banksiana*, *Quercus coccinea* y *Acer sacharinum*, con la consecuente muerte de los árboles, antes que fueran completamente destruidos. Los árboles muertos podían ser descubiertos más tarde una vez que la arena se desplazara al ser empujada por el viento (Cowles 1899).

Posteriormente, Clements propuso un esquema diferente definiendo cambios graduales y lineales en las comunidades de plantas a partir de áreas desnudas tales como afloramientos rocosos dejados por el retroceso de glaciares o áreas anegadas, tales como orillas de lagunas (Clements 1916). Este autor planteaba que con el paso del tiempo las comunidades evolucionarían hacia un estado "climax" caracterizado por ser estable y de mayor complejidad estructural comparada con aquella de las comunidades que le dieron origen. Clements propuso que la comunidad era un súper-organismo en que la historia de una comunidad era comparable en sus características principales a la historia de una planta individual (u organismo) que nace, crece, madura y

muere siendo reemplazada por otra comunidad que sigue el mismo proceso y así sucesivamente. Ejemplo de lo anterior sería la comunidad dominada por pastos y arbustos perennes que es reemplazada por *Tilia* en las caras a barlovento, una vez que la duna se estabiliza, descrita en el párrafo anterior. Este enfoque enfatizaba la "marcha inexorable" hacia una comunidad en equilibrio (Drury y Nisbet 1971). A esta comunidad, Clements la denominó *climax* y planteaba que para cada región climática correspondía un único climax (monoclimax), el cual con el paso del tiempo iba a llegar a constituirse, indistintamente si la sucesión había empezado en un ambiente seco tal como las rocas expuestas a lo cual llamó "xerosere" o una sucesión en ambientes inundados definida como "hidrosere". Este esquema monoclimático planteaba que todas las comunidades vegetales dentro de una región climática representaban distintas etapas sucesionales y con el paso del tiempo convergían hacia el climax. Clements, si bien reconocía la ocurrencia de incendios y otras alteraciones, los veía simplemente como desvíos en el tránsito hacia la comunidad climax, en las cuales puso mucho énfasis y generó una clasificación de las mismas (Clements 1936). El enfoque de Clements resultó atractivo y fácil de comprender y se constituyó en la teoría clásica de sucesiones que ha dominado hasta hace pocas décadas. Ello, que a pesar de surgir tempranamente otras visiones que permiten una mejor comprensión de los procesos sucesionales (por ejemplo aquella propuesta por Gleason en 1926, la cual es descrita más adelante).

A pesar de las limitaciones a la interpretación de las sucesiones propuestas por Clements, este autor definió una serie de conceptos que hasta el día de hoy tienen validez y se utilizan en los estudios de sucesiones. Entre ellos, *sucesión primaria*, definida como aquella que se origina en un área que ha sido denudada por una alteración catastrófica y que es colonizada por distintas especies (Donoso 1993). Por ejemplo, sucesiones en áreas afectadas por deslizamientos de tierra, corridas de lava, retroceso de glaciares. También se incluyen entre este tipo de sucesiones las que ocurren en sustratos que han carecido de vegetación terrestre, por ejemplo, orillas de lagunas. *Sucesión secundaria* es aquella que se inicia en áreas donde los disturbios son de menor magnitud y en las cuales si bien se ha alterado el suelo, éste no ha sido destruido (Donoso 1993). Por ejemplo, áreas afectadas por incendios, huracanes, talas de bosque o la sucesión que se origina en campos agrícolas abandonados. Una de las principales diferencias entre ambos tipos de sucesiones es que, en el caso de las sucesiones primarias, los procesos son mucho más lentos que para las sucesiones secundarias, por lo cual el re-establecimiento de un ecosistema de estructura y composición similar al existente antes del disturbio toma un tiempo mucho más largo.

Otros conceptos definidos por Clements que están vigentes son *sere* como la secuencia de comunidades o estados en una cierta sucesión, así como una serie de procesos que explicaban las sucesiones.

Estos procesos según las definiciones de Donoso (1993) son las siguientes, y todos menos el último (estabilización) son aceptados:

Nudación: remoción de la vegetación por alteraciones o disturbios de distinto tipo.

Migración: llegada de propágulos de los organismos a un sitio.

Ecesis: establecimiento de los organismos en el sitio desnudo de vegetación, el cual puede demorar varios años o décadas (ejemplo colonización de morrenas por parte de los árboles).

Competencia: interacciones entre los organismos.

Reacción: modificación del sitio por los organismos a través del proceso sucesional (por ejemplo disminución de la luminosidad por sombreado, aumento del contenido de nutrientes en el suelo).

Estabilización: cuando la comunidad alcanza un estado climax, y ya no hay más cambios en la estructura y composición de la comunidad ni del sitio.

Un enfoque muy diferente al de Clements que planteaba un alto grado de predictibilidad en las comunidades vegetales y en sus cambios en el espacio y en el tiempo, fue propuesto por Gleason (1926). Este autor propuso el concepto individualístico de las especies en el cual la comunidad era el resultado de dos procesos dominantes que están superpuestos: la *errática y fluctuante inmigración* de plantas al área y el igualmente *variable y fluctuante medio ambiente*. Esto último incluía las variaciones del hábitat en el espacio (por ejemplo orientación de las laderas hacia el norte o hacia el sur o condiciones de drenaje) y en el tiempo (a lo largo del proceso sucesional). Por ejemplo, diferencias en la disponibilidad de propágulos para colonizar un sitio desnudo podían dar origen a comunidades muy diferentes. Este esquema dejaba fuera la validez de clasificar las comunidades delimitadas en el espacio y menos aún de definir aquellas que fueran consideradas como climax. Estas ideas pioneras contradecían a la teoría de Clements, pero sin embargo, según veremos adelante, no fue sino hasta la década de 1970 que empezaron a ser ampliamente reconocidas.

Respecto a las comunidades estables, una interpretación alternativa a la de Clements que surgió tempranamente fue la de Tansley (1935), quien no desafió el esquema organísmico, planteando a la comunidad como un cuasi-organismo, proponiendo que la sucesión en una misma región climática podía alcanzar distintos climax, dependiendo del sustrato, exposición, drenaje, etc., lo que se conoce como el concepto de *poli-climax*.

Posteriormente Egler (1954) siguiendo las ideas de Gleason y centrándose en la observación de las comunidades que se establecían en campos agrícolas abandonados en Estados Unidos y sus cambios en el tiempo, describió un enfoque que definió como "composición florística inicial". Éste consistía en que gran parte de las especies herbáceas, arbustivas y arbóreas que serán parte de la comunidad futura estaban presentes desde antes (por ejemplo semillas enterradas) o colonizaban las áreas al abandonarse los campos agrícolas, pero que debido a sus diferentes tasas de crecimiento, expresaban su dominancia en distintos momentos en el tiempo (figura 11.1). Egler describió que ésta era la forma más común de la sucesión en campos abandonados y la presentó como una alternativa a la visión de Clements que definió como "florística de relevos", refiriéndose a su similitud con una carrera de relevos en que una comunidad "le entrega el bastón o testimonio" a la comunidad siguiente en la secuencia sucesional.

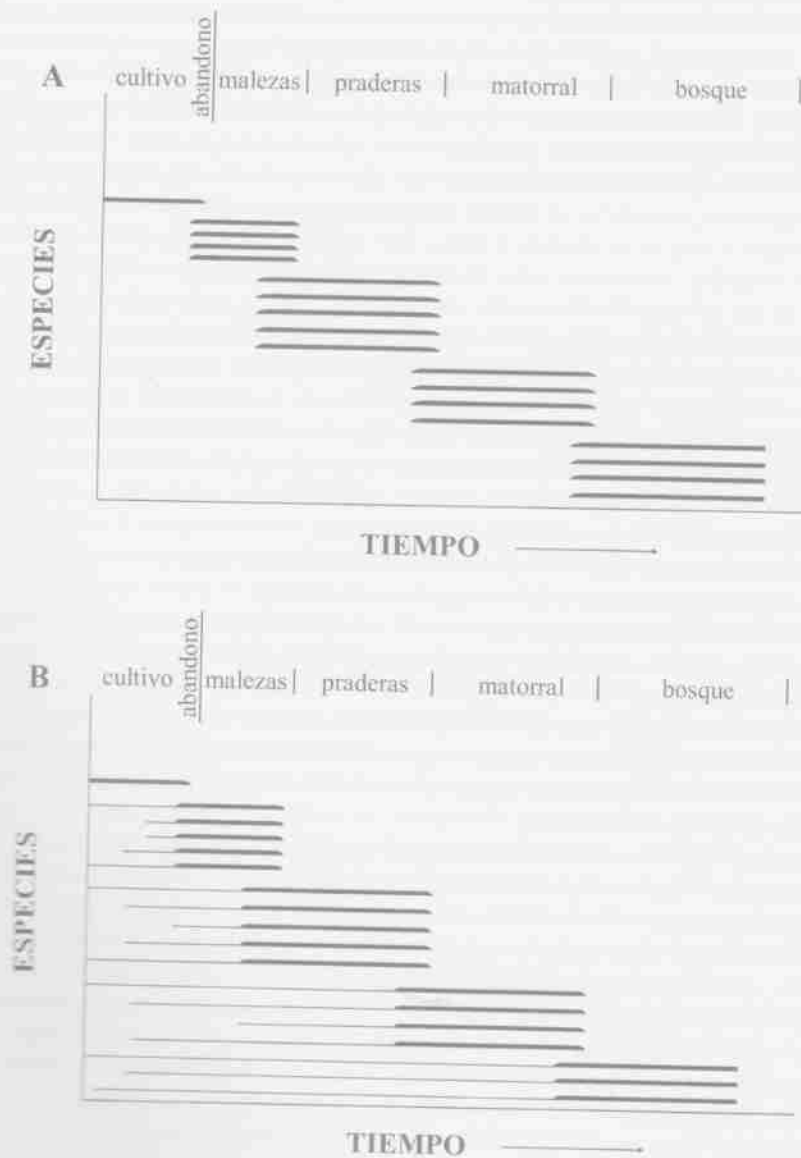


Figura 11.1. Modelos sucesionales propuestos por Egler (1954). A) Florística de relevos y B) composición florística inicial.

Una (1977), qui tres mecani las especies requerimien es el de *tolerancia* o gran parte momentos tales como El tercer me prevenir el e se mantiene liberar la luz las comunida sur de Chile que de otra n este ejemplo por lo tanto e nos permite c dominadas pe

A la te a las sucesio vegetales ant oposición al r de mayor esta la anterior fue vegetales que ocurrirían co propias de eta son pioneras. en las diferenc que ha sido del incluyen, en el como intoleran de áreas afecta presencia de fu medida de las que los disturb Grubb plantea de desarrollo, p etapa de plántu caídas de árbol diferencia desap que forman part

Otro con propuesto por V un mosaico de de las respuesta diferentes etapas concepto junto de las alteracion adecuado que ne entenderlo como

Una contribución muy importante a la teoría de sucesiones fue la efectuada por Connell y Slatyer (1977), quienes a partir de una revisión detallada de los estudios de sucesiones definen y ponen a prueba tres mecanismos sucesionales válidos para los cuales hay evidencias. El primero, *facilitación*, en el cual las especies pioneras que colonizan mejoran el sitio y "preparan el terreno" para las especies de mayores requerimientos de hábitat. Este mecanismo es el que domina en la teoría de Clements. El segundo mecanismo es el de *tolerancia* que se refiere al definido por Egler (1954) como composición florística inicial en que todas o gran parte de las especies están presentes desde el comienzo de la sucesión, pero que dominan en diferentes momentos en el tiempo. La tolerancia se explica debido a la diferencia en los atributos vitales de las especies tales como tasas de crecimiento, tolerancia a la sombra, longevidad y tolerancia a bajos niveles de recursos. El tercer mecanismo es el de *inhibición* en que las especies que dominan en un determinado momento pueden prevenir el establecimiento y desarrollo de especies propias de etapas sucesionales posteriores. Esta inhibición se mantiene hasta la muerte de los individuos de la especie que está "frenando" la sucesión, de manera de liberar la luz y otros recursos para el uso de las demás especies. Un buen ejemplo de este mecanismo es el de las comunidades de espinillo (*Ulex europaeus*) en las praderas abandonadas, o en áreas quemadas en el centro-sur de Chile que inhiben el establecimiento de especies arbóreas (por ejemplo *Nothofagus obliqua*, roble) que de otra manera se desarrollarían y constituirían un renoval o bosque joven en un plazo mucho menor. En este ejemplo es evidente que el espinillo está inhibiendo el establecimiento y desarrollo de otras especies y por lo tanto está retardando la sucesión. Finalmente, el aporte de Connell y Slatyer ha sido significativo pues nos permite entender que diferentes secuencias sucesionales o etapas dentro de una misma serie pueden estar dominadas por distintos mecanismos.

A la teoría de sucesiones se sumaron otros aportes importantes. En primer lugar, el *enfoque cinético a las sucesiones*, propuesto por Drury y Nisbet (1971) que plantea el constante cambio de las comunidades vegetales ante la influencia reiterada de disturbios, y que no requiere un punto final estable o climax, en oposición al modelo "desarrollístico" de Clements. Esta perspectiva no niega la posibilidad de ecosistemas de mayor estabilidad, pero plantea que el patrón más común es el de constante cambio. Una idea similar a la anterior fue propuesta por Pickett (1980) al definir una perspectiva de *no-equilibrio* de las comunidades vegetales que explicaría la co-existencia de especies de diferentes historias de vida, ya que los disturbios ocurrirían con una frecuencia suficientemente alta como para destruir o poner en desventaja a las especies propias de etapas sucesionales tardías, lo que permitiría la co-existencia de estas especies con aquellas que son pioneras. Otra explicación para la co-existencia de especies en las comunidades vegetales se ha enfocado en las diferencias en los requerimientos ambientales para una alta probabilidad en el éxito de la regeneración, que ha sido definido como *nicho de regeneración* por Grubb (1977). Estos requerimientos para la regeneración incluyen, en el caso de las especies pioneras que dominan en las primeras etapas sucesionales, aspectos tales como intolerantes a la sombra, alta luminosidad en el piso del bosque, suelos infértiles e incipientes propios de áreas afectadas por disturbios catastróficos (por ejemplo deslizamientos de tierra o depositación de tefra), presencia de fuentes de semillas o propágulos vegetativos. Como hay especies que requieren en mayor o menor medida de las condiciones ambientales que generan los disturbios para su regeneración, puede considerarse que los disturbios forman parte del nicho de regeneración (Christian Little, no publicado). Por otra parte, Grubb plantea que las diferencias de requerimientos ambientales se manifestarían en las etapas tempranas de desarrollo, pudiendo tener nichos iguales. Por ejemplo raulí tiene una mayor tolerancia a la sombra en la etapa de plántula o brinzal, comparado con coihue lo que le da ventaja para regenerar en claros originados por caídas de árboles a altitudes medias (600-1.000, Veblen y Donoso 1987, Pollmann 2005). Posteriormente esta diferencia desaparecería y ambas especies podrían co-dominar el dosel superior en los rodales de coihue-raulí que forman parte del tipo forestal coihue-raulí-tepa, cuya dinámica se describe más adelante.

Otro concepto que enfatiza el constante cambio en las comunidades es el de *dinámica de parches* propuesto por White y Pickett (1985), al plantear que la fisionomía de la vegetación a escala de paisaje es un mosaico de parches de distinta composición y estructura. Estos parches se originan como consecuencia de las respuestas individuales de las especies al medio ambiente y los disturbios y representan por lo tanto diferentes etapas sucesionales o de desarrollo de la vegetación después de la ocurrencia de los disturbios. Este concepto junto al de *regímenes de disturbio* referido a los patrones temporales y espaciales de ocurrencia de las alteraciones (Pickett y White 1985, capítulo 12) son de gran utilidad y proveen un marco conceptual adecuado que nos permite interpretar la dinámica del rodal que estamos estudiando. A este rodal podemos entenderlo como un parche cuyos límites pueden ser discretos o relativamente continuos, y a la vez entender

la relación de este parche con otros que están presentes en el paisaje. Por ejemplo, el enfoque de dinámica de parches permite identificar los diferentes disturbios que le dieron origen a los rodales, la "edad" de los parches o período de tiempo desde el disturbio que los originó, la identificación de los diferentes parches como etapas dentro de secuencias sucesionales y entender la variación en las condiciones de sitio que afectaron su desarrollo. Estos parches y su configuración espacial son reconocibles por observaciones de terreno desde puntos que nos permitan una visión amplia (por ejemplo desde miradores) y recorriéndolos, así como en fotografías aéreas e imágenes satelitales. Este concepto de dinámica de parches ha permitido avanzar en el entendimiento de la dinámica de bosques en relación a los disturbios a escala de paisaje, abarcando miles de hectáreas y ofrece amplias perspectivas para estudios futuros (ver Lara 1991, Veblen *et al.* 1992, Kitzberger 1994, Kitzberger y Veblen 1999, Veblen *et al.* 2003).

Lo que se ha discutido hasta aquí son las bases de la teoría de sucesiones que ha permitido el desarrollo de la dinámica de bosques y de los modelos de dinámica. Los últimos aportes conceptuales de relevancia a la teoría de sucesiones se establecieron hace más de 25 o 30 años, así como gran parte de las propuestas de modelos de dinámica, razón por la cual no se incluyen citas bibliográficas posteriores respecto a estos dos temas. Estas bases y modelos han servido como marco conceptual para el estudio de la dinámica de bosques en función de los regímenes de alteración de diferentes tipos forestales en Chile y Argentina, constituyendo un área de investigación activa, que abordaremos en el análisis de tipos de bosques específicos.

MODELOS DE DINÁMICA DE BOSQUES

Diversos autores han propuesto explicaciones de patrones dominantes que se darían en el cambio de la composición y estructura de los rodales a través del tiempo, definidos para determinados tipos de bosque. También podemos conceptualizarlos como patrones de desarrollo de rodales. A estos patrones los definimos como modelos ya que otorgan un cierto grado de predictibilidad al desarrollo de los rodales en el tiempo, entendiendo que se trata de procesos estocásticos (probabilísticos) y en modo alguno determinísticos (que ocurrirán siempre de la igual manera). Si bien estos modelos fueron descritos originalmente para determinados tipos de bosques y áreas geográficas, se ha demostrado que varios de ellos son generalizables a otros tipos de bosques y áreas, y ahí radica su utilidad. En forma breve se describen algunos de los modelos computacionales que existen para predecir la estructura y composición de los rodales, así como algunos paradigmas sobre teoría de ecosistemas que son aplicables en dinámica de bosques.

Bormann y Likens (1979)

Uno de los trabajos más significativos respecto a los patrones de cambio en los bosques templados en cuanto a su biomasa, composición y ciclos biogeoquímicos fue desarrollado a partir de la investigación de largo plazo en cuencas experimentales cubiertas de bosques secundarios jóvenes (renovales) caducifolios formados por diferentes especies en el Bosque Experimental de Hubbard Brook en el Estado de New Hampshire, en el NE de Estados Unidos. Debido a su significación y por su relación con los capítulos 12 y 15 este modelo se describe en detalle.

Esta investigación fue iniciada en 1964 y dio origen a una síntesis de resultados y propuesta de un modelo de desarrollo de los rodales de bosque (Bormann y Likens 1979). Este modelo (en adelante B y L) se centra en definir diferentes etapas por las que atraviesa un rodal considerado como un ecosistema a escala de cuencas pequeñas, después de haber sido sometido a una tala rasa experimental. El modelo analiza los cambios en la biomasa total a través del tiempo, incluyendo la biomasa presente en los árboles y arbustos vivos así como la del material leñoso muerto (figura 11.2). Estos autores plantean que producto de la tala rasa, la biomasa se reduce abruptamente, y empieza el desarrollo de un nuevo rodal a partir del rebrote vegetativo de algunas de las especies arbóreas presentes y de la llegada de semillas de árboles, arbustos y pastos de especies pioneras. El desarrollo del ecosistema empieza con la *fase de reorganización* muy breve en la cual el ecosistema recientemente alterado pierde biomasa total, ya que el crecimiento incipiente en los árboles vivos no supera lo que se está perdiendo por descomposición. Con el tiempo, la tasa de crecimiento de los árboles, arbustos y pastos que se han establecido o rebrotado aumenta fuertemente y se desarrolla un renewal denso que va creciendo en altura, diámetro medio y biomasa. Esta etapa se define como la *fase de agregación o acumulación* caracterizada por un fuerte y continuo aumento de la biomasa dado principalmente por el vigoroso crecimiento de la cohorte de árboles establecida

después de la
fase de transi
su máxima lo
espacios abier
B y L plantea
de parches en
los árboles.
dinámico ya
o "llenado" de
en torno a un
como de equil
ya que se ha e
situación de n
Nisbet (1971)
contribución a

Biomasa total (viva y muerta)

Figura 11.2. Mo

Otro apor
ciclos biogeoquí
plazo en Hubbo
intervenidas por
rasa en estas cue
particulado comp
aumento rápido d
que colonizaban
retención de nutri
qué sucedería con
que las cuencas re
entendido como
(Bormann y Likens
las alteraciones, d
Hill 1975). Pasado

después de la tala rasa, hasta alcanzar un máximo al final de esta etapa. A partir de ese momento, empieza la *fase de transición*, caracterizada porque los árboles que colonizaron inicialmente el área, empiezan a alcanzar su máxima longevidad y empiezan a morir o caer, produciéndose el establecimiento de nuevas cohortes en los espacios abiertos que éstos dejan. Esto lleva a que la biomasa total disminuya gradualmente en forma oscilante. B y L plantean que con el tiempo y, en ausencia de nuevos disturbios, se alcanzaría un equilibrio en la proporción de parches en diferentes etapas de desarrollo en los claros que se han formado por muerte o caída individual de los árboles, proponiendo los estados A (joven), B (intermedio) y C (adulto). Este equilibrio es planteado como dinámico ya que constantemente se estarían formando nuevos claros e iniciándose el proceso de colonización o "llenado" de dichos claros con nuevas cohortes que se han formado, lo que llevaría a que la biomasa oscilara en torno a un valor relativamente constante. A esta etapa la definieron como *steady state* que podemos definir como de equilibrio dinámico. Hoy en día este concepto de equilibrio dinámico no tiene una aceptación amplia, ya que se ha enfatizado que en la mayoría de las situaciones prima el constante cambio en la comunidad y la situación de no-equilibrio ante la ocurrencia de reiterados disturbios, según los conceptos planteados por Drury y Nisbet (1971) y Picket (1980), ya discutidos. Lo anterior no quita validez al modelo de B y L ni a su significativa contribución al avance en la comprensión de la dinámica de bosques.

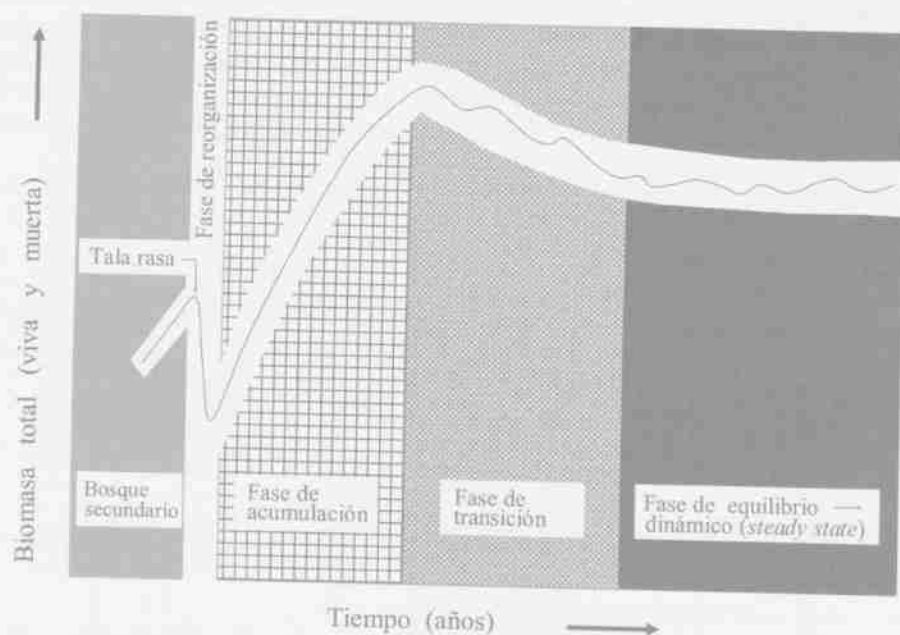


Figura 11.2. Modelo de desarrollo del ecosistema propuesto por Bormann y Likens (1979).

Otro aporte importante del modelo de B y L, fue que éste fue pionero en demostrar el cambio de los ciclos biogeoquímicos en la sucesión, que es uno de los aspectos más conocido de la investigación de largo plazo en Hubbard Brook efectuada por estos autores y colaboradores posteriores. La medición de cuencas intervenidas por tala rasa y cuencas no intervenidas mantenidas como control, demostró que después de la tala rasa en estas cuencas pequeñas, había un gran aumento en la exportación de calcio, potasio, nitrato y material particulado comparado con las cuencas control (figura 11.3). No obstante, al cabo de 6 años, producto del aumento rápido de la cobertura de las plantas de diferentes formas de vida (pastos, arbustos, helechos y árboles) que colonizaban o rebrotaban vegetativamente en las áreas intervenidas, éstas recuperaron su capacidad de retención de nutrientes a niveles muy similares a los de las cuencas control (figura 11.3). Surge la pregunta de qué sucedería con la exportación de nutrientes en talas rasas en áreas mayores y cuáles serían los límites para que las cuencas respondieran de manera similar. La respuesta la entrega el concepto de estabilidad-resiliencia entendido como la capacidad del ecosistema de retornar a su condición original después de un disturbio (Bormann y Likens 1979). La estabilidad-resiliencia operaría dentro de ciertos límites de magnitud y área de las alteraciones, definido como *umbral de resiliencia* (Bormann y Likens 1979 basado en Margalef (1969) y Hill 1975). Pasado estos límites, el ecosistema no es capaz de retornar a su condición original, modificándose

permanentemente. B y L muestran como el ecosistema fluctúa en biomasa y demás atributos dentro de ciertos límites de estabilidad-resiliencia a través de las etapas de desarrollo del rodal, desde agregación a *steady state*, pero que un incendio de gran intensidad, seguido de procesos erosivos haría traspasar el umbral de estabilidad-resiliencia y el ecosistema cambiaría en forma permanente hacia uno diferente y que no representaría ninguno de los estados descritos. Un ejemplo de esta situación en Chile ha sido descrita para algunos bosques de *Pilgerodendron uviferum* (ciprés de las Guaitecas) en el sur de la isla de Chiloé después de incendios de gran severidad que mataron a casi todos los árboles en áreas extensas, y que llevaron a la modificación permanente de bosques de este tipo forestal a renovales mixtos de *Drimys winteri* (canelo), *Saxegothaea conspicua* (mañío de hojas cortas), *Tepualia stipularis* (tepu) y *Weinmannia trichosperma* (tineo). Ello debido a una modificación severa de las propiedades del suelo, debido a que el incendio quemó parte de los horizontes superficiales de estos suelos orgánicos y por otra parte no había árboles de ciprés que aportaran semillas o posibilidades de regeneración vegetativa mediante acodos de ramas bajas (Cruz y Lara 1981, Bannister *et al.* 2008). Otro ejemplo de ecosistemas que han traspasado el umbral de estabilidad-resiliencia son los bosques de *Nothofagus pumilio* que crecían en una posición media de las laderas sobre los Lagos General Carrera y Cochran en la Región de Aysén, los cuales luego de los grandes incendios ocurridos en las décadas de 1940 y 1950 fueron destruidos completamente y sometidos a pastoreo, produciéndose una severa erosión laminar. En áreas extensas estos bosques no regeneraron, y fueron reemplazados por comunidades herbáceas o arbustivas, y en situaciones más extremas por áreas de afloramientos rocosos donde aún es posible ver los troncos quemados caídos. Esta situación contrasta con otras amplias zonas en Aysén en las que *Nothofagus pumilio* y en sectores de mayor precipitación *Nothofagus dombeyi*, se han establecido con éxito en las áreas quemadas hace décadas atrás y hoy forman densos renovales.

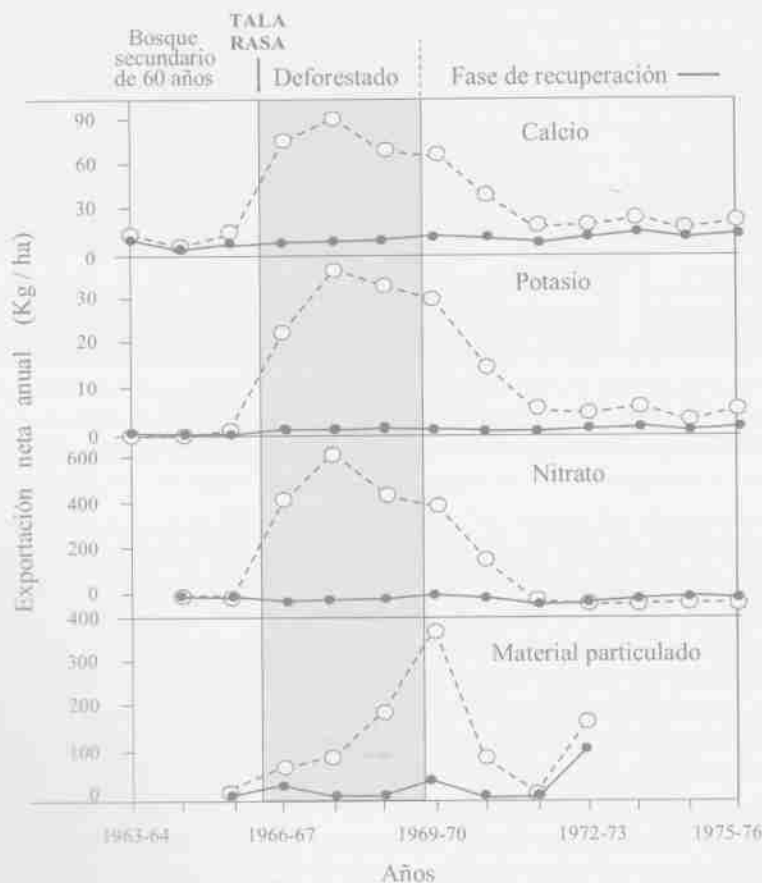


Figura 11.3. Respuesta del ecosistema después de la tala rasa en cuanto a exportación anual neta de nutrientes y material particulado en el periodo de calibración (1963-1964 a 1965-1966) y después de la tala rasa (1966-1967 a 1975-1976). Línea continua: cuenca testigo no intervenida; línea segmentada: cuenca intervenida a tala rasa (Bormann y Likens 1979).

Or
incluyend
muy alta
de alta lu
las copas
de mucha
nuevamen
etapas su
Las tenden
hipotético
que especi
remanente
fase de eq
que tener
también lo
especies e
contrastan
diferentes

Figura 11.4. C
según Bormann

Otro atributo que estudiaron B y L a través de la sucesión, fue la riqueza de especies en el rodal incluyendo las distintas formas de vida. El análisis de diferentes rodales mostró que la riqueza de especies es muy alta en la fase de reorganización, con el activo rebrote y llegada de nuevas especies ante las condiciones de alta luminosidad y liberación de recursos producida por la tala rasa (figura 11.4). Con el cierre rápido de las copas y sombreado en la fase de agregación la riqueza disminuye rápidamente, ya que los individuos de muchas especies pioneras adaptadas a condiciones abiertas van muriendo y no pueden establecerse nuevamente, pero otras especies clasificadas como conservadoras, tolerantes a la sombra y que son propias de etapas sucesionales más avanzadas son capaces de establecerse, lo que lleva a un ligero aumento de la riqueza. Las tendencias hasta aquí corresponden a las observadas, y de aquí en adelante son las esperadas en rodales hipotéticos. Al iniciarse la fase de transición con la muerte y caída de árboles se producen condiciones para que especies pioneras se establezcan nuevamente y se agreguen a las conservadoras que están en los parches remanentes, lo que aumenta la riqueza de especies, hasta estabilizarse al final de esta etapa y durante toda la fase de equilibrio dinámico, en un valor muy similar al que existía al iniciarse la sucesión (figura 11.4). Hay que tener presente, que si bien varias de las especies arbóreas que están presentes en la fase de agregación también lo están en la de transición y equilibrio dinámico, hay grandes diferencias en la composición de especies entre ambas etapas considerando todas las formas de vida, ya que las condiciones de hábitat son contrastantes entre un área homogénea recién talada y un mosaico de bosque adulto formado por parches en diferentes etapas de desarrollo después de la muerte o caída de árboles.

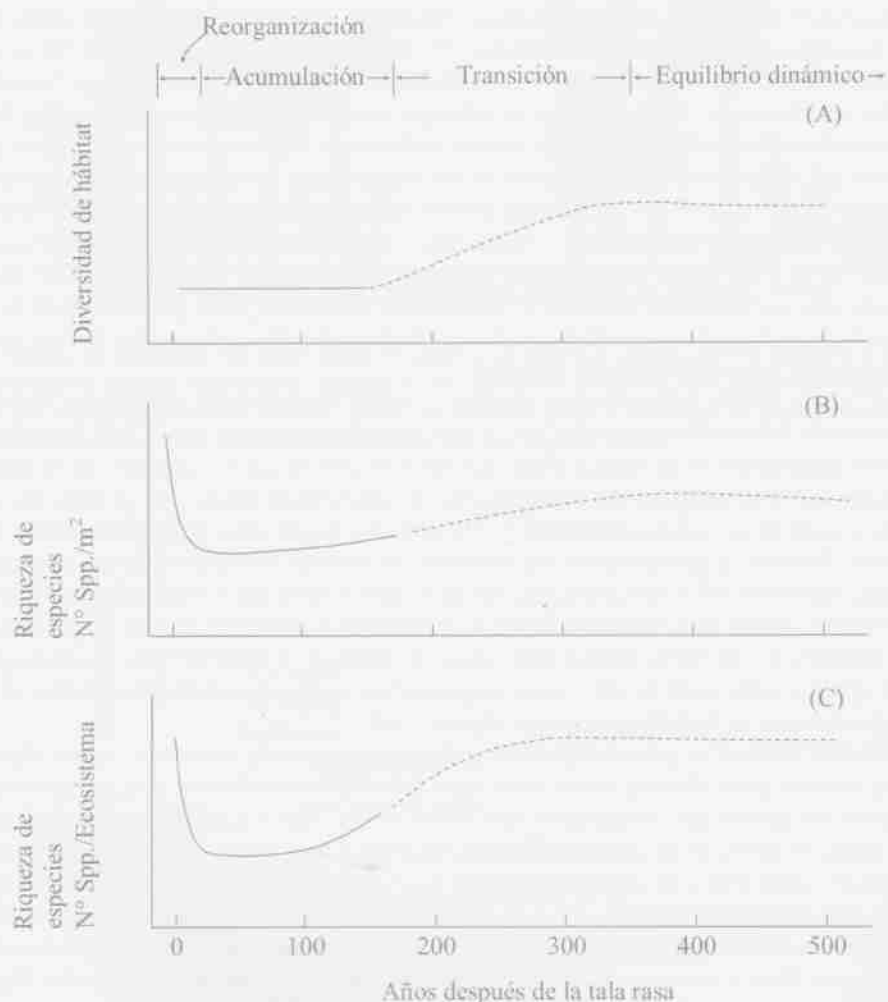


Figura 11.4. Cambio en la riqueza de especies a través de las etapas de desarrollo del ecosistema después de la tala rasa según Bormann y Likens (1979).

El modelo de B y L contrasta con la visión de Odum (1969) en cuanto a desarrollo de la biomasa y riqueza de especies. Odum planteaba que la biomasa era un atributo que aumentaba en forma sigmoidea hasta alcanzar un máximo constante en etapas avanzadas de la sucesión. Este autor siguiendo el enfoque que venía desde Clements, proponía que la riqueza de especies era mínima en las etapas iniciales y aumentaba hasta alcanzar el máximo con un valor constante al final de la sucesión. Sin duda, el modelo de Bormann y Likens parece más adecuado para representar la evolución de la biomasa y riqueza de especies a través de la sucesión.

Modelos de desarrollo de rodales de Oliver y Larson (1990)

Oliver y Larson (1990) (O y L) proponen un modelo para describir el establecimiento y desarrollo de rodales originados después de disturbios del tipo catastrófico como pueden ser incendios de alta intensidad o deslizamientos de tierra. Los rodales originados después del disturbio bajo este modelo son coetáneos y los individuos que se establecen en forma relativamente sincrónica son reconocidos como una cohorte. El uso de estos dos términos no significa necesariamente que todos los individuos tengan la misma edad. Por el contrario, el rango de edades puede variar desde algunos años hasta varias décadas. Sin embargo, estos términos implican que todos los individuos que colonizan y se establecen a continuación del disturbio de manera conjunta comparten propiedades similares y que los mismos, independientemente de las diferencias que puedan existir en edades, controlarán el desarrollo y la dinámica del rodal a lo largo del tiempo. Uno de los supuestos del modelo es que las diferentes especies que pueden dominar el rodal en algún momento del desarrollo están presentes desde el origen del mismo, colonizando el sitio relativamente rápido después del disturbio y no necesariamente en estadios más tardíos. El modelo de O y L es consistente con el concepto de composición florística inicial de Egler (1954) y el mecanismo de tolerancia propuesto por Connell y Slatyer (1977) discutidos anteriormente. Este modelo es el que mejor describe la etapa de colonización y las diferentes etapas en el desarrollo de los rodales y tiene una amplia aplicación a diferentes situaciones. Bajo este modelo también se asume que los patrones de dominancia de las especies que conforman un rodal y los cambios en estructura que ocurren en los mismos a lo largo del tiempo son el resultado de la interacción entre las especies arbóreas y las propiedades emergentes de las interacciones entre árboles. Es decir, la dinámica y el paso de un estadio a otro están controlados por procesos puramente endógenos o autogénicos. Este modelo en su concepción básica asume entonces la ausencia de disturbios parciales que destruyen sólo parte de los árboles (por ejemplo caída parcial por viento) y alteran el desarrollo del rodal. Sin embargo, los autores proponen una variante de este modelo que se describe más adelante.

Oliver y Larson (1990) definen cuatro estadios o etapas de desarrollo después de una alteración o disturbio: 1) iniciación del rodal (*stand initiation*), 2) exclusión de fustes (*stem exclusion*), 3) reiniciación bajo dosel (*understory reinitiation*), y 4) bosque adulto (*old growth forest*) que se muestran en la figura 11.5. La etapa de iniciación del rodal describe el establecimiento de una cohorte después de un disturbio catastrófico en el que la mayor parte de un rodal es eliminado por el disturbio dando inicio al establecimiento y desarrollo de un nuevo rodal. Después de la ocurrencia del disturbio, los recursos necesarios para el crecimiento de las plantas (luz, agua, nutrientes, etc.), que antes eran utilizados por el rodal que ha sido eliminado, se encuentran de nuevo disponibles, por lo que nuevos individuos comienzan a colonizar el sitio. Siguiendo el modelo sucesional de composición florística inicial, individuos de distintas formas de vida, especies y grados de tolerancia a la sombra están establecidos como regeneración avanzada o colonizan desde un comienzo, expresando su dominancia en distintos momentos (figura 11.6).

Los individuos de especies pioneras y conservadoras o de etapas de desarrollo tardías irán invadiendo el sitio y se irán estableciendo durante varios años hasta que todos los recursos sean nuevamente ocupados y utilizados. Todos los árboles que colonizan el sitio durante esta etapa son denominados como una cohorte. Procesos tales como el inicio de la competencia entre individuos y el cierre del dosel ocurren durante este estadio. Después de varios años o décadas, comienza de esta manera la etapa de exclusión de fustes y con ello el reparto de los recursos para el crecimiento como consecuencia de la competencia entre los individuos ya establecidos. El reparto de recursos se produce a expensas de aquellos individuos con desventajas competitivas, lo que le da la característica a esta etapa de una fuerte mortalidad por el proceso de autorraleo. Por otra parte, comienza a producirse una diferenciación entre individuos que se manifiesta en el crecimiento y vigor de los mismos (altura, diámetro) y que resulta en la diferenciación de los árboles dentro del dosel en clases de copas. Aquellos individuos que permanecen en el rodal continúan creciendo y acrecentando las diferencias en altura



Figura 11.5. E tipo roble-raulí-*sempervirens*, N bajo dosel, Etap

Figura 11.6. Esta 1990, desarrollada

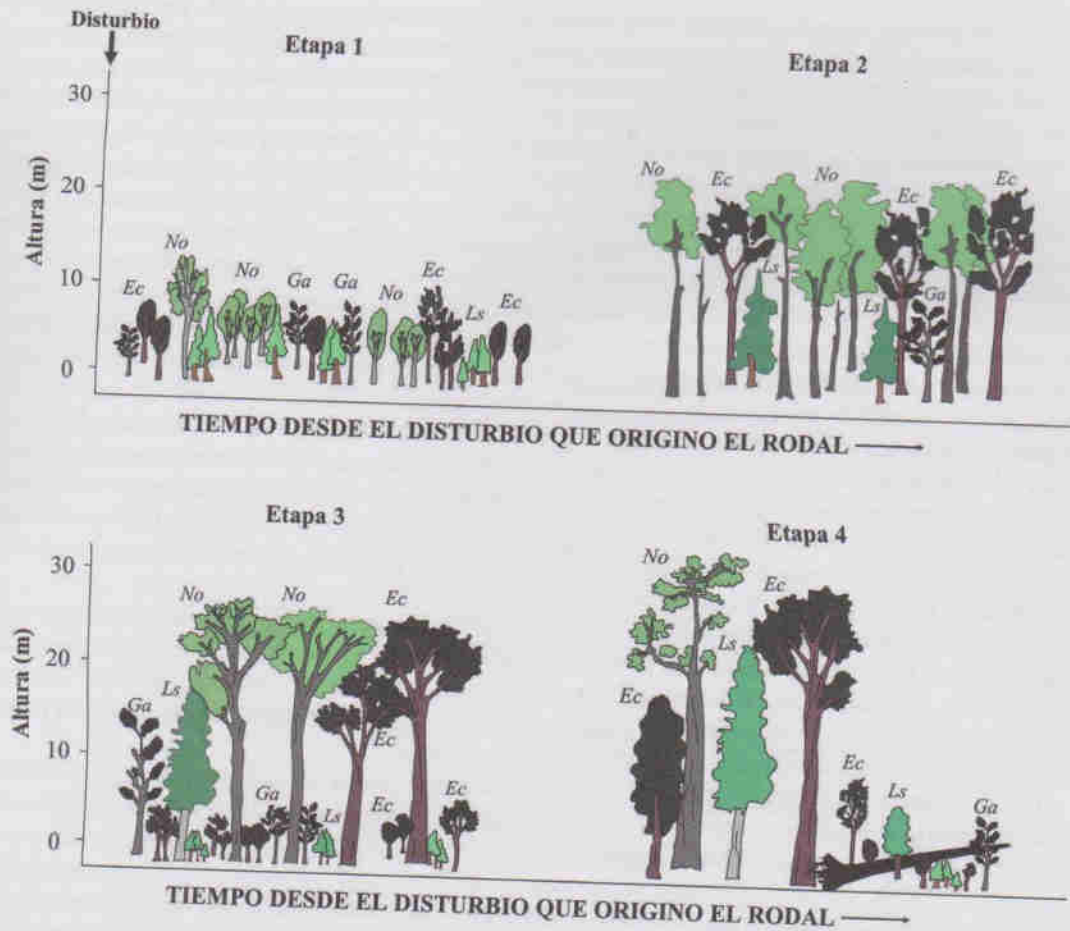


Figura 11.5. Etapas de desarrollo del rodal según el modelo de Oliver y Larson (1990), aplicado a los bosques del tipo roble-raulí-coihue (subtipo remanentes originales). Ec: *Eucryphia cordifolia*, Ga: *Gevuina avellana*, Ls: *Laurelia sempervirens*, No: *Nothofagus obliqua*. Etapa 1: Iniciación de rodal, Etapa 2: Exclusión de fustes, Etapa 3: Reiniciación bajo dosel, Etapa 4: Bosque adulto. Modificada a partir de Oliver y Larson (1990).

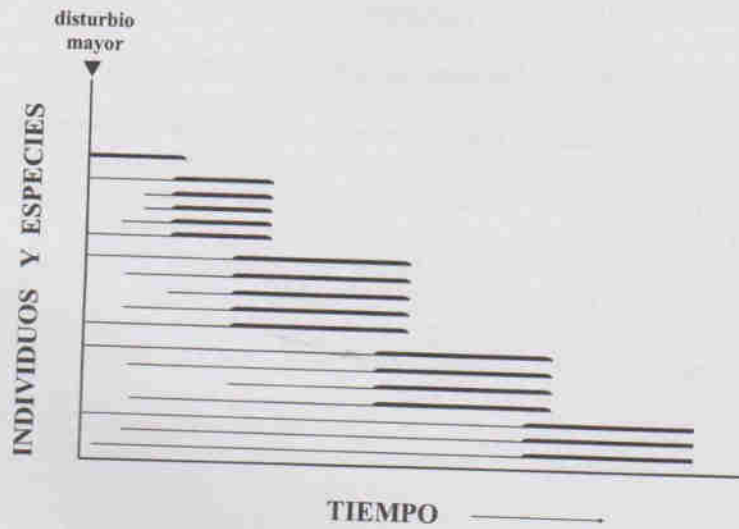


Figura 11.6. Establecimiento y cambio en la dominancia de especies a través del desarrollo del rodal (Oliver y Larson 1990, desarrollada a partir de Egler).

y diámetro. Este proceso, llamado estratificación, ocurre de forma natural como resultado del crecimiento y la competencia entre árboles de especies con diferentes patrones de crecimiento en altura y tolerancia a la sombra (Kelty 1992, Larson 1992). Es posible que durante esta etapa la dominancia del rodal cambie de una especie a otra. Otra característica de este estadio es la ausencia de regeneración de especies arbóreas debido a las bajas condiciones lumínicas que se generan después del cierre del dosel. El autorraleo y reducción de cobertura de copas continúan, lo que da inicio a la etapa denominada *reiniciación bajo dosel*. Esta etapa se caracteriza por el establecimiento de un nuevo sotobosque de especies no arbóreas y de especies arbóreas tolerantes a la sombra o semi-tolerantes. Al continuar muriendo los árboles, comienza a producirse la liberación de recursos para el crecimiento que, al no poder ser utilizados por los árboles existentes, quedan disponibles nuevamente para el establecimiento y crecimiento de nuevos individuos. Con el paso del tiempo aumenta el establecimiento de nuevos individuos y el crecimiento de aquellos ya establecidos dando lugar a un banco de plántulas (individuos < 1,3 m de altura) y brinzales ($\geq 1,3$ m de altura y < de 5 cm de dap) de especies arbóreas, que sobreviven en los estratos inferiores. A medida que los árboles grandes que colonizaron inicialmente el sitio mueren o caen en forma individual o en pequeños grupos, empiezan a producir claros iniciándose la *etapa de bosque adulto*. Estos claros permiten la liberación de las plántulas y brinzales desarrollados en la etapa anterior como regeneración avanzada, así como el establecimiento de especies pioneras. La liberación de individuos en el sotobosque producida por los claros, permite que especies tolerantes y semi-tolerantes se incorporen al dosel intermedio y co-dominante, lo cual junto al establecimiento de nuevos individuos de especies pioneras, generan una mayor variabilidad estructural en los rodales dada por la diversificación horizontal y vertical.

El modelo propuesto por estos autores es de aplicación a gran parte de los bosques templados de Chile y Argentina donde los rodales se originan a partir de disturbios de tipo devastador o catastrófico como pueden ser incendios de alta intensidad, deslizamientos, avalanchas y caídas masivas por tormentas de viento. Sin embargo, debido al periodo de recurrencia de estos disturbios y a la ocurrencia también de disturbios parciales los estadios más tardíos de este modelo son difícilmente alcanzados.

Oliver y Larson proponen además una variante a su modelo, que incorpora la ocurrencia de disturbios parciales de severidad (área basal removida) menor o intermedia en que una parte de los árboles sobreviven, mientras otros mueren o son muy debilitados por el disturbio (figura 11.7). Un ejemplo de tales rodales son los que han sido afectados por caídas parciales por tormentas de viento, ataques de insectos o incendios de baja o mediana intensidad y severidad, o una corta selectiva o floreo. Dependiendo de las clases de disturbio parcial, su severidad, las especies presentes y las condiciones de sitio, pueden liberarse los individuos sobrevivientes o establecerse nuevas cohortes (figuras 11.7A y 11.7B, respectivamente). En el segundo caso, los disturbios de baja o mediana severidad pueden derivar en rodales multi-cohorte en los cuales varias cohortes se van agregando en el tiempo (figura 11.7B). Esta variante del modelo se aplica por ejemplo a los rodales de araucaria y lenga en la cordillera de los Andes que han sido afectados por incendios de baja o mediana intensidad, y que resultan en rodales multi-cohorte (González *et al.* 2010a).

Modelos de simulación de dinámica de bosques y su aplicación a Chile

Un modelo es una abstracción o descripción generalizada usada para explicar o analizar sistemas reales (Hilborn y Mangel 1997). En sistemas ecológicos, los modelos se usan para describir verbal o matemáticamente una hipótesis ecológica (Krebs 2001), y son desarrollados para ser de cierto modo análogos al ecosistema bajo estudio (Shugart 1998). A través del uso de modelos ecológicos computacionales se pueden analizar sistemas multidimensionales de maneras que son virtualmente imposibles desde una perspectiva puramente empírica (Hilborn y Mangel 1997), como por ejemplo para abordar el estudio de la dinámica de ecosistemas inherentemente complejos como son los bosques. Lo anterior, junto con las dificultades del estudio de los bosques que requieren escalas espaciales amplias y en el largo plazo, explica que se haya desencadenado el desarrollo de modelos de simulación de dinámica de bosques.

La dinámica y sucesión de bosques han sido estudiadas principalmente usando modelos ecológicos basados en individuos. La estructura de estos modelos enfatizan dos características para simular la dinámica de bosques (Shugart 1998): la respuesta individual de los árboles a las condiciones medioambientales prevalentes y cómo el individuo (árbol) modifica estas condiciones medioambientales. Una aproximación de modelación ampliamente difundida es la basada en la teoría de la dinámica de claros desarrollada a partir de los conceptos planteados por Watt (1947) que ya han sido discutidos en este capítulo. A inicios de los años 1970, se expandió

Figura 11.7. R
de los árboles.
mueren. B) Se
inicial (Oliver

rápida y
principalmen
establecimien
que representa
cada árbol en
aleatorios (fig
lo que los mo
incorporan la
debidas al son
incidente por
crecimiento es
en el suelo y, e

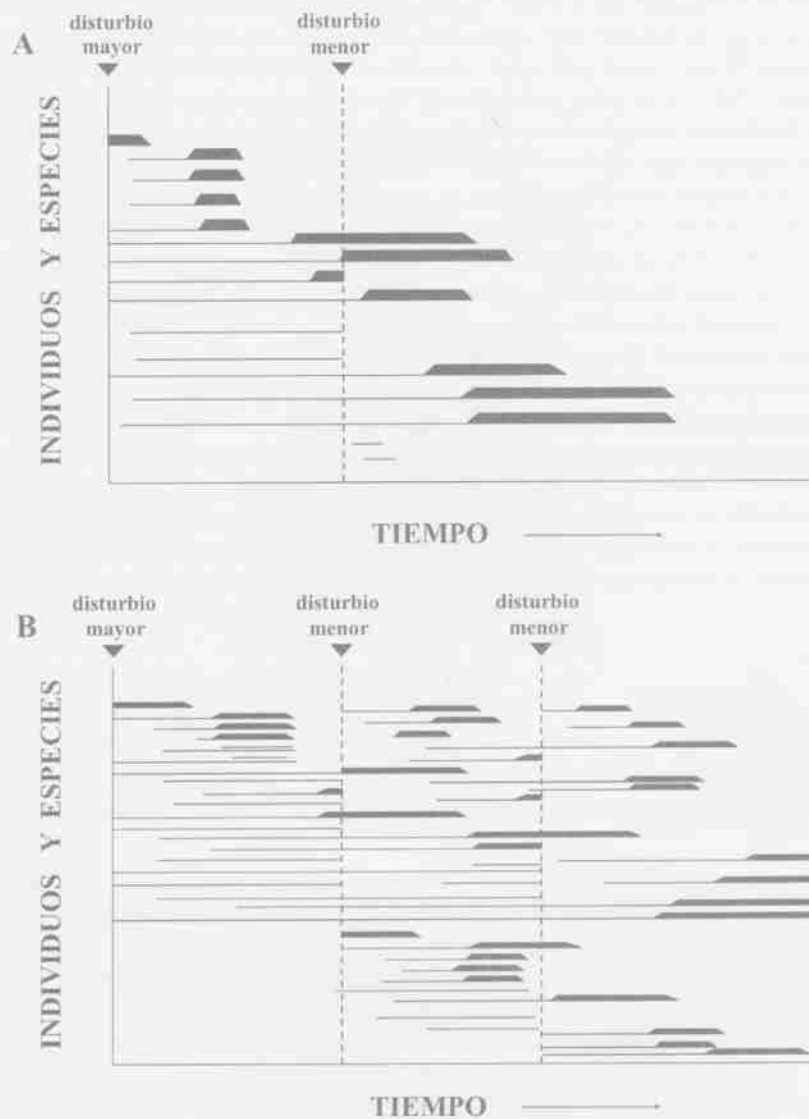


Figura 11.7. Respuesta del rodal en desarrollo ante nuevos disturbios de menor severidad relativa en que sobreviven parte de los árboles. A) Los árboles remanentes se liberan de competencia y ocupan los espacios dejados por los árboles que mueren. B) Se crean nuevas cohortes después de los disturbios menores, siguiendo el esquema de composición florística inicial (Oliver y Larson 1990).

rápidamente el uso de la teoría de dinámica de claros para desarrollar modelos de sucesión de bosques, principalmente impulsado por el modelo descrito por Botkin *et al.* (1972). En estos modelos se simula el establecimiento, crecimiento y mortalidad de árboles en pequeños parches de bosque (por ejemplo 0,1 ha) que representan el área ocupada por uno o varios árboles grandes. Los modelos proyectan el crecimiento de cada árbol en el parche así como la muerte y el establecimiento de nuevos individuos regidos por procesos aleatorios (figura 11.8, Shugart 2002). Cuando esos árboles grandes mueren, dejan un claro en el bosque, por lo que los modelos se llaman modelos de claros, o "forest gap models" (Shugart 1984). Los modelos de claros incorporan la interacción entre árboles y con su medioambiente a través de modificaciones del crecimiento debidas al sombreado entre árboles. La luz que alcanza a cada árbol es calculada atenuando la radiación incidente por la suma de áreas foliares de todos los árboles más altos contiguos al árbol dado. A su vez, el crecimiento es modificado usando curvas de respuesta a la temperatura e interacciones con el agua disponible en el suelo y, en algunos casos, limitaciones de nutrientes (Botkin 1993, Bugmann 2001).

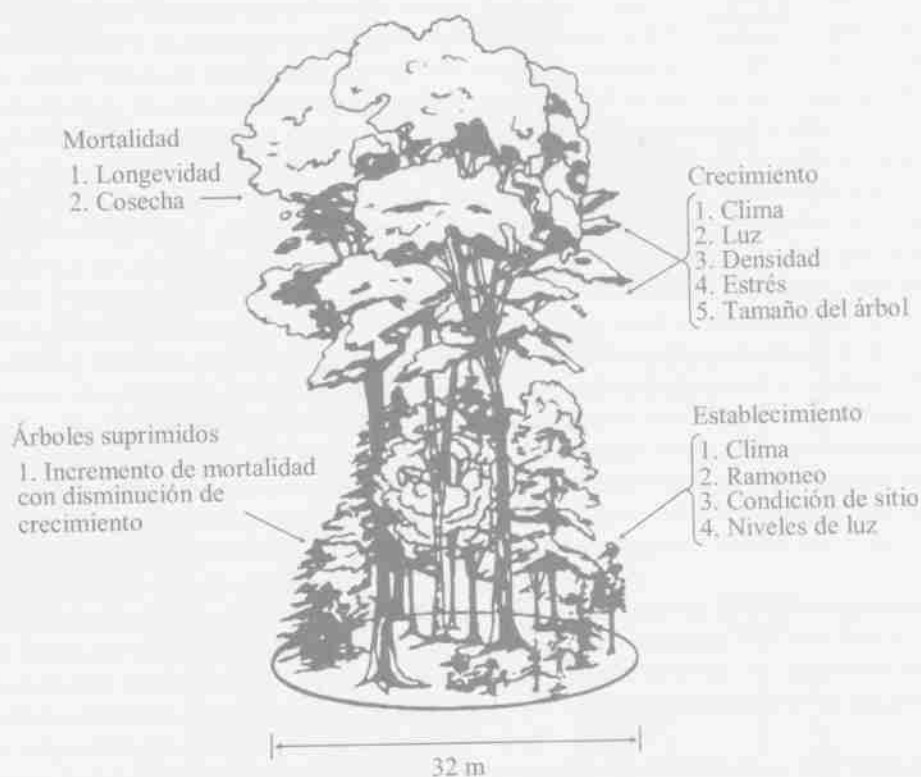


Figura 11.8. Diagrama esquemático del funcionamiento de un típico modelo de claros (Shugart 2002).

Los modelos simulan paisajes como mosaicos formados por parches que cambian dinámicamente y cada parche tiene una población interactiva de árboles de diferentes especies y tamaños. La salida (*outputs*) de los modelos se asemeja a los datos de terreno muestreados en parcelas, entregando para cada parche la tabla de rodal (número de árboles por clase de diámetro) simulados computacionalmente para cada año (Shugart 2002). A partir de estos datos se puede estimar el área basal y biomasa de cada especie, y a través de la tasa de cambio de estos parámetros en el tiempo, la productividad neta. Los modelos pueden predecir la composición y dominancia de las especies desde el suelo desnudo mediante sucesión ecológica, pero más comúnmente se inician desde parcelas de medición forestal en rodales en diferentes etapas de desarrollo para simular el comportamiento de un área boscosa desde el momento del muestreo. Los valores proyectados se comparan con los medidos en diferentes parcelas. Los modelos son jerárquicos en cuanto a que los patrones de mayor nivel (población, comunidad y ecosistema) corresponden a la integración de las respuestas de las plantas a las limitaciones ambientales definidas a nivel del individuo (Shugart 2002).

Cientos de modelos de claros han sido desarrollados usando estos conceptos de manera similar (para una revisión ver Bugmann 2001), los cuales han sido aplicados en los principales biomasas de bosques. En sus inicios el principal foco de desarrollo de los modelos de claros fue la adaptación de este tipo de enfoque de modelación a diversos ecosistemas forestales del Hemisferio Norte (Shugart 1984). Luego de este primer impulso y sus aplicaciones, los modelos de claros fueron usados para predecir impactos del cambio climático en los bosques (Shugart y Smith 1996), con artículos seminales de Solomon (1986). Posteriormente, diversos modelos de claros exploraron incrementar los detalles fisiológicos considerados, dando paso a modelos híbridos basados en procesos fisiológicos como la fotosíntesis y respiración, (Kimmins 2004) tales como la aproximación del modelo de claros FORMIND (Köhler y Huth 1998, Köhler *et al.* 2003, Huth *et al.* 2005). En paralelo, otros modelos mantuvieron su simplicidad en la incorporación de factores climáticos (Prentice *et al.* 1993, Bugmann 1996) de los cuales posteriormente emergieron los modelos dinámicos de vegetación global (Smith *et al.* 2001). En la actualidad, los modelos de claros siguen siendo perfeccionados, principalmente a través de rigurosas evaluaciones con inventarios forestales de largo plazo (Rasche *et al.* 2011) y se han ido expandiendo a tipos de bosques previamente no estudiados.

La pri
para estudiar
este estudio s
considera un s
de este tipo d
importancia d
de especies ar
que el método
de selección.
se deben acom
de FORMIND
de la isla de t
bosques (Guti
sucesionales, e
de los árboles
de Chiloé pue
teóricos estos
estadios avanz
Podocarpus m

Figura 11.9. Esc
partir de los resul

Gutiérrez
establecimiento
general predic
usando FORMI
de funcionamiento
determinará la b
medidas de ca
entendiendo los
¿Qué podrían s
Los resul
de investigación
de país. En par
estos modelos p
de especies arbi

La primera aplicación de modelos de claros en bosques chilenos fue realizada por Rüger *et al.* (2007) para estudiar el impacto de estrategias de cortas en un bosque del tipo forestal siempreverde en Chiloé. En este estudio se utilizó el modelo FORMIND, un modelo de claros para bosques multietáneos mixtos y que considera un módulo para incluir estrategias de manejo. El trabajo de Rüger *et al.* (2007) demostró la utilidad de este tipo de modelos para el estudio de la dinámica del tipo forestal siempreverde. El modelo confirmó la importancia de disturbios de mediano a gran tamaño (*e.g.* tormentas de viento) para mantener la composición de especies arbóreas, y particularmente la persistencia de *Eucryphia cordifolia*. Rüger *et al.* (2007) proponen que el método silvícola que minimiza el impacto en la estructura y composición de estos bosques es el método de selección. Asimismo para minimizar el impacto ecológico de las cortas en fajas en este tipo de bosque, éstas se deben acompañar de la retención de grandes árboles. Basado en este estudio, se expandieron las aplicaciones de FORMIND para examinar las etapas sucesionales en la que se encuentran bosques antiguos (adultos) de la isla de Chiloé, usando el modelo como base teórica para entender la trayectoria sucesional de estos bosques (Gutiérrez y Huth 2012). De acuerdo a este estudio, en Chiloé pueden generarse variadas trayectorias sucesionales, de acuerdo al conjunto de especies presentes y a la influencia del sitio en las tasas demográficas de los árboles (*i.e.* mortalidad y reclutamiento). Gutiérrez y Huth (2012) estimaron que los bosques antiguos de Chiloé pueden presentar edades sucesionales que van desde los 250 a más de 650 años. En términos teóricos estos bosques en ausencia de disturbios exógenos tales como tormentas de viento, podrían alcanzar estadios avanzados de sucesión dominados por especies tolerantes a la sombra (*Laureliopsis philippiana*, *Podocarpus nubigena* y *Saxegothaea conspicua*) 490 y 850 años después de iniciada la sucesión (figura 11.9).

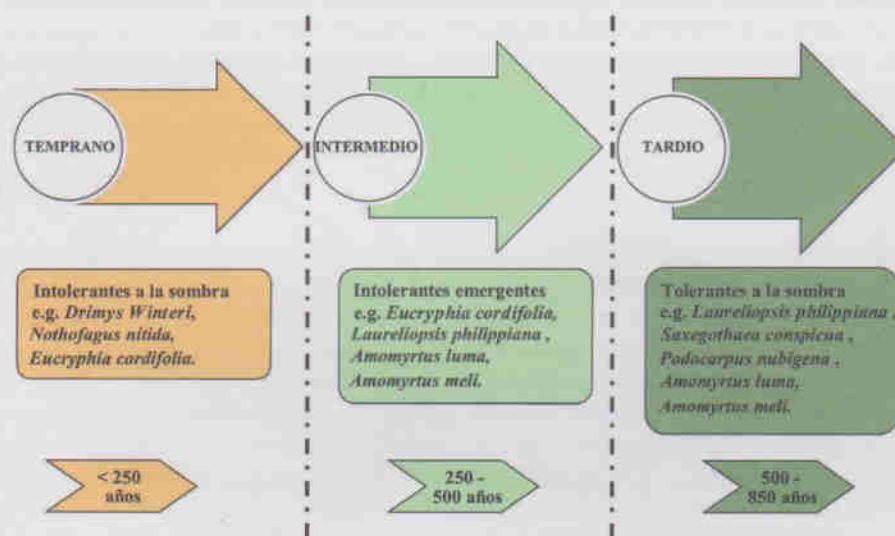


Figura 11.9. Escalas temporales de la sucesión de bosques siempreverdes de la Isla Grande de Chiloé. Desarrollado a partir de los resultados de Gutiérrez y Huth (2012).

Gutiérrez (2010) expandió el modelo FORMIND para incluir la influencia del clima en el crecimiento y reclutamiento de especies arbóreas. El modelo resultante (FORMIND-CLIM) es por tanto una herramienta para generar predicciones dinámicas del impacto del cambio climático en bosques siempreverdes. Simulaciones usando FORMIND-CLIM mostraron que el cambio climático proyectado para Chiloé en el año 2100 impactará el funcionamiento del bosque a través de la modificación de flujos hídricos. Se estima que el cambio climático disminuirá la biomasa sobre el suelo en ~11 % y la productividad primaria neta en ~30 % (de 7,6 a 2,4 toneladas de carbono -tC- ha/año) para el año 2100. Considerando sólo el calentamiento global, esto es, excluyendo los efectos del aumento en el dióxido de carbono atmosférico, los bosques primarios antiguos de Chiloé podrían emitir 3,7 tC ha/año en promedio en el año 2100.

Los resultados obtenidos por la aplicación de estos modelos en Chile demandan esfuerzos adicionales de investigación enfocados en expandir la aplicación de modelos dinámicos de sucesión a otros tipos forestales del país. En paralelo, surge la necesidad de expandir el conocimiento empírico con el cual han sido calibrados estos modelos en bosques chilenos. Es necesario, en particular, incrementar el conocimiento de la fisiología de las especies arbóreas nativas, así como también impulsar el monitoreo de bosques para la cuantificación de las

tasas de reclutamiento y mortalidad que permita entender la demografía de las poblaciones de las diferentes especies. Tal esfuerzo consolidará el uso de modelos computacionales de sucesión para los ecosistemas boscosos en Chile, proporcionando herramientas predictivas de su dinámica y de los potenciales impactos del cambio climático sobre ellos.

NUEVOS PARADIGMAS DE LA TEORÍA DE ECOSISTEMAS ASOCIADOS A LA DINÁMICA DE BOSQUES.

Basándose en el concepto de estabilidad-resiliencia explicado anteriormente y definido por Holling (1973), en las últimas décadas se ha desarrollado una teoría integral llamada "Panarquía" para tratar de entender las transformaciones de los sistemas naturales y humanos complejos. Holling (2001) sugiere que la complejidad de los sistemas naturales y humanos no emerge de una asociación al azar de un gran número de factores interactuando, sino más bien de un pequeño número de procesos controladores. En este contexto, la Panarquía sería una estructura jerárquica en la cual sistemas naturales (por ejemplo bosques, pastizales, lagos, ríos, mares) y sistemas humanos (por ejemplo gobiernos, comunidades y culturas) como también combinaciones de los dos (por ejemplo agencias que controlan el uso de recursos naturales) y sistemas sociales (por ejemplo sistemas de manejo), estarían interconectados en interminables ciclos adaptativos de crecimiento, acumulación, reestructuración y renovación (figura 11.10). Estos ciclos adaptativos ocurrirían en series anidadas a escalas desde hojas a la biosfera por períodos de días a épocas geológicas y a escalas de organización social desde una familia a regiones socio-políticas por períodos de años a siglos (Holling 2001).

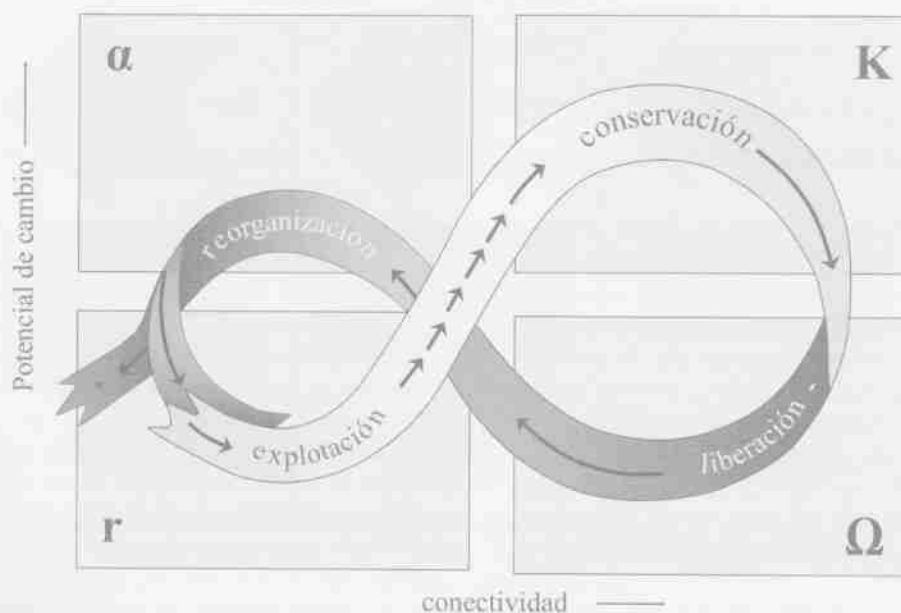


Figura 11.10. Representación de las cuatro fases de un ciclo adaptativo para dos propiedades del ecosistema: potencial de cambio y conectividad (Holling 2001). α : iniciación del rodal, matorral o inicio de la sucesión; r: bosque renoval en pleno crecimiento; κ : bosques avanzados; Ω : disturbio.

Tres propiedades darían forma a los ciclos adaptativos y a los futuros estados de un sistema: a) el potencial de un sistema al cambio, b) el grado de conectividad entre variables y procesos internos que controlan el sistema y c) la capacidad adaptativa y resiliencia del sistema. Estas dos últimas actúan en conjunto y son entendidas como la capacidad del sistema de absorber los cambios externos y de volver a la condición original después de una alteración. La trayectoria de un ciclo se alternaría entre largos periodos de lenta acumulación y transformación de recursos (desde la fase de explotación a la fase de conservación), con periodos más cortos que crean oportunidades para los cambios e innovación en el sistema (desde las fases de liberación de recursos luego de disturbios y posterior reorganización). En el caso de los bosques, una de las propiedades más importantes sería la resiliencia la cual sería máxima en las fases de reestructuración y explotación. En la lenta

acumulación de recursos, el sistema va perdiendo capacidad de absorber cambios, suceder" (Holling 2001).
Pilgerodendron (Holling 1993).
 Switsur 1993).
 incendios ante el cambio climático.
 basal de los árboles.
 debido a una pérdida de resiliencia.
 es muy difícil.
 (nuevas especies).
 en secuencia.
 y reorganización.
 variedad. En el caso de los bosques,
 explotación (Holling 2001).
 No obstante, los rodales pueden regenerarse o regeneración de recursos importantes tal como a aves y de mamíferos "biológicos" y sistemas naturales o antropogénicos o no de legado del ecosistema, solo puede volver a su estado original.

MODOS DE RECUPERACIÓN

Para definir y entender la dinámica que las diferentes especies de regeneración de recursos. Se entiende potencial de su antecesor. Es el caso de las plántulas o brinzales en el caso de la regeneración o brinzales, no intermedios o sucesores de regeneración. Por otra parte, un sistema puede incrementar su potencial de regeneración.

Veblen y Holling (2002) describen un ciclo continuo a los cambios en el establecimiento de recursos. El volcanismo, incendios y estructura de edificación son valores modales que pueden ser catastróficos pueden tener este modo de regeneración. *araucana* (araucario). El modo de regeneración existentes en el potencial de semillas o regeneración.

acumulación de biomasa entre las fases de explotación ("fase r") y conservación ("fase k"), la resiliencia se iría perdiendo convirtiéndose el cambio en la estructura y función de un ecosistema en un "accidente esperando suceder" (Holling 2001). Esta situación sucedería por ejemplo en bosques adultos costeros dominados por *Pilgerodendron uviferum* donde luego de periodos de miles de años sin grandes alteraciones (Lumley y Switsur 1993), la acumulación de biomasa es tan grande que la resiliencia de estos bosques es muy baja a incendios antrópicos de gran intensidad (calor liberado) y severidad, expresada como porcentaje del área basal de los árboles que mueren (Bannister *et al.* 2012). Luego de la liberación de recursos ("fase Ω "), debido a una alteración o cambio drástico, se entra en una rápida etapa de reorganización ("fase α ") la cual es muy difícil de predecir y donde pueden ocurrir recombinaciones novedales para empezar un nuevo ciclo (nuevas especies por ejemplo). De esta forma un ciclo adaptativo tendría dos objetivos que funcionarían en secuencia, el primero maximizando producción y acumulación y el segundo maximizando invención y reorganización, abarcando dos opuestos, por un lado crecimiento y estabilidad y por el otro cambio y variedad. En este contexto, la resiliencia de un ecosistema sería máxima en las fases de reorganización y explotación (Holling 2001).

No obstante, alteraciones a gran escala raramente eliminan todos los elementos estructurales de los rodales previos. Muchos organismos sobreviven, incluyendo árboles semilleros, bancos de semillas o regeneración avanzada (brinzales y árboles jóvenes ya establecidos). También se conservan estructuras importantes tales como troncos caídos o árboles muertos en pie (snags) que sirven como sitios de nidificación a aves y de madrigueras a los roedores y marsupiales pequeños. Estos elementos son llamados "legados biológicos" y son extremadamente importantes para la recuperación de ecosistemas afectados por disturbios naturales o antropogénicos (Franklin 1990, Franklin y Mac Mahon 2000, Franklin *et al.* 2002). La sobrevivencia o no de legados biológicos en la fase de liberación ("fase Ω ") tendría un efecto importante en el futuro del ecosistema, sobretodo en la fase de reorganización ("fase α "), entrando el sistema en un nuevo ciclo el cual puede volver o no a la estructura y composición florística existente previamente.

MODOS DE REGENERACIÓN

Para definir el nicho de regeneración de una especie (*sensu* Grubb discutido anteriormente) y para entender la dinámica de los diferentes tipos de bosque, se requiere identificar los modos de regeneración que las diferentes especies presentan. Los modos de regeneración se definen como el comportamiento de la regeneración de las especies arbóreas ante los disturbios (Veblen 1987). Es importante tener presente que la regeneración aquí se define como el proceso de reemplazo de un individuo adulto por otro (Veblen 1987). Se entiende por individuo adulto el que es capaz de producir progenie y que ocupa el mismo estrato que su antecesor. Este concepto difiere bastante de aquel referido a la presencia de árboles en las categorías de plántulas o brinzales usado con frecuencia en los inventarios forestales, o en otros estudios. Según hemos visto en el caso de la etapa de reiniciación bajo dosel del modelo de O y L, la existencia de un banco de plántulas o brinzales, no necesariamente implica que esté ocurriendo reclutamiento de estos individuos en estratos intermedios o superiores del bosque. Según veremos en la dinámica de bosques de *Nothofagus*, los modos de regeneración de una especie pueden variar con el sitio a lo largo de gradientes ambientales (Veblen 1989). Por otra parte, una misma especie puede presentar varios modos de regeneración en un mismo sitio, lo cual incrementa su habilidad competitiva frente a las demás especies.

Veblen y Donoso (1987) describió los siguientes tres modos de regeneración: catastrófico, por claros y continuo a los cuales se agrega el modo esporádico descrito por Lara (1991). El modo *catastrófico* se refiere al establecimiento de una cohorte más o menos coetánea después de disturbios exógenos de gran escala (ej. volcanismo, incendios, deslizamientos de tierra). La presencia de una sola cohorte puede identificarse en la estructura de edades (frecuencia de individuos en cada clase de edad), con una distribución en torno a un valor modal que tiende a una curva normal. Estructuras de diámetro y edad propias del modo de regeneración catastrófico pueden verse en la sección relativa a dinámica de bosques de alerce. Ejemplos de especies que tienen este modo de regeneración son *Nothofagus dombeyi* (coihue), *Fitzroya cupressoides* (alerce), *Araucaria araucana* (araucaria) y *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera).

El modo de regeneración *por claros* lo presentan aquellas especies cuyas plántulas y brinzales existentes en el piso inferior del bosque son capaces de liberarse o de establecerse mediante regeneración por semillas o regeneración vegetativa después de que se generan los claros producidos por la caída de árboles

individuales o en grupo por procesos autogénicos (endógenos). Las especies que presentan este modo de regeneración crecen en los claros aprovechando el aumento de la luminosidad y otros recursos liberados hasta dominar dichos claros y alcanzar los estratos superiores (intermedio, co-dominante o dominante, según las características autoecológicas de la especie). Este modo de regeneración lleva comúnmente a rodales multi-cohortes que pueden identificarse en una estructura de edades, como varias generaciones sobrepuestas, cada una centrada en torno a un valor modal y con su desviación en torno a esta moda, que se ven como "jorobas" en la estructura de edades y de diámetros. Ejemplos de estructuras de edades y diámetros correspondientes a este modo de regeneración se muestran para rodales de *Nothofagus dombeyi* y *N. nervosa* en el rango superior de su distribución altitudinal, presentados en la sección siguiente. Hay que tener presente que una especie puede tener un modo de regeneración catastrófico y a la vez por claros (por ejemplo *Nothofagus pumilio* (lenga), lo que lleva a que los remanentes de la primera cohorte puedan haber sido originados por una catástrofe mientras que la o las siguientes se deban a la creación de claros, o que se sucedan cohortes que hayan regenerado después de claros sucesivos. Otros ejemplos de este modo de regeneración son: *Nothofagus nitida* (coihue de Chiloé), *Laureliopsis philippiana* (tepa), *Saxegothaea conspicua* (mañío de hojas cortas) y *Dasyphyllum diacanthoides* (trevo, Veblen 1985b). *Nothofagus nervosa* en altitudes medias de los Andes (Veblen y Donoso 1987, Pollmann 2005). *N. dombeyi* (coihue) también regenera en claros en condiciones de menores precipitaciones en la vertiente oriental de la cordillera de los Andes en Argentina (Veblen 1989a).

El modo de regeneración *continuo* es el que presentan las especies tolerantes a la sombra que son capaces de regenerar bajo el dosel sin necesidad de que se generen aperturas por causas catastróficas o por claros endógenos. Lo anterior no excluye el hecho que la regeneración de algunas de estas especies pueda verse favorecida por la creación de claros e incluso por disturbios catastróficos. El modo de regeneración continuo se reconoce en estructuras de edades multietáneas que incluyen individuos de diferente edad sin un patrón claro. Frecuentemente se trata de especies de árboles que pueden completar todo su ciclo, producir frutos y regenerar a la sombra, permaneciendo en el estrato sumergido (*sensu* Donoso 1993) o intermedio, bajo el dosel principal. Ejemplos de especies que presentan un modo de regeneración continuo son *Luma apiculata* (arrayán), *Amomyrtus luma* (luma) y *A. meli* (meli). No obstante, la mayor cantidad de luz en claros favorecerá la regeneración de estas especies, en comparación con su regeneración bajo dosel, y por lo tanto presentan también un modo de regeneración en claros.

En este punto es importante señalar que es común que algunos rodales presenten una estructura de diámetro tipo "jota invertida" con una mayor abundancia de árboles pequeños que disminuye hacia las clases de diámetro mayores. La incorporación del análisis de las estructuras de edades a partir de la década de 1990 en los estudios de dinámica, ha demostrado que muchas veces hay una mala correlación entre diámetro y edad, y que las estructuras de tipo jota inversa en rodales jóvenes a menudo corresponden a rodales con una sola cohorte en que pocos árboles más competitivos han concentrado el aprovechamiento de los recursos (agua, luz, nutrientes disponibles) y han crecido rápido mientras la mayoría accede a pocos recursos, crece lento y tiene un escaso tamaño. Un claro ejemplo de ello puede verse en el rodal D2-M para rodales jóvenes de *N. dombeyi* establecidos en deslizamientos (figura 11.11). En rodales de edad intermedia o adultos, también pueden presentarse estructuras de diámetro de tipo jota inversa, que al analizar su estructura de edades muestran tener dos o tres cohortes bien discretas que pueden haberse originado la primera por un disturbio de alta severidad que destruyó todos los árboles y la o las otras como resultado de disturbios de severidad intermedia en que han sobrevivido parte de los árboles y ha permanecido parte del dosel. Lo anterior señala la importancia de contar con estructuras de diámetro y de edades para juzgar adecuadamente los modos de regeneración de las especies. El análisis de los perfiles verticales para ver la estratificación de los árboles en el dosel también es muy útil como complemento para identificar que una determinada especie en un rodal tiene dos cohortes y en consecuencia ocupa dos estratos (por ejemplo *Aextoxicon punctatum* (olivillo) en el dosel sumergido y en el dosel dominante (figuras 11.16 y 11.17).

El modo de regeneración *esporádico* bajo un dosel abierto, descrito por Lara (1991), ocurre en sitios extremos en que diversos factores del sitio impiden el desarrollo de un dosel denso o semi denso y por lo tanto la cobertura de copas es menor a un 25 %. Entre estos factores se puede nombrar la humedad excesiva del suelo por mal drenaje, bajas temperaturas debido a la altitud, escasez de precipitaciones y brevedad de la estación de crecimiento. En estas condiciones, siempre hay suficiente luminosidad en el piso del bosque y estratos inferiores, y por lo tanto no es el dosel y su eventual apertura sino que son otros los factores que controlan el establecimiento e incorporación de nuevos individuos al dosel. Las especies que tienen un modo

de regeneración de forma similar por hectárea es sitio. Ejemplos (1999) además suelos altamente cuya regenera

Muchos modos de regeneración de ambos perm Por ejemplo, s regeneración. e especie nos da modo de regen

DINÁMICA D

Dinámica de b

El tipo (coihue), *N. ne presentes son *D. trichosperma* (1981, 1993). Se en la cordillera termina la prese volcánicos tras cuanto a clima, intervenido o y rauli pueden a alcanzándose a antropicos o n proporciones, y*

Respecto cordillera de lo a la ocurrencia planteaba que e dominadas por historia de dist impedía el recen (tepa) y *Saxeg*

Para sos ner además Ve mágenas de gr agüra (cenizas de viento, con erapaciones vol osos alterados anteriores. Fina gñica (perfiles *Malilógus* en. 1015 - 185 cm d la lista de recl

de regeneración esporádico forman rodales multi-cohortes que pueden identificarse en las estructuras de edad de forma similar al caso del modo de regeneración por claros. No obstante, en este caso la densidad de árboles por hectárea es significativamente más baja y hay que tener antecedentes respecto a la cobertura del dosel y sitio. Ejemplos de este modo de regeneración los constituyen *Fitzroya cupressoides* (Lara 1991, Lara *et al.* 1999) además de *Pilgerodendron uviferum* (ciprés de las guaitecas) en sitios de mal drenaje ocupados por suelos altamente orgánicos y *Araucaria araucana* (araucaria) en rodales muy abiertos en el límite altitudinal, cuya regeneración depende de las fluctuaciones climáticas.

Muchos de los estudios recientes de dinámica de bosques se centran en el estudio de los modos de regeneración de las especies y de los regímenes de disturbio en los diferentes sitios, ya que la sobreposición de ambos permite proyectar los rodales en el tiempo y evaluar la persistencia de las especies en el futuro. Por ejemplo, si una especie tiene un modo de regeneración catastrófico y depende de estos eventos para su regeneración, el estudio de la recurrencia con que ocurren estos disturbios comparada con la longevidad de la especie nos dará luces sobre la persistencia de la especie. Caso similar es el de las especies que presentan un modo de regeneración por claros.

DINÁMICA DE LOS PRINCIPALES TIPOS FORESTALES

Dinámica de bosques de los tipos forestales roble-raulí-coihue y coihue-raulí-tepa

El tipo forestal coihue-raulí-tepa está caracterizado por la dominancia de *Nothofagus dombeyi* (coihue), *N. nervosa* (raulí) creciendo solos o mezclados, junto a *Laureliopsis philippiana* (tepa). Otras especies presentes son *Dasyphyllum diacanthoides* (trevo), *Saxegothaea conspicua* (mañío de hojas cortas) y *Weinmannia trichosperma* (tineo) y a menores altitudes *Aextoxicon punctatum* (olivillo) y *Eucryphia cordifolia* (ulmo, Donoso 1981, 1993). Se desarrolla desde los 37° 30' principalmente en la cordillera de los Andes y en forma más limitada en la cordillera de la Costa, entre los 500 y los 1.000 metros de altitud. Hacia el Sur se distribuye hasta donde termina la presencia de *N. alpina*, al sur del lago Ranco (40° 20'). Se desarrolla en general sobre suelos de origen volcánicos *trumaos*, los cuales tienen textura franca y buen drenaje. En estos sitios, las condiciones de sitio en cuanto a clima y suelo son muy favorables para el desarrollo de los bosques. En las escasas áreas en que no se han intervenido o degradado, en rodales de etapas sucesionales avanzadas de este tipo forestal, los árboles de coihue y raulí pueden alcanzar 40-45 metros de altura y 2 metros de DAP y en el caso de coihue hasta 4 metros de DAP, alcanzándose áreas basales totales que superan los 120 m²/ha. Cuando estos bosques son alterados por disturbios antrópicos o naturales dan origen a rodales dominados por coihue y raulí, puros o mezclados en diferentes proporciones, y son clasificados dentro del tipo forestal roble-raulí-coihue (Donoso 1981).

Respecto a la dinámica de los tipos forestales coihue raulí tepa y roble raulí coihue que crecen en la cordillera de los Andes a la latitud de Valdivia, Veblen y Ashton (1978) propusieron una hipótesis relacionada a la ocurrencia reiterada de disturbios catastróficos, que ha sido ampliamente demostrada. Esta hipótesis planteaba que en la cordillera de los Andes de Chile, bajo los 1.000 m de altitud, las asociaciones forestales dominadas por *Nothofagus dombeyi* y *N. nervosa* representaban etapas sucesionales derivadas de una larga historia de disturbios catastróficos. Estos autores propusieron además que la recurrencia de estos disturbios impedía el reemplazo de los *Nothofagus* por especies tolerantes a la sombra tales como *Laureliopsis philippiana* (tepa) y *Saxegothaea conspicua* (mañío de hojas cortas, Veblen y Ashton 1978).

Para sostener esta hipótesis, los autores presentaron tres tipos de evidencias (Veblen y Ashton 1978, ver además Veblen y Donoso 1987 y Veblen *et al.* 1996). Primero, la frecuencia histórica de alteraciones exógenas de gran escala, tales como terremotos que desencadenan deslizamientos de tierra, depositación de *tephra* (cenizas volcánicas), así como incendios asociados con erupciones volcánicas, y también tormentas de viento, con una frecuencia alta en relación a la longevidad de los *Nothofagus* (Veblen y Donoso 1987) y erupciones volcánicas. Segundo, la capacidad de las especies de *Nothofagus* de colonizar rápidamente los sitios alterados por deslizamientos de tierra originados después del terremoto de Valdivia de 1960 y en eventos anteriores. Finalmente, la tercera fue la evidencia cuantitativa (tablas de rodal y estructuras de diámetro) y gráfica (perfiles verticales mostrando la estratificación de los rodales) que indicaban que la participación de *Nothofagus* en los bosques adultos en el área estaba caracterizada por pocos individuos de grandes diámetros (115 - 185 cm de DAP), y que no existían individuos de menor tamaño de estas especies. Lo anterior indicaba la falta de reclutamiento e incapacidad de estas especies de regenerar una vez que se había cerrado el dosel

que ellas mismas habían constituido. Las clases de diámetro pequeñas y medianas) y los estratos intermedios e inferiores estaban constituidos por una alta densidad de especies tolerantes a la sombra, tales como *Laureliopsis philippiana* (tepa), *Saxegothaea conspicua* (mañío de hojas cortas) y *Dasyphyllum diacanthoides* (trevo). Estos autores plantean que el esquema sucesional desarrollístico propuesto por Clements no se aplica a este caso, ya que los árboles son capaces de establecerse directamente sobre piedra pómez y lapilli expuesta por los deslizamientos sin necesidad de que los pastos o arbustos "preparen antes el sitio". Veblen y Ashton, plantearon que su hipótesis de la dinámica de los bosques de *Nothofagus* es bien explicada por el modelo cinético de Drury y Nisbet (1971) que enfatiza el cambio constante en la comunidad vegetal.

El corolario de la hipótesis de Veblen y Ashton (1978), es que en ausencia de alteraciones catastróficas de gran escala, las especies de *Nothofagus* tenderán a ser reemplazadas por especies tolerantes a la sombra, ya que éstas dominan la regeneración en claros producidos por la muerte o caída de árboles individuales o en pequeños grupos.

Esta hipótesis y trabajo pionero inspiró la realización de muchos estudios de los bosques dominados por *Nothofagus* y en otros bosques templados de Chile y Argentina. Después de más de 35 años de haber sido formulada, las múltiples investigaciones han demostrado que en sus aspectos esenciales continúa siendo válida para los tipos forestales para los que fue formulada originalmente y además ser aplicable a otros tipos de bosque, por ejemplo los de *Araucaria araucaria* (araucaria) o *Fitzroya cupressoides* (alerce).

Estudios posteriores en los rodales jóvenes establecidos en cuatro deslizamientos originados por el terremoto de 1960 en el área de Pilmaiquén, Panguipull en los Andes Valdivianos entre 600 y 750 m de altitud, muestran que *Nothofagus dombeyi* (coihue) se empezó a establecer entre dos a cuatro años después del terremoto, constituyendo rodales con una sola cohorte con rangos de edades de 15 a 32 años, concentrados entre 19 y 24 años para las parcelas D2-B y D2-M, respectivamente, al momento de hacerse el muestreo en 1996 (Larraín 1997, figura 11.11). No hay correlación entre diámetro y edad ($r^2 = 0,022$ y $0,024$ para un N de 47 y 52 para los rodales D2-B y D2-M, respectivamente). Esto explica que la estructura de diámetros difiera significativamente y muestre el mayor número de árboles en la clase 5- 9,9 cm disminuyendo hasta las clases 30 a 34,9 cm y 25 a 29,9 cm respectivamente (figura 11.11). Estos rodales están ampliamente dominados por coihue que si bien son coetáneos, los individuos tienen tasas de crecimiento muy variables y esta especie presenta un rango de diámetros (DAP) desde la categoría brinjal hasta la clase 20-25 cm o 25-30 cm (figura 11.11). La presencia de otras especies es minoritaria y está representada por individuos de pequeño tamaño de *Azara microphylla* (chin-chin), *Aristotelia chilensis* (maqui), *Weinmannia trichosperma* (tineo) y *Caldcluvia*

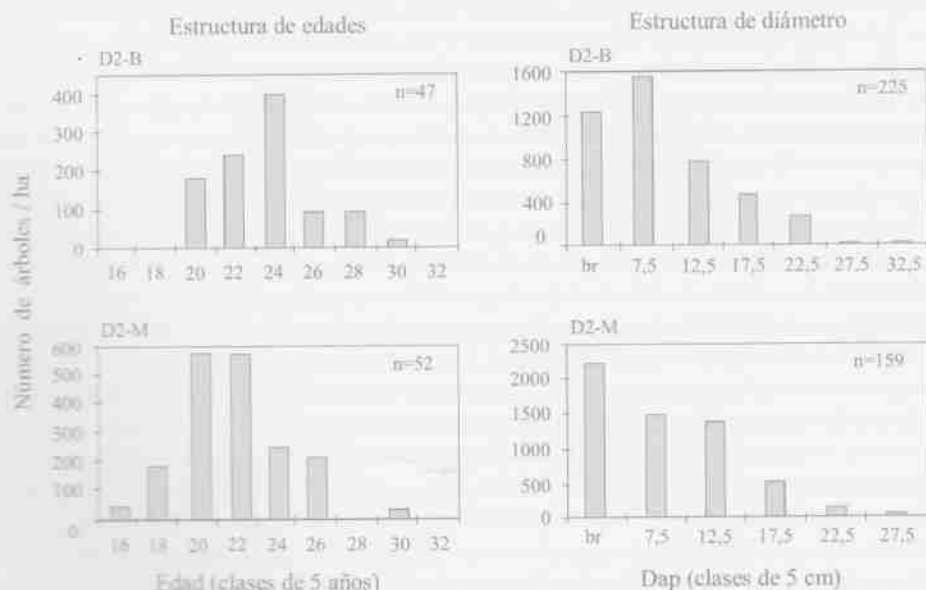


Figura 11.11. Estructuras de edad (izquierda) y de diámetro (derecha) para *Nothofagus dombeyi* en dos parcelas ubicadas en las áreas baja (B) y Media (M) del deslizamiento D2 originado después del terremoto de 1960 en el área de Pilmaiquén (Larraín 1997).

particularidad de exclusión de densidad (2) Por en el establecimiento de zona media deslizamiento (mayor porcentaje coihue estable) este rodal no especial en y diámetros remanente e

Número de árboles/ha
100
80
60
40
20
0

Figura 11.12. en un deslizamiento

En los de factores es que tiene en *Laureliopsis*, estudiados en desarrollo hacia denso matorral de *L. philippiana* exitosamente. Veblen y Dor la sombra, es autogénica (V

Posterior cordillera de la regenerar en el de especies se de menores pa de humedad o y en los bosques tolerantes y por de *Nothofagus* tolerantes está árboles en forma

paniculada (tiaca), sobre los cuales domina ampliamente coihue. Los rodales están claramente en una etapa de exclusión de fustes (*sensu* O y L), y de agregación (*sensu* B y L). Los rodales estudiados tienen una alta densidad (2.383 a 12.934 individuos de coihue por hectárea).

Por otra parte, Larrain (1997) describe que no encontró un patrón claro en el orden temporal y espacial en el establecimiento de coihue desde el borde hasta el centro de los deslizamientos ni entre la zona baja y la zona media, respecto a su posición a lo largo de la ladera. No obstante, existen diferencias con la zona alta del deslizamiento, en donde el establecimiento se ve retrasado debido a condiciones de hábitat más restrictivas (mayor pendiente e inestabilidad del sustrato). Este estudio también analizó la estructura de un rodal puro de coihue establecido en un deslizamiento previo al terremoto de 1960. Las estructuras de edades y diámetros de este rodal más antiguo muestran la presencia de una sola cohorte, con una distribución cercana a la normal (en especial en el caso de los diámetros) para este rodal con árboles de una edad máxima en la clase 65 a 69 años y diámetros máximos en la clase 45 cm, con un individuo en la clase 70-75, que representa probablemente un remanente en el borde del área deslizada (figura 11.12).

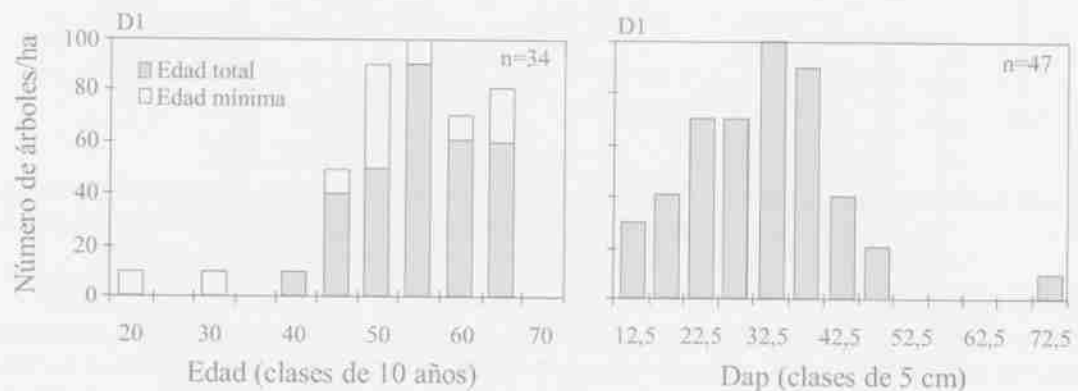


Figura 11.12. Estructuras de edad (izquierda) y de diámetro (derecha) para *Nothofagus dombeyi* en una parcela ubicada en un deslizamiento previo a 1960 en el área de Pilmaiquén (Larrain 1997).

En los claros producidos en forma endógena por la caída de uno o más árboles viejos (sin intervención de factores exógenos), *Nothofagus dombeyi* no es capaz de establecer regeneración y mantener la dominancia que tiene en bosques adultos y estos claros son ocupados por especies tolerantes a la sombra principalmente *Laureliopsis philippiana*, *Saxegothaea conspicua* y *Dasyphyllum diacanthoides* (Veblen 1985b). Los claros estudiados eran de 120 a 1.500 m² otra limitación importante para el establecimiento de *N. dombeyi* y su desarrollo hasta alcanzar el dosel superior, ocurre ya que el desarrollo de sus plántulas es inhibido por un denso matorral de *Chusquea culeou* (coihue) que aprovecha la luz en los claros y por los rebrotes vegetativos de *L. philippiana* (Veblen *et al.* 1981, Veblen y Donoso 1987). No obstante, *N. dombeyi* sí puede establecerse exitosamente junto a otras especies en grandes claros producidos por tormentas de viento (Veblen *et al.* 1981, Veblen y Donoso 1987). Por otra parte, cabe señalar que *Nothofagus nervosa* debido a su mayor tolerancia a la sombra, en general tiene mayor habilidad que *N. dombeyi* para establecerse en claros producidos en forma autogénica (Veblen y Donoso 1987).

Posteriormente, el estudio de rodales de coihue ubicados en Argentina en la vertiente oriental de la cordillera de los Andes demostró que además de un modo de regeneración catastrófico, coihue era capaz de regenerar en claros producidos por la caída de árboles (Veblen 1989). Esto debido a la ausencia de competencia de especies semi-tolerantes tales como tepa o maño de hojas cortas, las cuales no están presentes en esta área de menores precipitaciones. La variación en la respuesta de coihue a los claros a lo largo de un gradiente de humedad oeste-este a través de la cordillera de los Andes, también se aplicaría en el sentido norte-sur y en los bosques de la Región del Maule y Bío-Bío coihue no encontraría competencia por especies semi-tolerantes y podría regenerar en claros. Similar situación se produce en un gradiente altitudinal en los bosques de *Nothofagus pumilio*-*N. dombeyi* (lenga-coihue) sobre 1.100-1.200 metros de altitud en que las especies tolerantes están ausentes y coihue se establece sobre troncos caídos en claros producidos por la caída de árboles en forma autogénica, pudiendo mantener su dominancia en el rodal (Veblen *et al.* 1979, 1981).

Otro estudio detallado sobre la dinámica de claros en rodales del tipo forestal coihue-raulí-tepa en la etapa de bosque adulto (*sensu* O y L) ha sido realizado en Quilaleufu, Panguipulli, entre los 1.150 y 1.200 m de altitud por Ovalle (1995). Este estudio muestra que en estos rodales dominados por *Nothofagus dombeyi* (coihue), *N. nervosa* (raulí) y en menor grado por *N. pumilio* (lenga), es decir en el límite con el tipo forestal lenga, domina la dinámica de claros, aunque el origen del rodal puede haber sido por un fenómeno catastrófico tal como una tormenta de viento. El estudio consideró los árboles remanentes y los tocones cortados recientemente mediante un método de cortas de protección homogénea, dejando una cobertura remanente mayor a un 35 % en promedio. Lo anterior permitió fechar los tocones de árboles con diámetros de 1,5 a más de 2 metros, los cuales tenían edades de hasta 447 años para coihue y hasta 548 para raulí en la Parcela 1 (cuadro 11.1), demostrando que se trata de rodales muy antiguos. Estas corresponden a edades mínimas ya que los árboles tenían el centro podrido, lo que impidió determinar la edad total. Las estructuras de edad y de diámetro, para parcelas de 3.350 y 3.500 m² muestran claramente varias cohortes para coihue y raulí sobrepuestas que representan pulsos de regeneración después de claros (figura 11.13). La consistencia entre ambas estructuras se explica por la alta correlación entre diámetro y edad (figura 11.14).

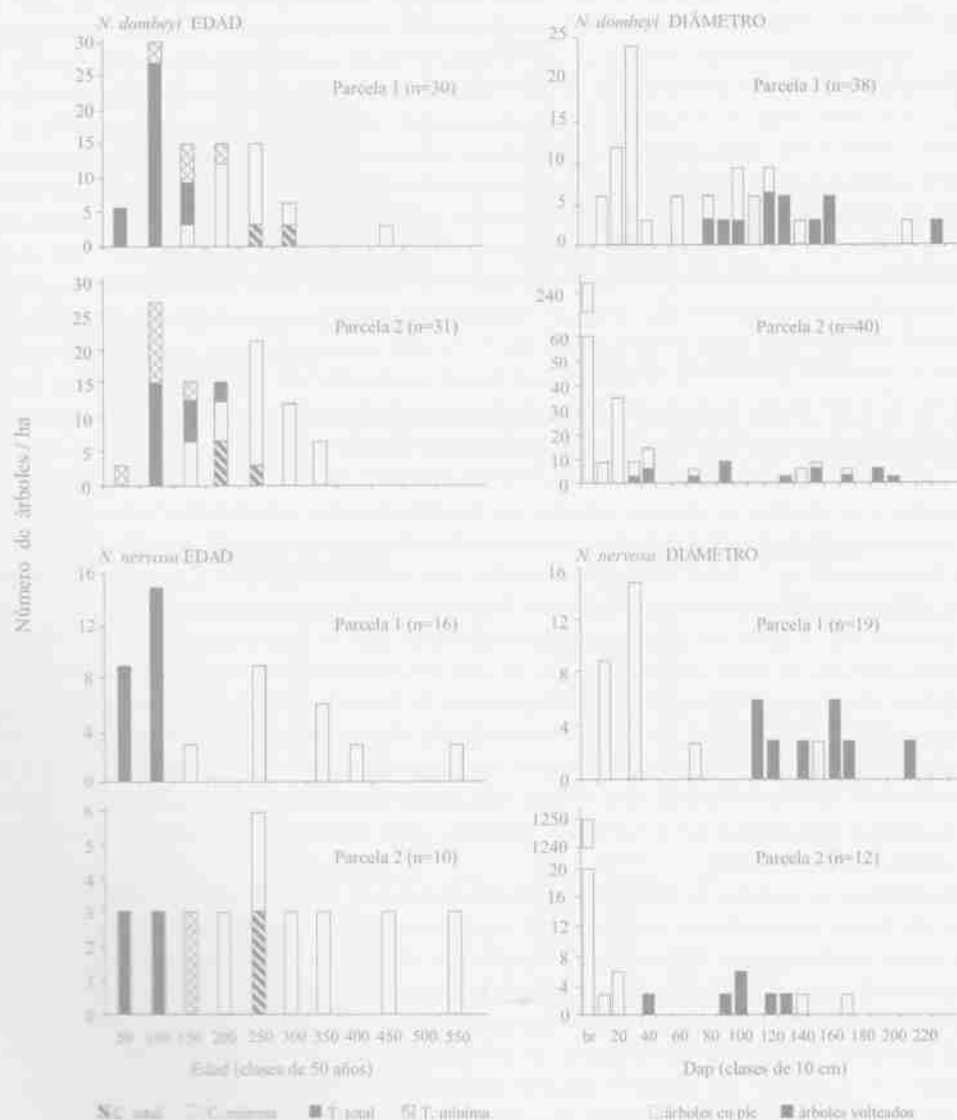


Figura 11.13. Estructuras de edad y de diámetro para coihue y raulí en rodales adultos de *N. dombeyi*, *N. nervosa*, *N. pumilio* en Quilaleufu ubicados a 1.150 a 1.210 m de altitud (Ovalle 1995). Las distintas tramas indican los árboles a los que se les determinó la edad en cuñas de tocones o tarugos en árboles vivos en los mismos rodales.

Figura 11.14. Correlación entre diámetro y edad de *N. pumilio* en Quilaleufu.

Ovalle (1995) estudió la estructura de los rodales de *N. pumilio* en parcelas de 3.200 m² (cuadrantes) y los clasificó de acuerdo al método de Runkle (1982) en cuadrantes y quechuales, y el método de Runkle (1982) y el método de Runkle (1982) en los cuadrantes de 8 m² en que consisten en valores de 0 a 16 m² tamaño con un 8 m² de área.

Los resultados de los bosques a 1.200 m, el muestreo supera a raulí en la ausencia de disturbios de su regeneración el modo de regeneración longitudinal y en los sitios más antiguos.

Otros estudios efectuados por Ovalle (1995) en el Parque Nacional Panguipulli expresada en un muestreo de aporte de estos estudios de los rodales y en los disturbios catastróficos continua formación a esta última especie.

Dap (cm)

30
20
10
300
200
100
0

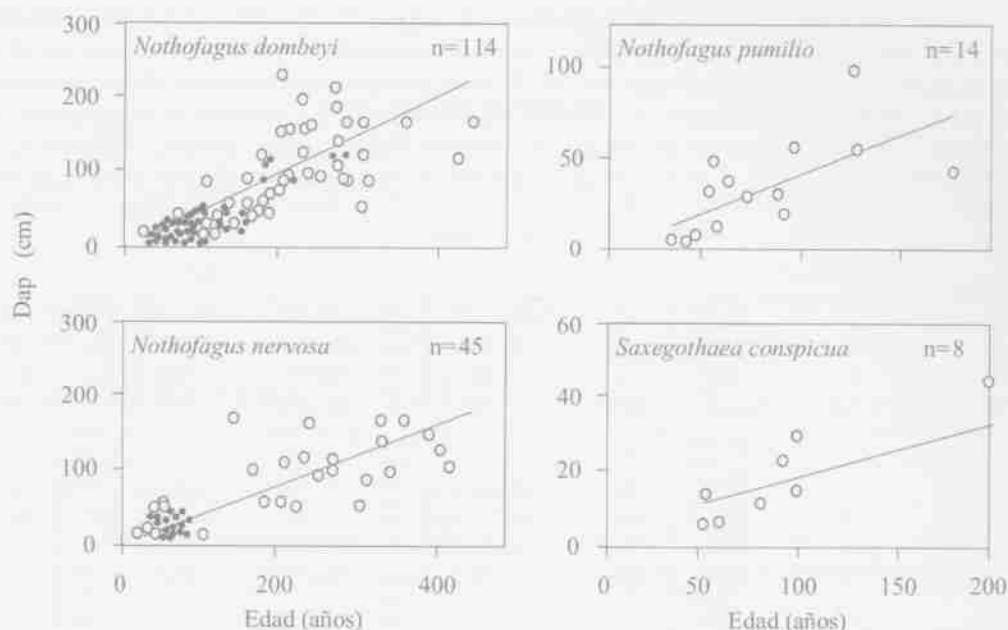


Figura 11.14. Correlación entre diámetro y edad para las diferentes especies en rodales adultos de *N. dombeyi*, *N. nervosa*, *N. pumilio* en Quilalelfu ubicados a 1.150 a 1.210 m de altitud (Ovalle 1995).

Ovalle (1995) analizó un total de 10 claros a lo largo de transectos, generados por caída de árboles individuales o pequeños grupos que se clasificaron según tamaño en las categorías de 500 a 700 m² y de 1.501 a 3.200 m² (cuadro 11.1). En estos claros se analizó la especie, diámetro y edad de los árboles que podrían ser clasificados como sucesores potenciales (individuos con un DAP \geq 5 cm) según la metodología propuesta por Runkle (1981). Los sucesores potenciales se definen como los árboles que están en cada uno de los cuatro cuadrantes y que parecen tener el potencial de ocupar el claro. Una representación esquemática de los claros y el método para medirlos se presenta en la sección dinámica de los bosques de alerce. *N. dombeyi* estaba presente en los claros de todas las categorías de tamaño, especialmente en los de 701-1000 m² y 1.501 a 3.200 m² en que constituía el 52 % y 44,5 % de los sucesores potenciales, comparado con raulí con un 40 % y 38,9 %, respectivamente (cuadro 11.1, Ovalle 1995). Lengua está poco representado entre los sucesores potenciales, con valores de 0 a 16,7 % de los sucesores potenciales. Mañío de hojas cortas solo está presente en una categoría de tamaño con un 8 % de los sucesores potenciales (cuadro 11.1).

Los resultados del estudio de Ovalle (1995) aportan significativamente al conocimiento de la dinámica de los bosques adultos del tipo coihue-raulí-tepa ya que muestran que en el límite altitudinal superior (1.150 a 1.200 m), el modo dominante de regeneración para coihue es por claros, el cual en algunos sitios incluso supera a raulí en la proporción de sucesores potenciales. Por esta razón, a futuro tanto coihue como raulí en ausencia de disturbios catastróficos o de intervención humana mantendrían su dominancia en el rodal a partir de su regeneración en claros. Estos resultados coinciden con la hipótesis planteada por Veblen (1989) de que el modo de regeneración de coihue varía desde un modo catastrófico a uno en claros a lo largo de gradientes longitudinales y altitudinales debido a la menor habilidad competitiva de tepa, mañío de hojas largas y trevo en los sitios más secos o más fríos para ocupar los claros.

Otros estudios de dinámica en bosques de coihue-raulí-tepa y bosques de raulí-coihue fueron los efectuados por Pollmann (2003, 2005) en los Andes Valdivianos (lago Pihueico) y en la región de la Araucanía (Parque Nacional Conguillío). Este último sitio se caracteriza por sus condiciones de mayor mediterraneidad expresada en un menor monto de precipitaciones en verano y mayor duración de esta estación. El principal aporte de estos estudios fue el documentar estructuras que muestran las fechas aproximadas de establecimiento de los rodales y patrones de crecimiento de *N. dombeyi* y *N. nervosa* que permiten concluir tanto el rol de los disturbios catastróficos en el establecimiento y desarrollo del bosque, así como de la importancia de la continua formación de claros por caída de árboles en la regeneración especialmente de *N. nervosa*. Esto le daría a esta última especie la capacidad de persistir incluso en la ausencia de alteraciones catastróficas (Pollmann

Cuadro 11.1. Resumen de las características generales de los sucesores potenciales en bosques de *Nothofagus dombeyi*-*N. nervosa* (Ovalle, 1995).

| ESPECIE Y CLARO | SUCESORES POTENCIALES | | | | | | | |
|---------------------|--------------------------|----|--------|------|-----------------------------|----------|----------------------|------------|
| | Tamaño m ² | N° | N°/ha* | % | EDAD X** ± SD*** años | Rango | DAP X ± SD cms | Rango |
| 500-700 | | | | | | | | |
| <i>N. dombeyi</i> | | 5 | 417 | 35,7 | 61,4 ± 10,8 | 48 - 77 | 14,5 ± 4,5 | 6,5 - 19 |
| <i>N. nervosa</i> | | 8 | 667 | 57,1 | 74 ± 46,3 | 40 - 176 | 10,9 ± 5 | 7,5 - 19 |
| <i>N. pumilio</i> | | 1 | 83 | 7,2 | 39 | Nd**** | 13,5 | nd |
| SUBTOTAL | | 14 | 1.167 | 100 | 58 | 40 - 176 | 13 | 6,5 - 19 |
| 701-1.000 | | | | | | | | |
| <i>N. dombeyi</i> | | 13 | 1.079 | 52 | 49,8 ± 21,2 | 17 - 88 | 12,9 ± 4,8 | 6 - 19,5 |
| <i>N. nervosa</i> | | 10 | 830 | 40 | 63,5 ± 29,4 | 31 - 115 | 14,9 ± 6,1 | 6 - 23 |
| <i>N. conspicua</i> | | 2 | 167 | 8 | 108,5 ± 9,5 | 99 - 118 | 21,5 ± 0,5 | 21 - 22 |
| SUBTOTAL | | 25 | 2.076 | 100 | 74 | 31 - 115 | 16,4 | 6 - 23 |
| 1.001- 1.500 | | | | | | | | |
| <i>N. dombeyi</i> | | 3 | 375 | 27,3 | 58,7 ± 20,4 | 33 - 83 | 16,5 ± 4,6 | 13 - 23 |
| <i>N. nervosa</i> | | 8 | 1.000 | 72,7 | 53,5 ± 42,5 | 21 - 161 | 13,6 ± 3,8 | 5,5 - 16 |
| SUBTOTAL | | 11 | 1.375 | 100 | 56 | 21 - 161 | 15 | 5,5 - 23 |
| 1.501- 3.200 | | | | | | | | |
| <i>N. dombeyi</i> | | 8 | 1.000 | 44,4 | 69,4 ± 14,3 | 45 - 91 | 16,2 ± 7,6 | 5,5 - 25 |
| <i>N. nervosa</i> | | 7 | 875 | 38,9 | 55 ± 13,2 | 33 - 60 | 16,7 ± 5,3 | 9 - 25 |
| <i>N. pumilio</i> | | 3 | 375 | 16,7 | 51,7 ± 14,7 | 38 - 72 | 12,2 ± 3,3 | 8,5 - 16,5 |
| SUBTOTAL | | 18 | 2.250 | 100 | 59 | 33 - 91 | 15 | 5,5 - 25 |
| <i>N. dombeyi</i> | | 29 | | 41 | | | | |
| <i>N. nervosa</i> | | 36 | | 51 | | | | |
| <i>N. pumilio</i> | | 6 | | 8 | | | | |
| TOTAL | | 71 | | 100 | | | | |

*N° = Número de árboles

**X = Media

***SD = Desviación estándar

****nd = No determinado

2005). En el caso del estudio realizado en las riberas del lago Pihueico que consideró un gradiente altitudinal (800-1.250 m s.n.m.) de bosques dominados por *N. dombeyi*-*N. nervosa*-*L. philippiana*-*D. diacanthoides*. En sitios más productivos a menor altitud *N. nervosa* y con una mayor competencia por las especies tolerantes, tiene una mayor dependencia de la formación de claros que a mayor altitud para persistir. Así, su tolerancia intermedia a la sombra le otorga una mayor habilidad competitiva para regenerar y mantenerse en hábitats más productivos. En el caso de los bosques adultos compuestos tan sólo por especies de *Nothofagus* (coihue, raulí, lenga), la estructura de tamaño y edades de estos rodales son generalmente de tipo multi-etánea, pudiendo reflejar distintas cohortes post-disturbio, y el establecimiento de *N. nervosa*, *N. dombeyi* y *N. pumilio* en claros producidos por la caída de árboles.

El análisis de bosques adultos correspondientes a remanentes originales (*sensu* Donoso 1981) del tipo forestal roble-raulí-coihue, cercanos al lago Panguipulli a 70 m de altitud, dominados por *Aextoxicon punctatum* (olivillo) es presentado por Neumann (2002). Otras especies que están presentes aunque en baja proporción entre los árboles son *Laureliopsis philippiana* (tepa) y *Eucryphia cordifolia* (ulmo). Además existen en una parcela unos pocos individuos emergentes de *Nothofagus obliqua* en la clase de diámetro 80-89 cm, interpretándose que esta especie era mucho más abundante y que ha sido casi totalmente reemplazada sucesionalmente por

especies tol
en dos de la
abundante e
medida que
2002). La P
densidad en

Figura 11.15
en Panguipulli
Laureliopsis p
= *Gevuina ave*

La est
dos o tres col
119 años, y
Laureliopsis
origen de las
interpreta con
incendios en
del dosel prin
(figura 11.16)
dos estratos:
dosel (*sensu* 1
(figura 11.17).

Aunqu
párrafos anter
originales del
un rodal adul
cordifolia, as
(laurel) y *Per*
creadas por u
(Veblen *et al.*

especies tolerantes y semi-tolerantes (Parcela A, figura 11.15, Neumann 2002). Las estructuras de diámetro en dos de las parcelas de 1.000 m² estudiadas, muestran a olivillo presente en la clase brinzales y en forma abundante en las clases de diámetro 10-19 cm y 20-29 cm, con una disminución en el número de árboles a medida que aumenta el diámetro que alcanza la clase 110-110 cm (Parcelas A y B, figura 11.15, Neumann 2002). La Parcela C presenta una estructura diferente, ya que no hay brinzales de olivillo y hay una menor densidad en la clase 10-19 cm para esta especie (Parcela C, figura 11.15).

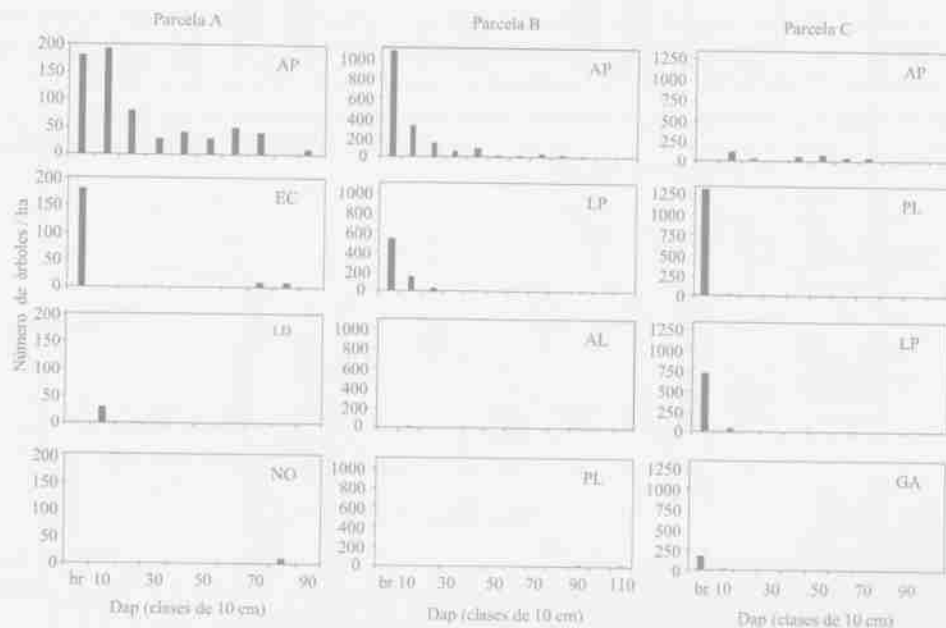


Figura 11.15. Distribución diamétrica para tres rodales de remanentes originales del tipo forestal roble-raulí-coihue en Panguipulli, ubicados a 270 m de altitud. Donde: Ap = *Aextoxicon punctatum*, Ec = *Eucryphia cordifolia*, Lp = *Laureliopsis philippiana*, Pl = *Persea lingue*, Ld = *Lomatia dentata*, Al = *Amomyrtus luma*, No = *Nothofagus obliqua*, Ga = *Gevuina avellana* (Neumann 2002).

La estructura de edades para olivillo en la parcela C estudiada por Neumann (2002) permite diferenciar dos o tres cohortes para olivillo: la más abundante con árboles de 240 y 389 años, y otra con árboles de hasta 119 años, y una menos evidente entre 150 y 239 años (figura 11.16). En esta parcela hay una cohorte de *Laureliopsis philippiana* (tepa) que es sincrónica con la cohorte joven de hasta 119 años (figura 11.16). El origen de las cohortes jóvenes sincrónicas para ambas especies y de la de más de 240 años para olivillo se interpreta como consecuencia de incendios de baja intensidad, evidenciados por la presencia de cicatrices de incendios en un 40 % de los árboles de olivillo. A estos incendios habrían sobrevivido parte de los árboles del dosel principal permitiendo el establecimiento de los pulsos jóvenes de regeneración para olivillo y tepa (figura 11.16). El perfil vertical de la parcela C es consistente con la existencia de estas dos cohortes y muestra dos estratos: uno dominante y co-dominante ocupado exclusivamente por olivillo, y uno sumergido bajo el dosel (*sensu* Donoso 1993) en que están presentes olivillo, tepa, *Gevuina avellana* (avellano) y otras especies (figura 11.17, Neumann 2002).

Aunque la composición de especies en cierto grado difiere los resultados del estudio descrito en los párrafos anteriores coinciden con los encontrados por Veblen *et al.* (1979) para un rodal adulto de remanentes originales del tipo roble-raulí-coihue creciendo en la ribera norte del lago Villarrica. En este caso se trata de un rodal adulto dominado por una cohorte coetánea de *Nothofagus obliqua* y en menor medida de *Eucryphia cordifolia*, asociados a poblaciones multietáneas de *Aextoxicon punctatum* (olivillo), *Laurelia sempervirens* (laurel) y *Persea lingue* (lingue) que se estableció en condiciones abiertas existentes hace al menos 250 años creadas por un incendio causado por la población originaria como parte de su estrategia agrícola-hortícola (Veblen *et al.* 1979).

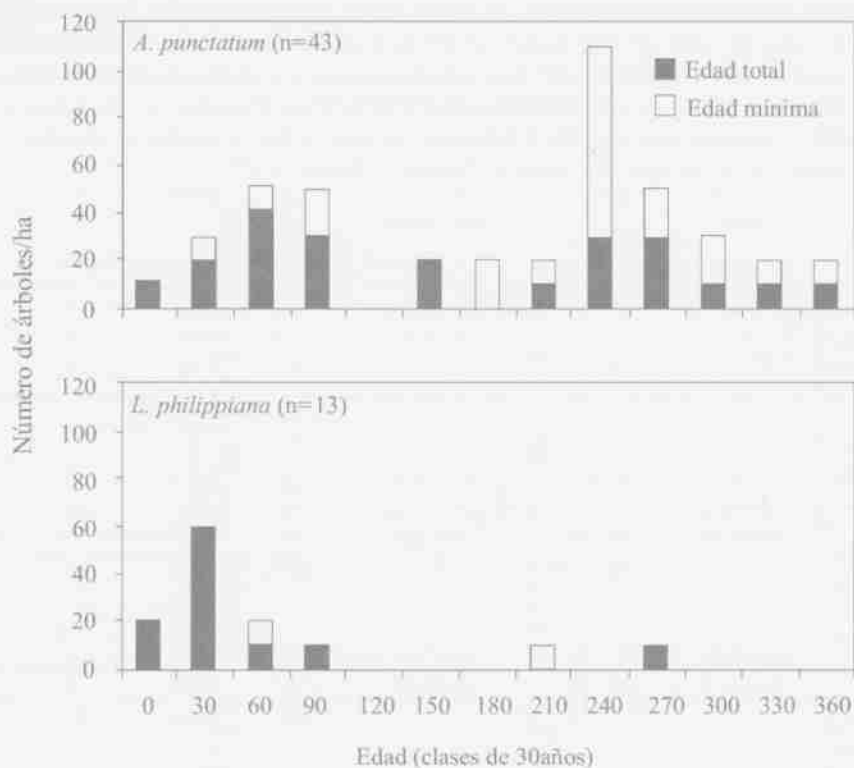


Figura 11.16. Estructura de edades para *Aextoxicon punctatum* (olivillo) y *Laureliopsis philippiana* (tepa) para la Parcela C de remanentes originales del tipo forestal roble-raulí-coihue en Panguipulli, ubicados a 270 m de altitud (Neumann 2002).

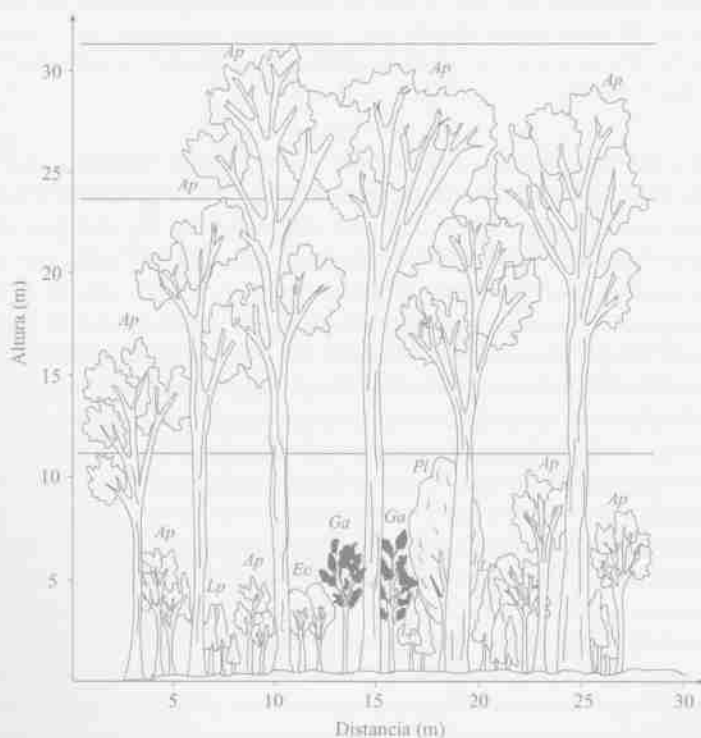


Figura 11.17. Perfil vertical ubicado a 270 m de altitud. Donde: A.p.= *Aextoxicon punctatum*, G.a.= *Gevuina avellana*, P.l.= *Persea lingue*, E.c.= *Eucryphia cordifolia*, L.p.= *Laureliopsis philippiana* (Neumann 2002).

Descri
El tipo
que determina
el conjunto de
pluviosidad y
1.000 m s.n.m.
particularmen
40° lat. sur (fig
a los bosques
dominados m
cercanías de c

Figura 11.18. M
forestales comp
Nothofagus nitida
Laureliopsis ph
conspicua, P.n.=

De ac
Chile (Proyect
de Chile - Uni
13.443.316 ha
Este tipo de bo
con los noroes
et al. 1992, ve
en Chile una c
siendo sustitui
al. 2009).

Como s
de latitud, dete
precipitación, c

Dinámica de los bosques del tipo forestal siempreverde

Descripción y antecedentes ecológicos

El tipo forestal siempreverde fue definido con ese nombre a partir de 1981 en la nueva tipología forestal que determina para Chile 12 tipos forestales que tienen carácter legal (Donoso 1981). Puede definirse como el conjunto de comunidades forestales constituidas por especies perennifolias adaptadas a condiciones de alta pluviosidad y humedad, y ubicadas geográficamente entre las latitudes 40° 30' y 47° S y por debajo de los 1.000 m s.n.m. en la cordillera de los Andes, y desde los 38° 30' hasta los 47° S en la cordillera de la Costa, particularmente en sus laderas occidentales, y en áreas planas de mal drenaje del Llano Central al sur de los 40° lat. sur (figura 11.18). Al referirse esta definición a siempreverdes predominantemente latifoliadas excluye a los bosques también siempreverdes de coníferas y al establecer el límite sur en los 47° excluye a los bosques dominados más al sur por el siempreverde *Nothofagus betuloides* y a aquellos ubicados en quebradas y cercanías de cursos de agua en la región mediterránea.

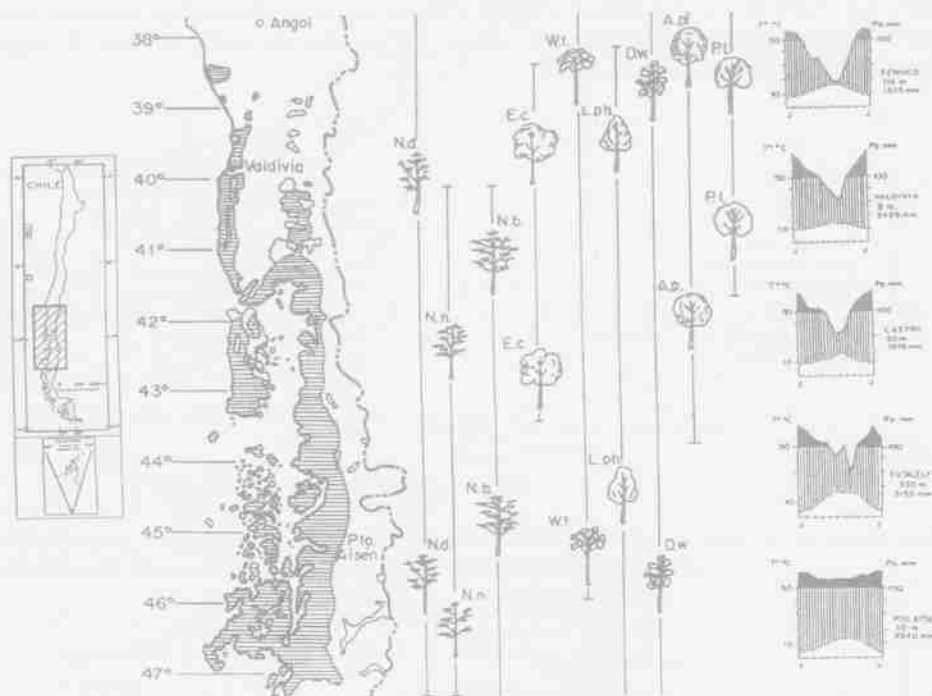


Figura 11.18. Mapa de distribución general del tipo forestal siempreverde, rango latitudinal de las principales especies forestales componentes y variación climática a través de diagramas ombrotérmicos (N.d.= *Nothofagus dombeyi*, N.n.= *Nothofagus nitida*, N.b.= *Nothofagus betuloides*, E.c.= *Eucryphia corálfolia*, W.t.= *Weinmannia trichosperma*, L.ph.= *Laurelopsis philippiana*, D.w.= *Drimys winteri*, A.p.= *Aextoxicon punctatum*, P.l.= *Persea lingue*, S.c.= *Saxegothea conspicua*, P.n.= *Podocarpus nubigena*, E.coc.= *Embothrium coccineum* y C.p.= *Caldcluvia paniculata*, (Donoso 1989).

De acuerdo con la información del Catastro y Evaluación de los Recursos Vegetacionales Nativos de Chile (Proyecto CONAF - Conama - Birt - Universidad Austral de Chile - Pontificia Universidad Católica de Chile - Universidad Católica de Temuco 1999), la superficie total de Bosque Nativo de Chile alcanza a 13.443.316 ha, de las cuales 4.350.814 ha, es decir, el 32,4 % corresponden al tipo forestal siempreverde. Este tipo de bosques se encuentra en pocos puntos de la tierra y estos bosques siempreverdes de Chile, junto con los noroeste de América del Norte son los más extensos remanentes inalterados de este tipo (Weigand *et al.* 1992, ver figura 11.19 de Bosques Templados de Chile y Argentina 1993). Lamentablemente no existe en Chile una clara conciencia del valor e importancia mundial de estos bosques los que han sido y continúan siendo sustituidos por plantaciones de *Pinus radiata*, *Eucalyptus globulus* y *E. nitens* (Donoso 1993, Lara *et al.* 2009).

Como se aprecia en la figura 11.19 la amplia distribución del tipo forestal a lo largo de más de 9 grados de latitud, determina que ocurra una fuerte variación del clima, la que es especialmente marcada en el factor precipitación, que fluctúa desde 1.300 mm con marcada disminución estival en el límite norte hasta 3.000 mm,

con ninguna disminución estival en el sur, y con precipitaciones frecuentemente cercanas o mayores de 5.000 mm en muchos puntos en las laderas de ambas cordilleras, donde se hace sentir el efecto de biombo climático (Araya 1982, Donoso 1989, Donoso 1993).

Del mismo modo se produce una importante variación en los sustratos y material de origen de los suelos a lo largo y ancho de la distribución del tipo forestal, encontrándose suelos metamórficos en la cordillera de la Costa, suelos de mal drenaje (fiadís) en el Llano Central, trumaos en las precordilleras, material volcánico reciente en la cordillera de los Andes, materia orgánica sobre roca granítica y sobre cenizas volcánicas y depósitos glaciares en las islas y sector continental más austral de la distribución (figura 11.19) (Holdgate 1961, Seki 1974, Donoso 1981, 1989, 1993).

La variación en los factores del clima y del sustrato es claramente determinante de la diversidad florística que se muestra en la figura 11.20 representada por una gran cantidad de especies forestales que responden al gradiente medioambiental latitudinal con distintos rangos de tolerancia que se reflejan en la distribución particular de cada especie. Del mismo modo ocurre una variación altitudinal de la distribución de las especies, que responden a un gradiente medioambiental que se produce en los distintos factores, como monto de precipitación, temperatura, exposición, viento, profundidad del suelo, material de origen, drenaje, pH, etc. (figura 11.19, figura 11.20, figura 11.21).



Figura 11.20. altitudinal de la

Figura 11.21. P siempreverde en 1982 y Donoso 1

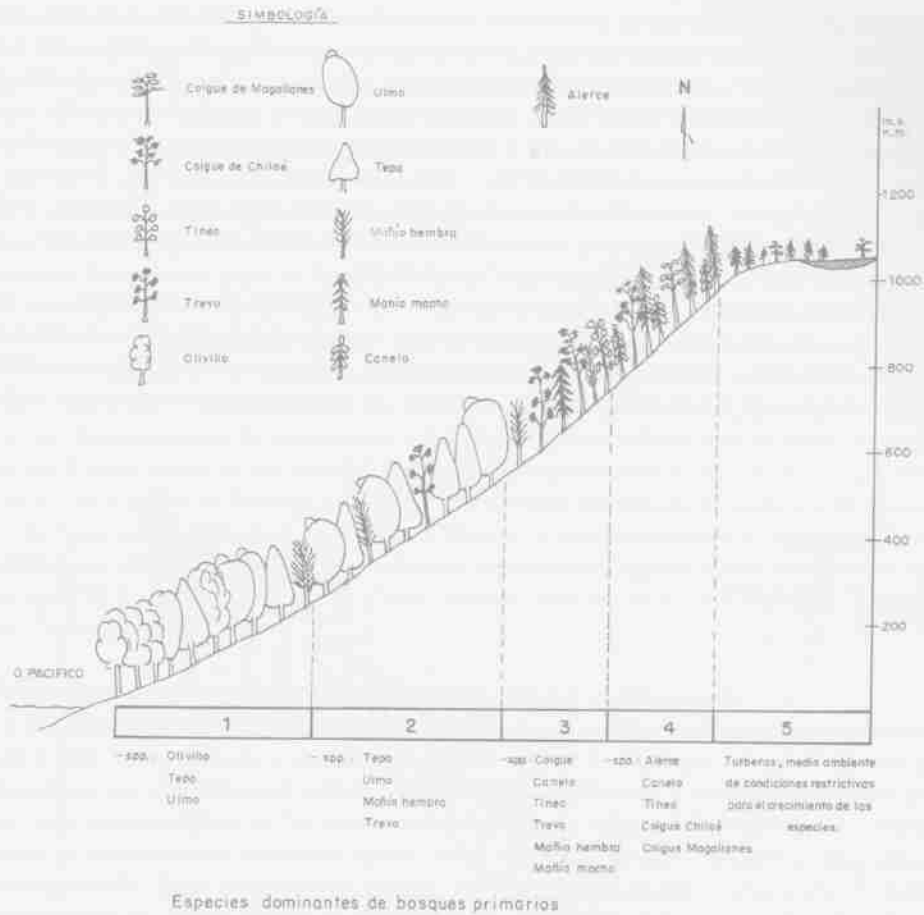


Figura 11.20. Continuum vegetacional en un perfil de la cordillera de la Costa de Valdivia mostrando la distribución altitudinal de las especies componentes del tipo forestal siempreverde (Donoso 1993).

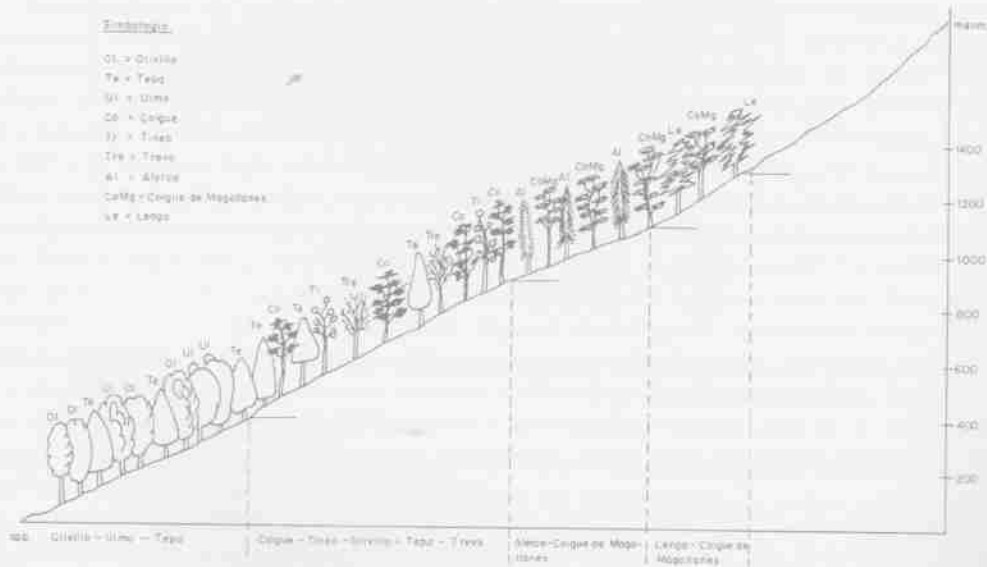


Figura 11.21. Perfil transversal mostrando la distribución altitudinal de las especies componentes del tipo forestal siempreverde en la vertiente occidental de la cordillera de los Andes de Llanquihue (modificado de Donoso 1989, Arango 1982 y Donoso 1993).

La complejidad de la composición de especies del tipo forestal siempreverde se acentúa aun más en las zonas ecotonales que se producen al contactarse el tipo forestal con los tipos forestales roble-raulí-coihue, coihue-raulí-tepa, alerce, ciprés de las Guaitecas, lenga (figura 11.19) y también coihue de Magallanes. A esta alta diversidad en la composición del estrato arbóreo se suma aquella propia de un estrato intermedio y arbustivo riquísimo, uno herbáceo más pobre y muchas especies trepadoras y epifitas (Pisano 1950), Holdgate 1961, Godley y Moor 1973, Riveros y Alberdi 1978, Urzúa *et al.* 1980, Donoso 1981, Veblen *et al.* 1981, Veblen y Schlegel 1982, Veblen *et al.* 1983, Donoso *et al.* 1984, Donoso *et al.* 1985, Martínez 1985), Veblen 1985b, Armesto y Figueroa 1987, Armesto y Fuentes 1988, Armesto y Rozzi 1989, Aravena 1991, Le Quesne y Mayer 1990, Innes 1992, Gajardo 1993, Luebert y Pliscoff 2006).

Hacia el extremo sur de la distribución del tipo forestal varias especies encuentran sus límites sur de distribución y las comunidades se simplifican. Así es como en el litoral de Aysén se encuentran bosques formados sólo por *Nothofagus nitida*, *Laureliopsis philippiana* y *Drimys winteri* (Grez *et al.* 1982, Real y Sandoval 1983). La figura 11.22 muestra la escasa cantidad de especies en una transección altitudinal en Chaitén.

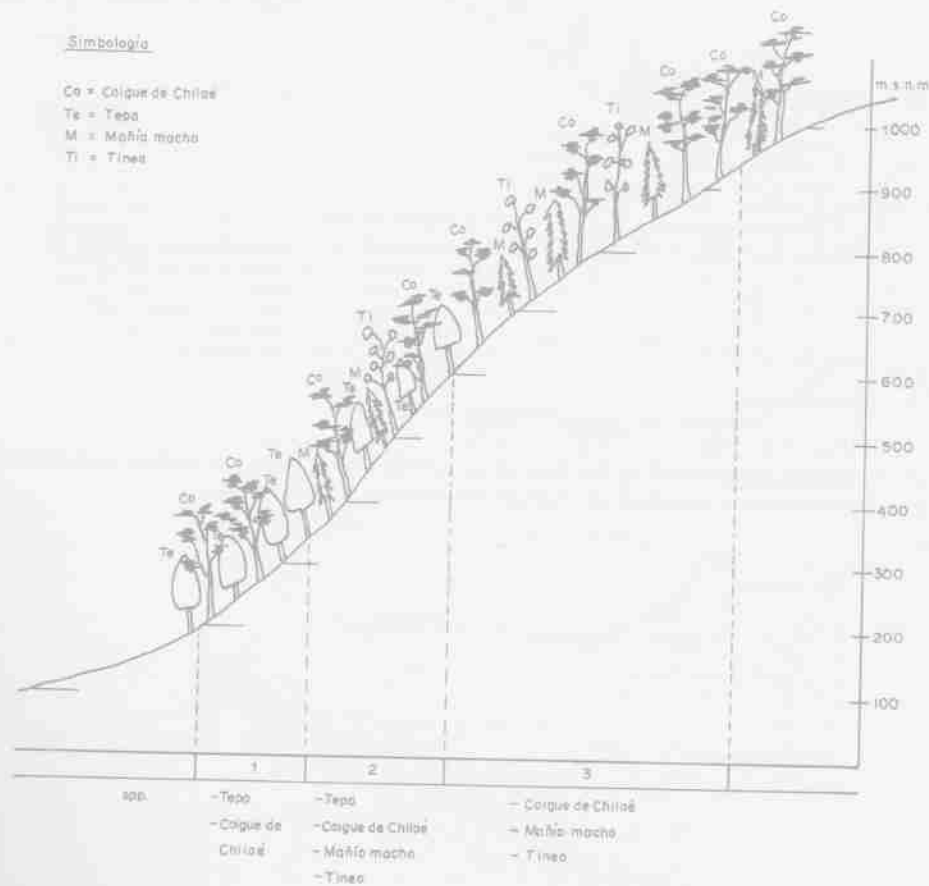


Figura 11.22. Variación de la vegetación arbórea dominante en una transección altitudinal en Chaitén, mostrando la poca cantidad de especies en la región (Gajardo 1976).

De acuerdo con la tipología forestal (Donoso 1981) el tipo forestal siempreverde se divide en 5 subtipos: a) Nadies, b) Olivillo costero, c) Siempreverde con Intolerantes Emergentes, d) Siempreverde de Tolerantes, e) Renovales de canelo. El Catastro y Evaluación de Recursos Vegetacionales Nativos reconoce 7 subtipos: a) Olivillo del Norte, b) Renovales de canelo, c) Tepú, d) Mirtáceas, e) coihue de Chiloé, f) Siempreverde, g) Coihue (CONAF *et al.* 1999). Gajardo (1993) reconoce tres subregiones dentro de la Región del Bosque Siempreverde y de las Turberas: a) Bosque Siempreverde con Coníferas, c) Bosque Siempreverde Micrófilo, c) Turberas, Matorral y Estepa Pantanosa.

Al
El subtipo
Norte del
los bosqu
supuesto,
que los de
asimilabl
sólo etap
de Intoler
Este es un
La clasifi
más bien f
Pilgeronde
siemprever
se estima q
considerar l
distintos ob
con la infor
tipos foresta
Argentina (L

Régim
La gr
y medioamb
causas alogé
Particularme
y pendientes,
forestal sier
tierra genera
bosques por f
et al. 1981, V
caídas de árbo

En la
siempreverde
individuos en
Laureliopsis p
y numerosas e
Rosas 1991). E
herbáceas, mu
colonizadoras
vulgare, *Urne*
Buddleja glob
Embothrium co
herbáceas, se s
winteri, *Lomat*
bosques contig
invadir tambie
diacanthoides y
Heusser
edades del Vent
48° 40' Lat. Sur
magellanica, co
años ellas han da

Al comparar estas tres clasificaciones se hace evidente la necesidad de realizar algunos comentarios. El subtipo Renovales de Canelo es compartido por la tipología forestal y el Catastro. El subtipo olivillo del Norte del Catastro podría ser referido a los bosques correspondientes a Fray Jorge y Talinay, pero en realidad los bosques de olivillo Costero de la Tipología corresponden a una masa importante, aunque alterada por supuesto, ubicada a lo largo de gran parte de la costa, y tienen más carácter de un subtipo del siempreverde que los del norte, que son un caso muy especial. Los subtipos Tepú y Mirtáceas del Catastro pueden ser asimilables a los ñadis de la tipología forestal. Los subtipos coihue, coihue de Chiloé son, a juicio del autor, sólo etapas distintas del proceso sucesional de estos bosques, del mismo modo como lo son los Siempreverdes de Intolerantes Emergentes y los de Tolerantes de la Tipología; así como también los Renovales de Canelo. Este es un punto que debería ser definido en una discusión técnica, como se propuso hace ya varios años atrás. La clasificación de la Vegetación de Gajardo tiene un carácter esencialmente botánico, muy diferente al sentido más bien forestal que tienen la tipología y el catastro. De hecho ubica a las coníferas *Fitzroya cupressoides* y *Pilgerondendron uviferum*, así como también a los extensos bosques de *Nothofagus betuloides*, como parte del siempreverde, desconociendo de esta manera a tipos forestales relevantes para el sector forestal. Resumiendo, se estima que debiera definirse con claridad una tipología forestal sobre la base de la actual y del Catastro y sin considerar la clasificación de Gajardo (1976) para no producir confusión, dejándose muy claro que se trata de distintos objetivos y exigiéndose que en el sector forestal se use oficialmente la tipología forestal reanalizada con la información del Catastro. Una caracterización adecuada de estos subtipos forestales se encuentra en los tipos forestales de los bosques nativos de Chile (Donoso 1981) y en el texto Bosques Templados de Chile y Argentina (Donoso 1993).

Régimen de perturbaciones y dinámica del tipo forestal siempreverde

La gran variabilidad descrita para el tipo forestal siempreverde en cuanto a su composición, estructura y medioambiente, es consistente con una variabilidad similar en los tipos de regímenes de perturbación o causas alogénicas que dan origen al inicio de los procesos sucesionales y en los mecanismos de regeneración. Particularmente en la cordillera de los Andes, donde existe gran influencia de vulcanismo y fuertes elevaciones y pendientes, se producen con frecuencia alteraciones derivadas de causas exógenas, naturales dentro del tipo forestal siempreverde. Estas alteraciones pueden ser de gran o mediana escala, como los deslizamientos de tierra generalmente de origen tectónico (Rosas 1991), erupciones volcánicas que provocan destrucción de bosques por flujos de lava e incendios, retiradas y movimientos de glaciares que dejan áreas abiertas (Rabassa *et al.* 1981, Veblen *et al.* 1989). De menor escala pueden ser tormentas de viento que producen quiebres y caídas de árboles por efectos multiplicadores en áreas de tamaño variable (Donoso 1993).

En la cordillera de los Andes al sur del lago Ranco, con vegetación correspondiente al tipo forestal siempreverde, los deslizamientos de tierra son frecuentes. El tipo forestal se caracteriza aquí por grandes individuos emergentes de *Nothofagus dombeyi* y *Eucryphia cordifolia*, con un estrato dominante de *Laureliopsis philippiana* y *Aextoxicon punctatum*, asociados con *Luma apiculata* y *Dasyphyllum diacanthoides* y numerosas especies menores arbustivas y herbáceas en los estratos inferiores (Araya 1982, Martínez 1985, Rosas 1991). En las áreas bajas más húmedas de los deslizamientos, se produce una invasión inicial de plantas herbáceas, muchas de ellas exóticas provenientes de semillas de las praderas del valle y especies típicamente colonizadoras como *Gunnera spp* y *Coriaria ruseifolia*, además de *Blechnum chilensis*, *Cerastium sp.*, *Cirsium vulgare*, *Urtica magellanica*, *Solanum spp* y *Uncinia ericacea* y arbustos como *Corynabutilon vitifolium*, *Buddleja globosa*, *Fuchsia magellanica* y *Chusquea quila* y las especies arbóreas *Aristotelia chilensis*, *Embothrium coccineum* y *Eucryphia cordifolia*. Algunos años después desaparecen varias de las especies herbáceas, se agregan *Azara lanceolata* y *Ribes sp* e invaden las arbóreas *Caldecluvia paniculata*, *Drimys winteri*, *Lomatia ferruginea*, *Nothofagus dombeyi* y *Weinmannia trichosperma*. Bajo la protección de los bosques contiguos en los bordes del deslizamiento y aprovechando la sombra de los ya establecidos, pueden invadir también especies más tolerantes como *Laureliopsis philippiana*, *Aextoxicon punctatum*, *Dasyphyllum diacanthoides* y otras (Rosas 1991).

Heusser (1964) describe en forma muy simple la sucesión producida en superficies de diferentes edades del Ventisquero San Rafael en el extremo sur de la distribución del tipo forestal siempreverde, en los 46° 40' Lat. Sur. En morrenas bien drenadas y en *outwash* las etapas iniciales son dominadas por *Gunnera magellanica*, con simbiontes fijadores de nitrógeno, *Pernettya mucronata* y varias compuestas. Después de 25 años ellas han dado paso a arbustos de *Pernettya*, *Baccharis spp.* y *Gunnera chilensis*. En ese momento inician

su establecimiento como plántulas *Nothofagus nitida*, *N. betuloides* y *N. antarctica* y aproximadamente a los 75 años se tiene un bosque establecido dominado por *Nothofagus*, en el cual seguramente se pueden introducir algunas especies más tolerantes como *Podocarpus nubigena* y *Laureliopsis philippiana*.

Los depósitos de material glacial y de morrenas laterales y recessionales, como los que ocurren por ejemplo en el Glaciar Casa Pangue en el volcán Tronador, dejan como sustrato material mineral de pH ácido, sin materia orgánica y con bajo contenido de calcio y potasio, y en ellos, si hay disponibilidad de semillas, *Nothofagus dombeyi* actúa como el principal colonizador (figura 11.23). (Rabassa *et al.* 1981, Veblen *et al.* 1989). Con frecuencia esta especie continúa dominando en el tiempo en este tipo de hábitat debido a la alteración permanente derivada de la actividad del glaciar. Ello sucede así a pesar de la ocurrencia de rodales de especies tolerantes del tipo forestal siempreverde en las proximidades no afectadas por el glaciar (Veblen *et al.* 1989). Bastante más tarde se establecen en el área *Weinmannia trichosperma* y *Eucryphia cordifolia* (figura 11.23), y eventualmente *Embothrium coccineum*, *Lomatia ferruginea*, *Pseudopanax laetevirens*, *Amomyrtus luma* y *Nothofagus pumilio*, además de varias especies arbustivas, herbáceas, enredaderas, helechos, líquenes y briófitas (Rabassa *et al.* 1981, Veblen *et al.* 1989).

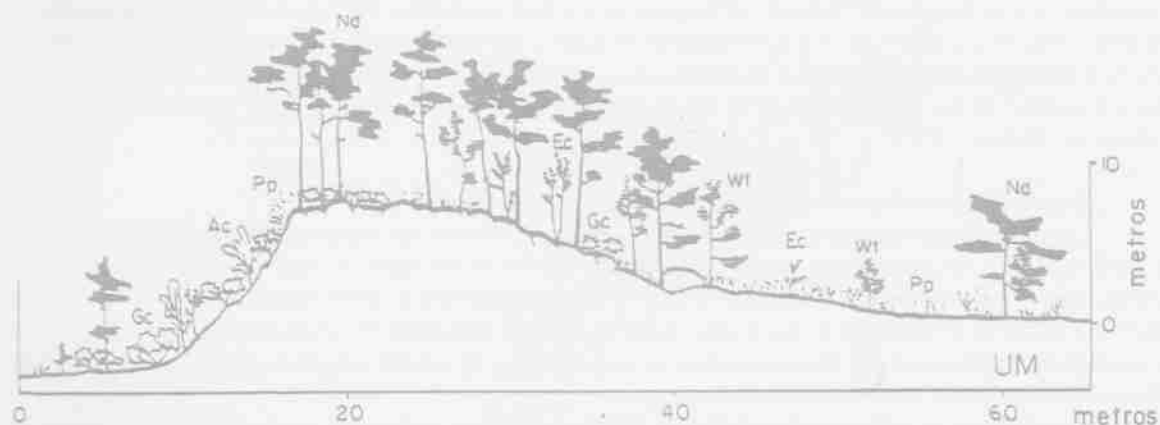


Figura 11.23. Perfil vegetacional en una morrena sucesional del Glaciar Casa Pangue en el volcán Tronador, que muestra a individuos de *Weinmannia trichosperma* y *Eucryphia cordifolia* de 17 y 27 años promedio, invadiendo la morrena con algún retardo respecto de *Nothofagus dombeyi* que tiene 44 años promedio (Veblen *et al.* 1989).

El factor alogénico que ha operado más extensivamente sobre este tipo de bosques ha sido el antropogénico. La forma más común de operar ha sido el "floreo", que se sigue aplicando hasta el día de hoy y que consiste en la extracción de los mejores individuos en proporciones variables según los intereses del propietario. Estos bosques intervenidos se dejan en las condiciones en que quedan en el momento de la explotación, y generalmente en ellos se introduce ganado que afecta a la regeneración que, con frecuencia, es abundante.

En sectores del tipo forestal en que se han efectuado cortas a tala rasa seguidas de quema con el fin de introducir ganado, y que después han sido abandonados, surge generalmente un renoual de *Drimys winteri*, al parecer sobre la base de las semillas que se encontraban en estado de latencia en el banco de semillas. Este renoual crece rápidamente transformándose en un bosque puro coetáneo en que, sin embargo, la curva de distribución de diámetros es de tipo J inversa, lo que en realidad no indica multietaneidad sino que baja mortalidad en las clases diamétricas inferiores (Navarro 1992) (figura 11.24a). La participación de *D. winteri* en los renouales jóvenes es variable. En la cordillera de la Costa de Valdivia puede alcanzar al 80 %, correspondiendo el 20 % restante a *Amomyrtus luma*, *A. meli*, *Luma apiculata*, *Embothrium coccineum* y *Ovidia pillo-pillo*. La regeneración en el piso es de escaso tamaño y está compuesta por *Laureliopsis philippiana*, *Eucryphia cordifolia* y *Amomyrtus luma*, que destacan por su vigor, y también *Aextoxicon punctatum*, *Gevuina avellana*, *Luma apiculata*, *Podocarpus nubigena*, *Saxegothaea conspicua*, *Amomyrtus meli* y otras. En muchos casos *Drimys winteri* es un colonizador posterior a *Nothofagus nitida*, como se aprecia en la figura 11.24b. Estos renouales darán origen a un bosque siempreverde con o sin intolerantes emergentes, según cuál hay sido su origen y el hábitat en que se desarrollan.



Figura 11.24. Perfil vegetacional en una morrena sucesional del Glaciar Casa Pangue en el volcán Tronador, que muestra a individuos de *Weinmannia trichosperma* y *Eucryphia cordifolia* de 17 y 27 años promedio, invadiendo la morrena con algún retardo respecto de *Nothofagus dombeyi* que tiene 44 años promedio (Veblen *et al.* 1989).

Con abundante, veces super, son atribuido suelo-plant depositado la costa se que no reti escurrimier secos en la clima, las c

En a de *Chusquea* sitios en que proviene de es más imp *Chusquea* s diferentes e de los Ande son más d y también d brotando ve

La fi consecuen

Cual que vuelva por especies en el bosque desde domin en el bosque es posible q de tolerantes

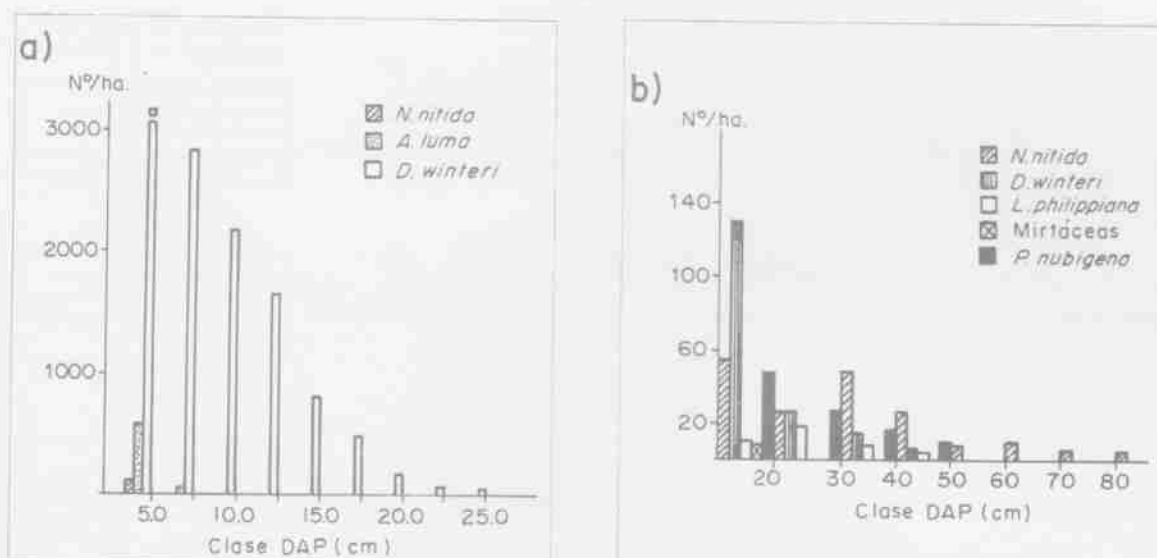


Figura 11.24. Estructura diamétrica de a) un renoval de *Drimys winteri* de 20 a 30 años de edad en la Cordillera de la Costa de Valdivia, y b) un renoval más viejo en que participan otras especies (a.- Navarro 1992; b.- Donoso 1989).

Como se demuestra en ensayos experimentales (Donoso 1989), la regeneración es muchos más abundante y más vigorosa en la cordillera de los Andes que en la de la Costa, alcanzando alturas dos a cuatro veces superiores en las mismas especies, al cabo de 3 años de vida. Las diferencias entre ambas cordilleras son atribuibles principalmente a las características del sustrato, que cambia radicalmente la interacción clima-suelo-planta, haciéndola más favorable en la cordillera de los Andes. En ésta el sustrato consiste en trumao depositado sobre material volcánico, material permeable que retiene muy bien la humedad, mientras que en la costa se trata de un suelo desarrollado in situ sobre material metamórfico residual, de tipo mica esquisto, que no retiene bien la humedad, facilitando el anegamiento en áreas planas y un rápido drenaje externo, o escurrimiento subsuperficial en las áreas con pendiente. Si a esto se unen periodos de verano relativamente secos en la cordillera de la Costa y la desecación del suelo derivada de sus características combinadas con el clima, las condiciones son muy negativas para el establecimiento y crecimiento de la regeneración.

En ambas cordilleras es frecuente que surja después de cortas o alteraciones, una abundante regeneración de *Chusquea spp* que tiene variados efectos sobre la regeneración de los árboles. Esto se produce en los sitios en que la especie estaba presente en el sotobosque antes de la alteración, de modo que la regeneración proviene de los rizomas que quedaron en el suelo. Si no había *Chusquea*, la regeneración de las otras especies es más importante. De todas maneras la regeneración de las especies arbóreas se introduce entre los tallos de *Chusquea* salvo que la densidad de ésta sea muy alta, ya al cabo de 5 o 6 años se observan los individuos de diferentes especies surgiendo entre la masa de *Chusquea* y por encima de ella, particularmente en la cordillera de los Andes. En la cordillera de la Costa, donde las condiciones para la germinación y el establecimiento son más difíciles, muchas especies se establecen gradualmente, aprovechando la protección de *Chusquea*, y también de helechos de *Lophosoria quadripinnata* que se desarrollan masivamente en algunos sectores, y brotando vegetativamente desde los tocones cuando los hay.

La figura 11.25 resume los cursos alternativos que puede seguir la sucesión forestal en un área, como consecuencia de su alteración masiva por un factor alogénico natural o antropogénico.

Cualquiera sea el proceso sucesional que ocurra, éste conducirá a un bosque más o menos estable, salvo que vuelva o continúe ocurriendo un fenómeno alogénico. Estos bosques estarán generalmente constituidos por especies emergentes de gran tamaño y densidad relativa baja, cuya presencia puede mantenerse o disminuir en el bosque según su capacidad para establecerse y competir, y por especies que ocupan los diferentes estratos desde dominante a brinzales, que normalmente son tolerantes a la sombra y tienen capacidad para mantenerse en el bosque auto-reemplazándose en forma más o menos continua o con ciertas discontinuidades. También es posible que las emergentes intolerantes no logren mantenerse en el lugar y entonces se llegará a un bosque de tolerantes que se autorreemplaza.



Figura 11.25. Cursos alternativos que seguirá la sucesión forestal durante las etapas iniciales o intermedias según la causa de alteración que da origen al proceso sucesional (Donoso 1989).

En la cordillera de la Costa de Valdivia son comunes los bosques siempreverdes con intolerantes emergentes (figura 11.26), en que las intolerantes emergentes son *Nothofagus nitida*, *Weinmannia trichosperma* y *Eucryphia cordifolia* (Veblen *et al.* 1981, Tupper 1983, Donoso 1993). En la figura 11.26 se aprecia que *Weinmannia trichosperma* tiene características de oportunista extrema y que es más bien rara. Sólo se encuentran pocos individuos en las clases de tamaño superior reflejando que pueden haberse establecido en algún claro o por alguna alteración pasada, pero que en el presente no son capaces de mantenerse en el bosque. La autoecología de esta especie es bastante intrigante, lo que hace difícil su interpretación ecológica (Provost 1996, Lusk 1999, Donoso y Escobar 2006). Sus semillas diminutas, su copa clara y la presencia generalmente de individuos de grandes tamaños en los bosques, con nula regeneración, parecen indicar una especie pionera u oportunista. Sin embargo, es difícil encontrar áreas con abundante regeneración y parece necesitar de cierta protección en sus estados iniciales. Por otra parte se encuentran rodales maduros puros, aparentemente coetáneos, dentro del tipo forestal alerce en la cordillera de la Costa y también en la parte austral de su distribución, de tal modo que es posible que sus fallas de regeneración en los bosques siempreverdes septentrionales se deba a que en ellos se encuentra en los límites de su amplitud ecológica (Donoso 1993).

Eucryphia cordifolia, otra especie dominante y emergente en estos bosques, no regenera continuamente, pero tiene cierto grado de éxito cuando se encuentra en lo que parece ser su óptimo ecológico, lo que se observa en la figura 11.26a, a la altitud de 260 m en la cordillera de la Costa de Valdivia. Es una especie de tolerancia intermedia (Silva 1985) y por ello puede establecerse en forma esporádica, como lo refleja la falta de individuos en algunas clases intermedias (figura 11.26 a y b). La distribución espacial de su regeneración es agrupada, lo que queda reflejado porque se produce bajo claros del dosel. Generalmente las plantas de regeneración se originan por reproducción desde las raíces cuando éstas reciben más temperatura en los claros. Las demás especies de estos bosques, *Laureliopsis philippiana*, *Saxegothaea conspicua*, *Podocarpus nubigena*, *Amomyrtus luma*, *Dasyphyllum diaconthoides* y *Aextoxicon punctatum*, poseen claramente estrategias de especies de equilibrio que están regenerando más o menos continuamente (Donoso 1993). *Nothofagus nitida*, es la especie intolerante emergente más abundante en las áreas más húmedas de la cordillera de la Costa, como en Colún (figura 11.26 d y e).

No es especialmente diferente la dinámica de los bosques siempreverdes de la isla de Chiloé, del mismo tipo y composición que los de la cordillera de la Costa de Valdivia, sin embargo existen fuertes variaciones derivadas principalmente de mayor o menor humedad (Donoso *et al.* 1984, 1985, Veblen 1985b, Armesto y Figueroa 1987, Armesto y Fuentes 1988). Especialmente en la isla de Chiloé, la estructura, composición y dinámica de los bosques están fuertemente influenciadas por las condiciones de humedad del suelo y el drenaje. En condiciones de humedad moderada en el suelo y con drenaje normal, es común observar una dominancia en los estratos superiores y un alto valor de importancia en términos de área basal, especialmente

Figura 11.26. ... de Valdivia: a) ... d) 450 m de alt...

de *Eucryphia* Donoso 1993 regeneración como especies *Nothofagus* y *Tepualia* spp. adaptadas al e poca profunda la velocidad d

En tod alta humedad distribución a por *Tepualia* s *Myrcogenia* p la falta de sost del suelo en fo frecuentemente

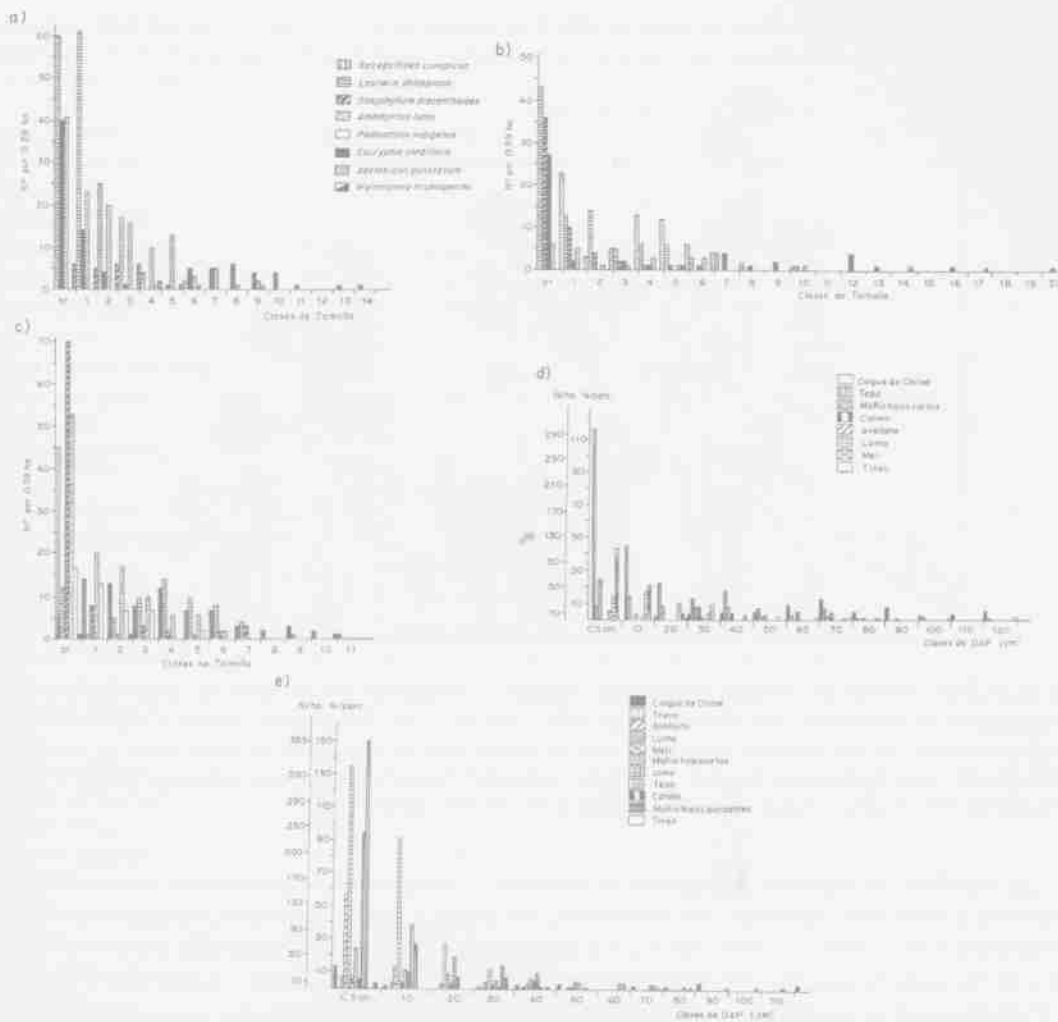


Figura 11.26. Diagramas de distribución de diámetros de rodales del tipo forestal siempreverde de la cordillera de la Costa de Valdivia: a) 260 m de altitud sector Hueicolla; b) 560 m de altitud sector Hueicolla; c) 660 m de altitud sector Hueicolla; d) 450 m de altitud sector Colún; e) 700 m de altitud sector Colún (Veblen *et al.* 1981, Tupper 1983).

de *Eucryphia cordifolia* y, en menor grado, de *Weinmannia trichosperma* (Donoso *et al.* 1984, Veblen 1985b, Donoso 1993). En sectores muy húmedos, en cambio, estas especies son escasas o no están presentes y su regeneración es casi nula, adquiriendo mayor importancia *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma*, que aparecen como especies adaptadas a la alta humedad y mal drenaje (Donoso *et al.* 1984), y en muchas ocasiones también *Nothofagus nitida*. Se pueden indicar también como indicadores de mayor humedad *Myrceugenia planipes* y *Tepualia stipularis*, y de menor humedad y mejor drenaje, *Amomyrtus meli*. La dominancia de las especies adaptadas al exceso de humedad se relaciona con pH muy bajo, inferior a 4, y con síntomas de gleyzación a poca profundidad del suelo, que resulta de acumulación de compuestos de Fe y Mn, lo que a su vez restringe la velocidad de infiltración del agua (Donoso *et al.* 1984, Villagrán 1985, Donoso *et al.* 1985, Donoso 1993).

En todo caso, todas las especies del tipo forestal siempreverde tienen algún grado de adaptación a la alta humedad del suelo, que es una característica común de la región donde se desarrolla, especialmente en su distribución austral. En las áreas muy húmedas, anegadas, son comunes los "tepuales", comunidades dominadas por *Tepualia stipularis*. En situaciones menos extremas tienen un comportamiento similar *Amomyrtus luma*, *Myrceugenia planipes* y más raramente otras especies. La estrategia de estas especies consiste en que, frente a la falta de sostén derivada de un suelo muy húmedo o anegado, sus tallos crecen inclinados o paralelos al nivel del suelo en forma similar a los "krummholz". Sobre estos tallos reptantes crecen verticalmente ramas que, frecuentemente desprenden raíces adventicias, constituyendo así una nueva planta (figura 11.27).

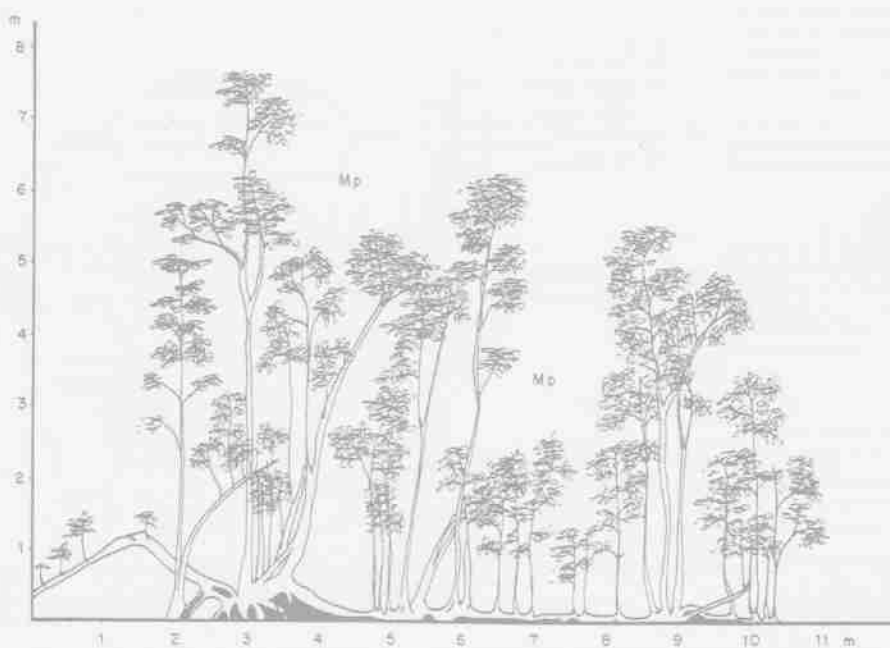


Figura 11.27. Perfil vertical que muestra la estrategia reptante de adaptación a la humedad de *Myrceugenia planipes* y más comúnmente de *Amomyrtus luma* (Donoso *et al.* 1985, Donoso 1993). Estos tallos y ramas se cubren de epifitas y helechos acumulando materia orgánica y constituyendo un sustrato que los transforma en buena cama de semillas. Aquí se establecen diferentes especies, incluyendo algunas de los dosceles superiores del bosque, estrategia similar a la descrita para bosques de *Metrosideros umbellata* en Nueva Zelanda (Veblen y Stewart 1980).

La presencia de especies emergentes intolerantes o relativamente intolerantes, como *Weinmannia trichosperma* y *Eucryphia cordifolia*, frecuentemente con escasa o nula regeneración o con poco éxito de ésta para establecerse en los estratos intermedios y superiores, refleja que muchos bosques de este tipo en la Isla de Chiloé y en la región en general, se han desarrollado después de alteraciones más o menos extensivas (cuadro 11.2). Probablemente se produjeron grandes claros derivados de caídas de árboles que se originaron por fuertes vientos que desarraigan árboles en sustratos muy húmedos y blandos (Donoso *et al.* 1984, Veblen 1985). Si no se presentan estas alteraciones alogénicas, las especies más tolerantes a la sombra tendrán oportunidad de establecerse en el rodal desplazando a las intolerantes emergentes. Un rol importante tienen en este proceso *Laureliopsis philippiana* y *Amomyrtus luma* junto a otras especies menores que, en conjunto, ocupan todos los estratos del bosque. En algunos casos es posible que el bosque llegue a quedar constituido exclusivamente por estas especies, constituyendo un siempreverde de tolerantes como aquellos descritos por Armesto y Figueroa (1987) y Armesto y Fuentes (1988) en la cordillera de Piuché en la Isla Grande de Chiloé. *Drimys winteri* es también una especie importante en algunos de estos rodales, cuando hay bastante humedad en el sitio, aunque no necesariamente mal drenaje. Dependiendo de estas condiciones, su regeneración y establecimiento pueden ser buenos o malos (Donoso *et al.* 1984, Donoso *et al.* 1985, Veblen 1985b, Armesto y Fuentes 1988).

Cuando las alteraciones catastróficas son poco frecuentes, la dinámica del bosque está determinada por la formación de claros y la posterior repoblación de éstos (White y Pickett 1985, Veblen *et al.* 1996). Los claros se producen por la muerte o caída de uno o unos pocos árboles que, de acuerdo con White y Pickett (1985), cubren superficies de 0,1 a 0,25 ha. También pueden producirse por quebradura del fuste de grandes árboles.

En el tipo forestal siempreverde de la cordillera de los Andes pueden ocurrir tanto alteraciones catastróficas asociadas a sismos y a erupciones volcánicas, como alteraciones de magnitud variable derivadas de caída de árboles individuales o en pequeños grupos, o más severas causadas por fuertes vientos que pueden derribar una parte importante de los árboles del rodal (Martínez de Arano 1996). El tamaño de los claros en estos bosques fluctúa entre 18 y 1.000 m², pero rara vez los claros superan los 600 m². El 30 % es igual o inferior a 50 m², el 28 % es entre 51 y 150 m², un 31 % es de 151 a 600 m² y el 10 % es mayor a 600 m²

Cuadro 11.2. Distr. preverde de la isla d

Altitud y especies

Parcela 1

- Eucryphia cordifolia*
- Laureliopsis philippiana*
- Amomyrtus luma*
- Myrceugenia planipes*
- Drimys winteri*
- Myrceugenia ovata* var.
- Caldecluvia paniculata*
- Luma apiculata*
- Myrceugenia parvifolia*

Parcela 2

- Eucryphia cordifolia*
- Laureliopsis philippiana*
- Amomyrtus luma*
- Myrceugenia planipes*
- Drimys winteri*
- Weinmannia trichosperma*
- Gevuina avellana*
- Myrceugenia parvifolia*

Parcela 3

- Eucryphia cordifolia*
- Laureliopsis philippiana*
- Amomyrtus luma*
- Myrceugenia planipes*
- Drimys winteri*
- Weinmannia trichosperma*
- Myrceugenia ovata* var.
- Caldecluvia paniculata*
- Luma apiculata*
- Gevuina avellana*
- Rhaphytamnus spinosus*

Fuente: Donoso *et al.* 1985

B= Brinzal; S= Suprimo

(Martínez de Arano 1996) edad moderada, entre El 75 % de los claros localizar a varios individuos en la formación del 30 % de los claros. En los casos (10 %) aparecen de coihues de 80 cm de diámetro (33 %) es la quebradura de un árbol desprendida puede ser de claros con árboles de la mitad de los casos y *Dasyphyllum diacarpum* ya que se presentan pueden encontrar individuos *paniculata*, golpeadas,

Cuadro 11.2. Distribución de clases de copa en parcelas de 0,3888 hectáreas en un bosque virgen del tipo forestal siempreverde de la isla de Chiloé, que permite interpretar la capacidad de regenerar y establecerse de las diferentes especies.

| Altitud y especies | Clases de copa (Nº arb/parcela) | | | | | |
|--|---------------------------------|-----|----|----|----|----|
| | B | S | I | C | D | E |
| Parcela 1 | | | | | | |
| <i>Eucryphia cordifolia</i> | 4 | 1 | - | - | 2 | 11 |
| <i>Laureliopsis philippiana</i> | 212 | 142 | 67 | 36 | 25 | - |
| <i>Amomyrtus luma</i> | 478 | 142 | 18 | - | - | - |
| <i>Myrceugenia planipes</i> | 238 | 200 | 12 | - | - | - |
| <i>Drimys winteri</i> | 1 | 1 | 5 | 5 | - | - |
| <i>Myrceugenia ovata</i> var. <i>ovata</i> | 21 | 13 | 1 | - | - | - |
| <i>Caldecluvia paniculata</i> | - | - | 1 | - | - | - |
| <i>Luma apiculata</i> | 1 | - | - | - | - | - |
| <i>Myrceugenia parvifolia</i> | 2 | 2 | - | - | - | - |
| Parcela 2 | | | | | | |
| <i>Eucryphia cordifolia</i> | 33 | 1 | - | 2 | 7 | 16 |
| <i>Laureliopsis philippiana</i> | 67 | 66 | 32 | 34 | 24 | 2 |
| <i>Amomyrtus luma</i> | 272 | 183 | 29 | - | - | - |
| <i>Myrceugenia planipes</i> | 37 | 25 | - | - | - | - |
| <i>Drimys winteri</i> | 20 | - | - | 2 | - | - |
| <i>Weinmannia trichosperma</i> | - | - | - | 1 | 1 | - |
| <i>Gesúina avellana</i> | 1 | - | - | - | - | - |
| <i>Myrceugenia parvifolia</i> | 35 | 9 | - | - | - | - |
| Parcela 3 | | | | | | |
| <i>Eucryphia cordifolia</i> | 8 | - | - | - | 2 | 9 |
| <i>Laureliopsis philippiana</i> | 63 | 61 | 15 | 29 | 22 | 4 |
| <i>Amomyrtus luma</i> | 286 | 128 | 62 | 4 | - | - |
| <i>Myrceugenia planipes</i> | 72 | 73 | 7 | - | - | - |
| <i>Drimys winteri</i> | 3 | - | - | - | - | - |
| <i>Weinmannia trichosperma</i> | - | 1 | 1 | - | 1 | 1 |
| <i>Myrceugenia ovata</i> var. <i>ovata</i> | 2 | 1 | - | - | - | - |
| <i>Caldecluvia paniculata</i> | 2 | 1 | - | - | - | - |
| <i>Luma apiculata</i> | - | - | - | - | 1 | - |
| <i>Gesúina avellana</i> | 32 | 5 | 1 | - | 1 | - |
| <i>Rhaphtamys spinosus</i> | 1 | - | - | - | - | - |

Fuente: Donoso et al. 1984.

B= Brinzal; S= Suprimido; I= Intermedio; C= Códominante; D= Dominante; E= Emergente.

(Martínez de Arano 1996). El 20 % de los claros son recientes, formados en los últimos 5 años, 23 % son de edad moderada, entre 10 y 25 años, el 36 % son mayores de 25 años, y el resto son de edad indeterminada. El 75 % de los claros pequeños está formado por la caída de un solo individuo y en el 25 % restante se pudo localizar a varios individuos como formadores de un solo claro. *Nothofagus dombeyi* participa por lo menos en la formación del 55 % de los claros, apareciendo casi siempre como único formador, pero en algunos casos (10 %) aparece junto con *Weinmannia trichosperma*. En el 60 % de los casos la causa es la caída de coihues de 80 cm a 1 m de DAP, con una media de 110 cm. La segunda causa de formación de claros (33 %) es la quebradura de grandes árboles entre 120 y 140 cm de DAP. En raras ocasiones una gran rama desprendida puede ser formadora de un claro de tamaño mediano. *W. trichosperma* es el segundo formador de claros con árboles entre 70 cm y un metro de DAP y con un 22 a 32 % de los casos, pero sólo en menos de la mitad de los casos aparece como único causante. En el resto de los casos forma claros junto con coihue y *Dacrydium diacanthoides*. Esta última especie es la tercera en importancia como formador de claros ya que se presentan muchos troncos grandes de ella en el piso del bosque. Frecuentemente en los claros se pueden encontrar individuos de *Laureliopsis philippiana*, *Amomyrtus luma* y, en menor medida *Caldecluvia paniculata*, golpeadas, cortadas o inclinadas por los grandes formadores de claros (Martínez de Arano 1996).

La mayor parte de las caídas de árboles se producen hacia el oeste. Los causantes de este hecho parecen ser la predominancia de vientos del NO y, en especial el viento "puelche" que llega desde el este, de Argentina. Es probable que los árboles presenten menor resistencia a este viento esporádico que a los permanentes vientos del NO (Martínez de Arano 1996).

Los principales árboles sucesores en estos claros son *Laureliopsis philippiana* con el 55 % de frecuencia, y luego *Cladcluvia paniculata* con el 23 %, y *Dasyphyllum diacanthoides* y *Lomatia ferruginea* con el 18 %. Participan, con porcentajes de frecuencia bastante más bajos *Amomyrtus luma*, *Weinmannia trichosperma*, *Nothofagus dombeyi*, *Luma apiculata*, *Drimys winteri*, *Aextoxicon punctatum*, *Myrceugenia planipes* y *Rhapithamnus spinosus*. *Laureliopsis philippiana* domina los claros medianos y grandes, mientras *Lomatia ferruginea* y *Cladcluvia paniculata* aparecen preferentemente en los claros moderados o pequeños. Además, los claros antiguos están dominados por *Laureliopsis philippiana*, en tanto que los claros más recientes lo están por *Lomatia ferruginea* y *Cladcluvia paniculata*. Estas dos últimas especies, de rápido crecimiento y de vidas relativamente cortas se encuentran escasamente en los claros más viejos, mientras que *Laureliopsis philippiana*, especie longeva y de lento crecimiento parece ir cerrando lentamente los claros antiguos aun abiertos (Martínez de Arano 1996).

El tipo forestal siempreverde de la cordillera de la Costa y de Chiloé, se desarrolla en laderas con pendientes menores que a los de la cordillera de los Andes y están menos expuestos directamente a los efectos del volcanismo,

de tal modo que la dinámica regenerativa se da generalmente a través de la dinámica de claros. Las especies intolerantes de estos bosques como *Eucryphia cordifolia*, *Weinmannia trichosperma*, como puede observarse en la cuadro 11.2, tienen dificultades para regenerar. Lo mismo se aprecia para *Nothofagus dombeyi* y *Embothrium coccineum* en otros trabajos realizados en la isla (Bustamante y Armesto 1995). *Eucryphia cordifolia* produce abundante regeneración por reproducción vegetativa o por plántulas que se desarrollan sobre troncos caídos en el bosque. Estas plántulas y brinzales tienen alta mortalidad y sólo algunos de ellos son capaces de alcanzar los estratos superiores y llegar a la madurez. Ello ocurre cuando tienen suficiente luminosidad, lo que se produce cuando, en condiciones de buen drenaje, la caída de grandes árboles origina claros en el bosque de 300 a 400 m² por lo menos. En esos claros pueden establecerse y llegar a adultos uno, y a veces un grupo de tres o más grandes individuos de *Eucryphia cordifolia* (Donoso et al. 1984, 1985, Veblen 1985b, Donoso 1993).

En esas condiciones de buen drenaje los claros suelen ser ocupados por *Chusquea quila* o *Chusquea macrostachya*. Ello ocurre cuando previamente había *Chusquea* en el sitio; si no la había su desarrollo por semillas es muy lento y las especies arbóreas se establecen más rápidamente. Si la había, se transforma en un competidor por luz para ellas. Sin embargo, *Eucryphia cordifolia* y *Laureliopsis philippiana* se establecen con gran vigor en los bordes de la mancha de *Chusquea*, aprovechando su protección de exceso de luz, y también en el interior de la mancha cuando la densidad de ésta no es muy alta. En condiciones de muy alta densidad de *Chusquea* sólo son capaces de establecerse *Myrceugenia planipes*, *Amomyrtus luma* y las Podocarpáceas cuando están presentes. En condiciones de mal drenaje, *Chusquea* y *Eucryphia cordifolia* tienen menos éxito en la ocupación de los claros y suele establecerse *Drimys winteri* en mayor proporción, junto a Mirtáceas. Sin embargo, *Eucryphia cordifolia* también es capaz de establecerse en áreas con exceso de humedad. Ello lo hace germinando sobre troncos caídos o sobre árboles reptantes como lo señalado en la figura 11.28, y eventualmente desarrollando "raíces zancos" que

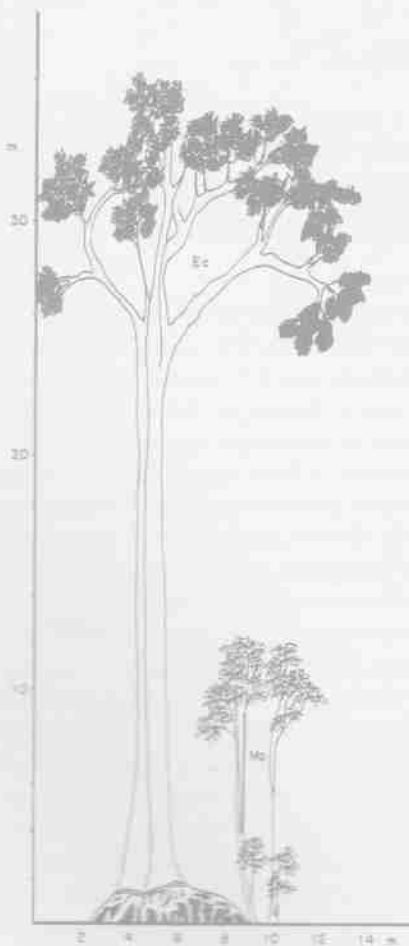


Figura 11.28. Ulmos (*Eucryphia cordifolia*) con raíces zancos que le permitieron establecerse en un área muy húmeda, y que luego se cubrieron con hojarasca y materia orgánica (Donoso et al. 1985, Donoso 1993).

alcanzan el su
formando una
pequeños prom
Estudiar
de *Eucryphia* co
fuste o por des

Cuadro 11.3. Par

Formadores
de claros

Eucryphia cordifolia
Amomyrtus luma
Todas las especie

Fuente: Veblen (1985)
Nº= Número de
formador de claro

Sobre la
cada claro, que
Veblen (1985),
densidades relat
apreciar, según
mientras que *E*
bajas frecuencia
Amomyrtus luma
mantendrán o au
bosques, tiende a

Cuadro 11.4. Com

Especies

Laureliopsis philippiana
Amomyrtus luma
Myrceugenia planipes
Gevuina avellana
Cladcluvia paniculata
Eucryphia cordifolia
Weinmannia trichosperma
Luma apiculata
*Drimys winteri**

Fuente: Veblen (1985)
*Los valores de *Dri*

alcanzan el suelo y permiten el crecimiento posterior del árbol. Sobre estas raíces se acumula materia orgánica formando una masa basal cónica que las cubre, dando la imagen de que los grandes árboles crecieron sobre pequeños promontorios en el piso del bosque (figura 11.28) (Donoso *et al.* 1985, Donoso 1993).

Estudiando los claros producidos en estos bosques en Chiloé es posible verificar que grandes árboles de *Eucryphia cordifolia* son los principales productores de claros, generalmente originados por quebradura del Este o por desarraigamiento por efecto del viento (cuadro 11.3, Veblen 1985b).

Cuadro 11.3. Parámetros de formación de claros en un rodal siempreverde de Chiloé.

| Formadores de claros | Tipo de claro (%) | | | | | | |
|-----------------------------|-------------------|-------|------|------|---------|---------|-------|
| | Nº | Des. | Qf | Qr | Dap | Tam. | % At |
| <i>Eucryphia cordifolia</i> | 1 | 27,2 | 54,5 | 18,1 | 105-180 | 132-528 | 94,8 |
| <i>Conocarpus luma</i> | 1 | 100,0 | - | - | 60 | 130 | 5,2 |
| Todas las especies | 12 | 33,3 | 50,0 | 16,7 | 60-180 | 130-528 | 100,0 |

Fuente: Veblen (1985)

Nº= Números de claros formados; Des.= Desarraigamiento; Qf= Quiebre fuste; Qr= Quiebre rama; Dap = Dap(cm) del formador de claros (Rango); Tam.= Tamaño (m²) del claro expandido (Rango); % At.= Porcentaje del área total del claro.

Sobre la base de información de los árboles ≥ 2 m de altura en los claros y de los sucesores potenciales en cada claro, que corresponden al árbol más alto en cada uno de los cuatro cuadrantes en que se divide un claro, Veblen (1985), basándose en la metodología diseñada por Runkle (1981) predice las posibles frecuencias y densidades relativas de las diferentes especies en el dosel superior de los bosques (cuadro 11.4). Se puede apreciar, según esta metodología, que *Weinmannia trichosperma* y *Luma apiculata* tenderán a desaparecer, mientras que *Eucryphia cordifolia*, *Caldcluvia paniculata* y *Gevuina avellana* podrían mantenerse con bajas frecuencias y densidades aprovechando sus estrategias de ocupación de claros. *Laurelia philippiana*, *Conocarpus luma* y *Myrceugenia planipes* son las especies que mediante un autorreemplazo permanente, mantendrán o aumentarán sus actuales frecuencias y densidades. *Drimys winteri*, como se comprueba en otros bosques, tiende a mantener sus valores.

Cuadro 11.4. Composiciones actuales y futuras posibles del dosel superior de bosques de Chiloé.

| Especies | VaF | Frecuencias relativas (%) | | | | M4 | Densidad relativa (%) | | |
|--------------------------------|------|---------------------------|------|------|------|------|-----------------------|------|--|
| | | Valores futuros según | | | | | Valores futuros según | | |
| | | M1 | M2 | M3 | | VaD | M1 | M2 | |
| <i>Laurelia philippiana</i> | 38,8 | 27,3 | 40,4 | 28,7 | 50,7 | 50,8 | 29,7 | 32,5 | |
| <i>Conocarpus luma</i> | 13,6 | 27,3 | 31,9 | 28,7 | 30,3 | 11,9 | 42,2 | 32,5 | |
| <i>Myrceugenia planipes</i> | 6,1 | 20,5 | 21,3 | 24,2 | 15,0 | 5,6 | 20,0 | 29,5 | |
| <i>Gevuina avellana</i> | 1,4 | 9,1 | 4,3 | 6,1 | 3,0 | 1,2 | 5,7 | 3,9 | |
| <i>Caldcluvia paniculata</i> | 1,4 | 2,3 | 0,0 | 3,0 | 0,0 | 0,8 | 0,5 | 0,3 | |
| <i>Eucryphia cordifolia</i> | 26,5 | 6,8 | 2,1 | 4,6 | 1,5 | 21,4 | 1,4 | 1,0 | |
| <i>Weinmannia trichosperma</i> | 4,1 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | |
| <i>Luma apiculata</i> | 7,5 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | |
| <i>Drimys winteri</i> * | 18,8 | 20,5 | 12,8 | 21,3 | 18,6 | 18,3 | 22,5 | 17,9 | |

Fuente: Veblen (1985).

VaF= Valor actual de Frecuencia relativa; M (Nº)= Método (Nº); Va D= Valor actual de densidad relativa.

*Valores de *Drimys winteri* corresponden a la información de otro rodal ("El Feo").

Bustamante y Armesto (1995), destacan en los bosques de Chiloé a la especie *Myrceugenia ovata* como la tercera especie más importante en algunos de estos bosques, que sin embargo no es una formadora de claros, lo que sugiere gran resistencia de los árboles a caer por golpes de viento o por desarraigamiento, o la muerte de los árboles sin que caigan al suelo.

Amomyrtus luma y *Laureliopsis philippiana* son las principales productoras de claros de 28 a 972 m² en bosques adultos sin intolerantes emergentes en condiciones de media altitud en Chiloé. *Drimys winteri*, que es escaso en estos bosques, y *Embothrium coccineum*, que se encuentra disperso, aparecen como formadores del 22% de los claros. Son especies que actúan como pioneras y forman renovales en estos bosques siempreverdes (Armesto y Fuentes 1988). Algunos árboles de *Embothrium coccineum* pueden llegar a grandes tamaños en forma dispersa en el bosque y suelen caer dejando un 8% de los claros. En claros menores pueden establecerse grandes individuos de *Drimys winteri* que son susceptibles a caer en estos bosques. La regeneración de *Laureliopsis philippiana* y *Amomyrtus luma* puede ocurrir tanto bajo dosel como en claros en los bosques de Chiloé (Armesto y Fuentes 1988).

En bosques siempreverdes de las pequeñas islas del este de la Isla Grande de Chiloé, Armesto y Figueroa (1989) encontraron que las especies dominantes en los estratos superiores eran las mismas que abundaban como plántulas y brinzales bajo el dosel. Concluyen que estas especies se mantendrán como dominantes en ausencia de alteraciones de gran escala. Estas especies dominantes en diferentes rodales son *Aextoxicon punctatum*, *Drimys winteri*, *Laureliopsis philippiana* y *Amomyrtus luma*. Ellas están regenerándose continuamente, pero en diferentes puntos en el rodal, mostrando un modelo de regeneración en mosaico, que parece corresponder a la dinámica de claros derivados de caída de grandes árboles. Estas especies son del tipo tolerantes a semitolerantes a la sombra, en cambio la intolerante *Nothofagus dombeyi* no presenta regeneración bajo los grandes árboles dominantes de sí misma y otras especies. La regeneración de esta especie depende de alteraciones masivas que dejan áreas abiertas donde es capaz de desplegar su capacidad de pionera. En Chiloé estas áreas abiertas corresponden generalmente a claros de tamaño adecuado dejados por caídas de grandes árboles o de grupos de árboles.

Otra especie frecuente entre las emergentes en el bosque siempreverde es *Nothofagus nitida*, que es común en los sectores húmedos de la cordillera de la Costa a partir del río Valdivia, en la cordillera de los Andes al sur de los lagos Ranco-Puyehue, en la isla de Chiloé y en las islas del sur hasta el sur de la península de Taitao. Bosques con esta especie como dominante han sido descritos en la cordillera de la Costa de Valdivia por Tupper (1983), ubicados entre 450 y 700 m s.n.m. (figura 11.26 d y e). Sobre esa altitud continúa ocurriendo la especie, pero asociada a *Fitzroya cupressoides*, perteneciendo por lo tanto al tipo forestal alerce. La estructura de estos rodales se aprecia en la cuadro 11.5, correspondiente a un rodal ubicado a 450 m. Las especies que caracterizan a estos rodales en cuanto al número de árboles y área basal son *Nothofagus nitida*, *Laureliopsis philippiana*, *Weinmannia trichosperma*, *Drimys winteri*, *Saxegothaea conspicua* y las mirtáceas. La distribución diamétrica de *Nothofagus nitida* es una curva normal aplanada, con escaso o ningún número de brinzales. Ellos aparecen, sin embargo, en otros rodales, especialmente ocupando claros sobre troncos (Tupper 1983). Este autor sugiere que *Nothofagus nitida* estaría siendo reemplazado por las especies más tolerantes a la sombra y que sólo podría mantenerse mediante la formación de claros importantes. La distribución de clases de tamaño de *Nothofagus nitida* en esos rodales, si se compara con lo que ocurre normalmente con *Nothofagus dombeyi* refleja una mejor adaptación de la especie para crecer bajo sombra, probablemente cuando la humedad del suelo es alta (cuadro 11.5).

En la región de Palena, entre los 42 y 44° y entre los 200 y 500 m s.n.m. aproximadamente, se encuentran comunidades forestales del tipo siempreverde en que *Nothofagus nitida* es una especie preponderante, asociada a los estratos dominantes, alternativamente, con *Laureliopsis philippiana* en los sectores más bajos o con *Podocarpus nubigena* y *Weinmannia trichosperma*, en los más altos. Estas comunidades son propias de sectores húmedos, a veces con drenaje impedido, lo que determina una vegetación de sotobosque dominada por especies propias de esas condiciones (Gajardo 1976, Peralta 1976, 1978) (figura 11.22). La participación porcentual en número de árboles y área basal de *Nothofagus nitida* es similar a la que presenta en la cordillera de la Costa de Valdivia, pero muy variable. Los volúmenes del bosque fluctúan entre 230 y 900 m³ por hectárea, en los que domina *Nothofagus nitida*, *Laureliopsis philippiana*, *Weinmannia trichosperma*, *Podocarpus nubigena*, y se hace presente, en forma ocasionalmente importante, *Embothrium coccineum* (Puente 1976). Según Gajardo (1976), *Nothofagus nitida* se encontraría en este bosque como un remanente de una invasión original, lo que implicaría una eventual desaparición del área si no operan factores como producción de claros

Cuadro 11.5.
de la Costa de

| Clases de DAP (cm) | La phil |
|---------------------------|---------|
| < 5 | |
| 5-14,9 | |
| 15-24,9 | |
| 25-34,9 | |
| 35-44,9 | |
| 45-54,9 | |
| 55-64,9 | |
| 65-74,9 | |
| 75-84,9 | |
| 85-94,9 | |
| 95-104,9 | |
| 105-114,9 | |
| 115-124,9 | |
| Total | |
| Valor Porcentual | 4 |
| Área basal m ² | 31,0 |
| Valor Porcentual | 20 |

Fuente: Tupper (1983)

que favorezcan a esta región se aparecen con frecuencia probablemente en

En la península el 28,4% (195 árboles/m²/ha) y el 34,3% componen estos rodales. *Drimys winteri*, en un mosaico de situaciones se encuentran rodales de DAP que alcanzan *Embothrium coccineum*. En particular de los grandes claros y en este bosque número de tamaño sugiere

Nothofagus nubigena y *Laureliopsis* conocidas como especies que indican que esta especie bien adaptada (We

Cuadro 11.5. Tabla de rodal del bosque siempreverde con *Nothofagus nitida* como dominante emergente en la cordillera de la Costa de Valdivia.

| | <i>Laurelia philippiana</i> | <i>Saxagothea conspicua</i> | <i>Drimys winteri</i> | <i>Amomyrtus luma</i> | <i>Amomyrtus meli</i> | <i>Weinmannia trichosperma</i> | <i>Nothofagus nitida</i> | Otras | Total |
|--|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|--------------------------------|--------------------------|-------|---------|
| | 297 | 21 | 62 | 33 | 110 | - | - | 23 | 546 |
| | 113 | 36 | - | 44 | 54 | - | - | 10 | 257 |
| | 56 | 21 | 8 | 26 | 10 | 3 | 5 | 8 | 137 |
| | 33 | 18 | 21 | 23 | - | - | 8 | 18 | 221 |
| | 44 | 21 | 10 | 8 | - | - | 10 | 3 | 96 |
| | 18 | 5 | 8 | 5 | - | - | 13 | - | 49 |
| | 8 | - | 13 | - | - | 3 | 23 | - | 47 |
| | 18 | 10 | 8 | 3 | - | 5 | 33 | - | 77 |
| | 3 | - | 3 | 3 | - | - | 13 | - | 22 |
| | - | - | 3 | - | - | - | 21 | - | 24 |
| | 5 | - | - | - | - | 3 | 8 | - | 16 |
| | - | - | - | - | - | - | 10 | - | 10 |
| | 3 | - | - | - | - | 5 | 15 | - | 23 |
| | 598 | 132 | 136 | 145 | 174 | 19 | 159 | 62 | 1425 |
| | 42,1 | 11,3 | 9,5 | 10,2 | 12,2 | 1,3 | 11,2 | 4,3 | 100 |
| | 31,061 | 9,605 | 13,779 | 6,901 | 0,745 | 11,034 | 77,284 | 1,938 | 152,347 |
| | 20,4 | 6,3 | 9,0 | 4,5 | 0,5 | 7,2 | 50,7 | 1,0 | 100 |

Fuente: Tupper (1983).

que favorezcan su mantención en el área. De hecho, corroborando la idea de Gajardo, en algunos bosques de siempreverde se aprecia, al mirarlos desde la altura, que los individuos emergentes de *Nothofagus nitida* presentan un incremento copas muertas o semiseccas, lo que parece indicar una muerte generalizada de individuos que probablemente colonizaron el área en una situación diferente.

En la península de Taitao es la especie dominante junto a *Podocarpus nubigena* y ocupan respectivamente el 22,4 % (195 árboles/ha) y el 34,3 % (208 árboles/ha) del número de árboles por hectárea, y el 39,2 % (36,9 m²/ha) y el 34,3 % (32,3 m²/ha) del área basal por hectárea (Innes 1992). Las otras especies arbóreas que componen estos bosques son, en orden de importancia: *Laureliopsis philippiana*, *Weinmannia trichosperma*, *Drimys winteri*, *Caldehuvia paniculada* y *Embothrium coccineum*. Estos bosques constituyen en realidad un mosaico de situaciones en que generalmente dominan *Nothofagus nitida* y *Podocarpus nubigena*, pero donde predominan rodales casi puros de *Podocarpus nubigena*, únicos al parecer, por los tamaños de más de 1 m de altura que alcanzan los árboles (Innes 1992), como también de *Laureliopsis philippiana*. En estos bosques *Embothrium coccineum* y *Weinmannia trichosperma* aparecen como las especies intolerantes a la sombra. Los individuos de *Embothrium coccineum* se encuentran raramente individuos remanentes de una invasión en etapas tempranas y los individuos jóvenes no tienen éxito (figura 11.29). *Weinmannia trichosperma* presenta en estos bosques numerosos árboles pequeños y pocos individuos de tamaño mayor; la distribución de frecuencias sugiere que esta especie experimenta una fuerte mortalidad (figura 11.29) (Innes 1992).

Nothofagus nitida regenera y se establece exitosamente en este bosque, lo mismo que *Podocarpus nubigena* y *Laureliopsis philippiana* (figura 11.29). *Podocarpus nubigena* y *Laureliopsis philippiana* son especies tolerantes a muy tolerantes. La distribución de tamaños de *Nothofagus nitida* parece indicar que esta especie también lo es, al menos en las condiciones de suelos húmedos a las cuales está muy acostumbrada (Weinberger 1973, Innes 1992, Donoso y Escobar 2006). Estas características de *Nothofagus*

nitida también se encuentran en la cordillera de la Costa de Valdivia (Tupper 1983) y parecen verse confirmadas por el establecimiento de plantas de la especie en los ensayos silviculturales de la cordillera de los Andes, donde está surgiendo en condiciones de semisombra con posterioridad al establecimiento de otras especies (Donoso 1989b). La presencia de regeneración abundante a nivel de brinzales y latizales de esta especie en áreas pequeñas incendiadas en la cordillera de la Costa, junto a *Drimys winteri* y *Eucryphia cordifolia*, parece indicar que tiene también capacidad para establecerse con bastante luminosidad.

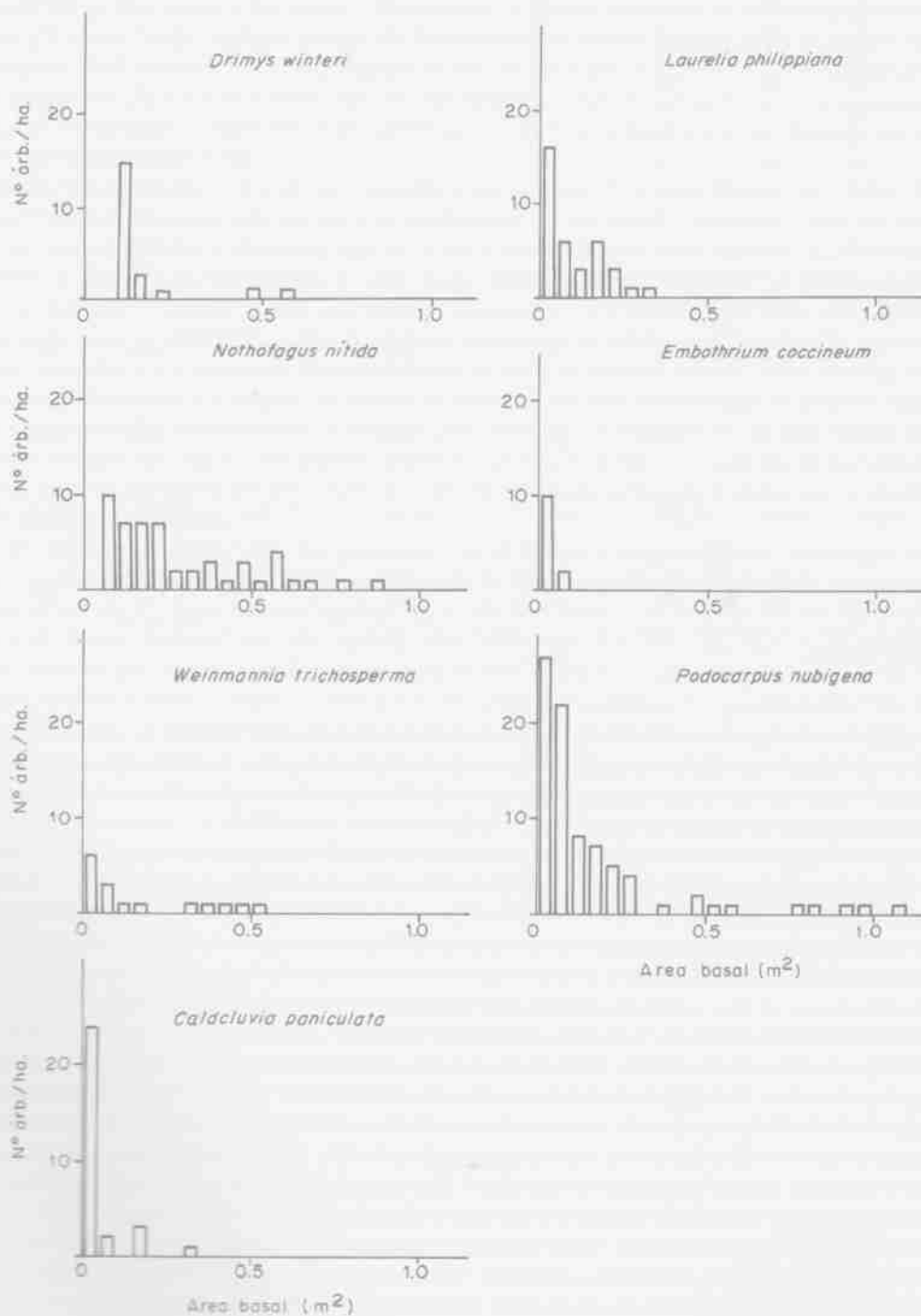


Figura 11.29. Diagramas de distribución de frecuencias de las áreas basales (tamaños), de las distintas especies del bosque siempreverde de la Península de Taitao (Innes 1992).

Dinámica de los bosques de Ciprés de la Cordillera (*Austrocedrus chilensis*)

Aspectos generales de los bosques de *Austrocedrus chilensis*

Los bosques de *Austrocedrus chilensis* (ciprés, ciprés de la cordillera) se desarrollan principalmente en Argentina, ocupando 141.000 ha (Bran *et al.* 2002), mientras que en Chile ocupan 45.000 ha (CONAF *et al.* 1999). Se distribuyen principalmente entre los 34° 45' y los 38° S en Chile, existiendo unas pocas poblaciones que llegan hasta los 32° 39', y entre los 39° 30' S y 43° 35' en la vertiente oriental de la cordillera de los Andes en Argentina. En Chile también se desarrolla en el área de Palena y Futaleufú cercana a la frontera con Argentina (43°- 44° S, Donoso *et al.* 2006). En el área septentrional de su distribución en Chile, *A. chilensis* crece entre los 900 y 1.800 m s.n.m., alcanzando 2.000 m s.n.m. en su límite norte. Al sur de los 35° se ubica a menores altitudes, entre los 400 y 700 m s.n.m. (Donoso *et al.* 2006). En el sector Argentino, *Austrocedrus* crece entre los 300 y 1.000 metros de altitud, especialmente en exposiciones norte y oeste (Tortorelli 1956). El clima donde crecen estos bosques en Chile es de tipo mediterráneo con ausencia de precipitaciones estivales y cuyo monto anual varía entre 500 mm o menos en el límite septentrional y más de 2.000 mm en su límite sur. En la vertiente oriental de la cordillera de los Andes en Argentina, el clima está caracterizado por un drástico gradiente de disminución de las precipitaciones, desde más de 2.500 mm anuales a menos de 400 mm en el ecotono con la estepa (Donoso *et al.* 2006). Los suelos sobre los que crece en los Andes chilenos son generalmente poco desarrollados, sobre rocas graníticas o andesíticas en las áreas septentrionales. Al sur de los 35° 30', los suelos se desarrollan sobre conglomerados volcánicos y sobre granitos y frecuentemente sobre depósitos de cenizas volcánicas para formar trumaos. Los suelos son variados, creciendo en suelos muy delgados sobre sustratos rocosos (y a veces creciendo directamente en las grietas de afloramientos rocosos), hasta suelos de trumao, de diferente profundidad, siendo los más profundos los ubicados cerca de los lagos (Donoso *et al.* 2006). En Chile, la composición de estos bosques varía con la latitud, y en el norte de su distribución se asocia con especies esclerófilas, especialmente con *Quillaja saponaria* (quillay), *Lithraea caustica* (litre), *Kageneckia oblonga* (bollén) y *Cryptocarya alba* (peumo). También se asocia con *Nothofagus obliqua* (roble), especie con la que en algunas ocasiones forma bosques mixtos, y también con *Nothofagus glauca* (hualo) y en condiciones más húmedas con *N. dombeyi* (Donoso *et al.* 2006). La composición de estos bosques en Argentina, varía fuertemente a lo largo del gradiente de precipitación en el sentido oeste-este. A lo largo de este gradiente, en el extremo occidental se asocia con *Nothofagus dombeyi* (bosques mixtos), pasando a bosques puros de ciprés, luego forma un matorral mixto arborescente con *Nothofagus antarctica* (ñirre), *Lomatia hirsuta* (radal), *Schinus patagonicus* (laura), *Maytenus boaria* (maitén), *Aristolelia chilensis* (maqui) y *Diosstea juncea* (retamo), hasta llegar a bosques abiertos en el ecotono con la estepa (Donoso *et al.* 2006).

Dinámica de los bosques dominados por *Austrocedrus chilensis*

La dinámica de estos bosques en Chile a partir de estudios efectuados por (Donoso 1981b y Ramos 1983) indican que la regeneración de *Austrocedrus* es frecuente o abundante en las poblaciones chilenas septentrionales, ya sea asociada con especies esclerófilas o con *Nothofagus obliqua*. Esta regeneración también ocurre en bosques en que *Austrocedrus* se asocia con *N. dombeyi* (Le Quesne 1988, Donoso 1993), y en los que se asocia con *N. glauca* en bosques relativamente abiertos y claros, donde ciprés muestra cierto grado de tolerancia (Donoso *et al.* 2006).

La abundancia de plántulas y brinzales y la distribución de diámetros de tipo J inversa para *A. chilensis* en diferentes rodales estudiados en Chile, sugiere un establecimiento relativamente continuo (Donoso 1981b, 1982, Ramos 1983, Le Quesne 1988, Donoso 1993) y a lo largo de la distribución de la especie en Chile, se ha observado que tiende al autoreemplazo. También se menciona el establecimiento de *Austrocedrus* en claros pequeños o de tamaño intermedio (Donoso *et al.* 2006). En Chile, no se han realizado estudios de dinámica de bosques de ciprés en relación a los disturbios.

En cuanto a la dinámica de los bosques de *Austrocedrus* en Argentina, el principal disturbio que afecta a estos bosques es el fuego, habiéndose originado la mayoría de los mismos a partir de incendios de origen natural y antrópico (Veblen y Lorenz 1987, Kitzberger y Veblen 1999, Veblen *et al.* 1999). Otros disturbios comunes a estos bosques son las sequías, la herbivoría por el ganado introducido, el 'mal del ciprés', movimientos sísmicos, el viento, y el aprovechamiento para madera y combustible (Havrylenko *et al.* 1989, Veblen *et al.* 1992, 1995, 2004, Kitzberger *et al.* 1997, 1995, 2005, Relva y Veblen 1998, Bran *et al.* 2002).

Estructuralmente, los bosques de *A. chilensis* de Argentina han sido clasificados en tres tipos: abiertos o marginales, puros y mixtos (Dezzotti y Sancholuz 1991, Bran *et al.* 2002). Los bosques abiertos están caracterizados por individuos aislados o en bosquetes de distinto tamaño, semidensos a abiertos sobre una matriz de estepa o en sitios secos rocosos y elevados (600-900 mm). El establecimiento en estos bosques es esporádico, dando lugar a estructuras multi-etáneas y coetáneas de amplio rango (Veblen y Lorenz 1988, Kitzberger 1994). El establecimiento, en estas condiciones, está principalmente determinado por la variabilidad climática y los cambios en los regímenes de disturbios (figura 11.30, Villalba y Veblen 1997); en la figura 11.31 puede observarse como el establecimiento durante el siglo XX estuvo condicionado durante periodos con déficit de humedad y altamente favorecido durante periodos frescos y húmedos como fue el comprendido entre los años 1963 y 1979. Asimismo, las condiciones del micrositio y climáticas al comienzo de la estación de crecimiento, y el efecto de facilitación que brindan la presencia de plantas y arbustos son de gran importancia para el establecimiento exitoso de individuos (Loguercio *et al.* 1998, Gobbi y Schlichter 1998, Kitzberger *et al.* 2000). Estructuras etarias que incluyen varias cohortes pueden ser también el resultado de establecimiento en pulsos después de la ocurrencia de fuegos de baja intensidad que solo eliminan un número reducido de árboles o la mortalidad episódica como consecuencia de la variabilidad climática (Kitzberger 1989, Veblen *et al.* 1992, Villalba y Veblen 1998).

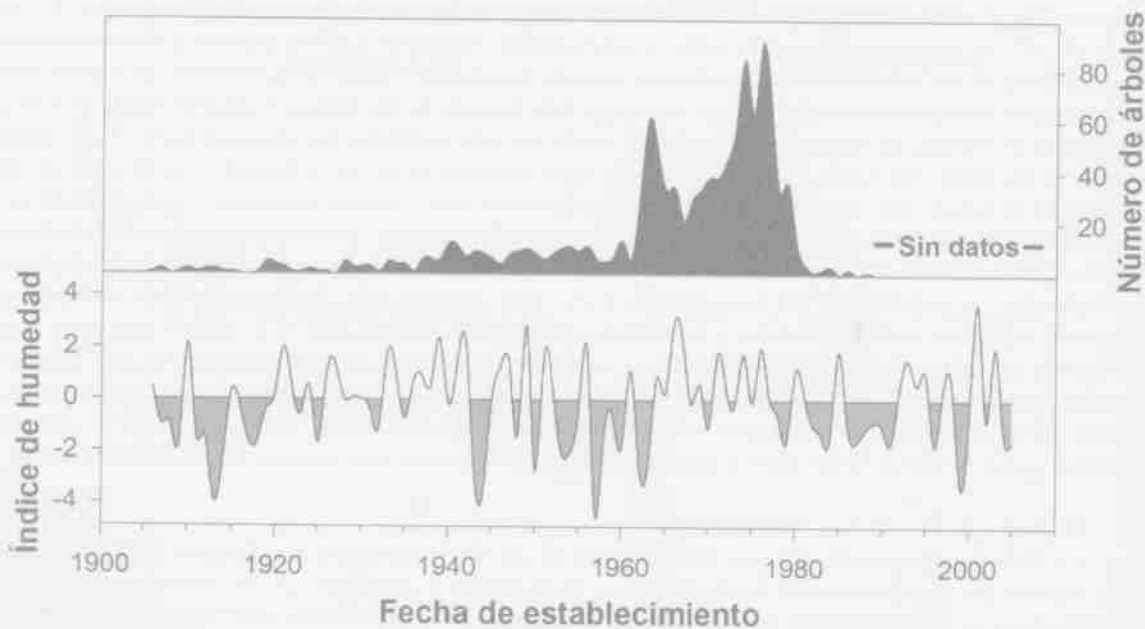


Figura 11.30. Fechas de establecimiento de 26 rodales de *Austrocedrus chilensis* para el periodo 1907-1989 en el norte de Patagonia e índice de humedad para el periodo 1905-2005 calculado en base a los desvíos de datos regionales de precipitaciones y temperaturas medias de primavera y verano. Las áreas grises indican periodos con déficit de humedad (adaptado de Villalba y Veblen 1997).

Los bosques puros son principalmente densos y monoespecíficos que crecen en sitios mésicos (900-1.600 mm). La densidad, estructura y productividad de estos bosques varía considerablemente dependiendo de la pendiente y la exposición de los sitios. Estos bosques se originan después de fuegos devastadores como rodales coetáneos que se establecen en ventanas temporales cortas de 40-60 años formando estructuras de edades unimodales (figura 11.31, Veblen y Lorenz 1987, Kitzberger 1994, Amoroso y Larson 2010b). El modo de regeneración de la especie en estas condiciones es del tipo "catastrófico" (*Sensu* Veblen *et al.* 1995). Una vez que el dosel se cierra, el establecimiento de *A. chilensis* cesa debido a las bajas condiciones lumínicas en el sotobosque, dando comienzo a la etapa de exclusión de individuos (Veblen y Lorenz 1987, Veblen *et al.* 1992). Esto puede visualizarse en la figura 11.31 como el cese en el establecimiento luego de alcanzado el máximo establecimiento. En ausencia de disturbios, los rodales continúan desarrollándose hasta alcanzar la reiniciación bajo dosel, donde debido a la generación gradual de aperturas en el dosel, nuevos individuos

comienzan a
condiciones
más árboles
de regenera
ocurrencia d
la sombra co
Dezzotti 19
la regenera
et al. 2009)
a la recurren

Número de individuos (árboles·ha⁻¹)

Figura 11.31. Fe
dosel (gris) para

A su vez,
anal. 1998. La M
dosel superior co
por una reduccio
de rigor de la o
es el crecimiento
menor y diferen
sido, son impre

comienzan a establecerse esporádicamente (Veblen *et al.* 1995, 2004). Debido a que *A. chilensis* requiere de condiciones lumínicas asociadas con claros pequeños autogénicos producidos por la muerte o caída de uno o más árboles para establecerse exitosamente (Gobbi y Schlichter 1998, Amoroso y Larson 2010ab), el modo de regeneración en esta etapa ha sido descrito como de "claros de pequeña escala" (Veblen *et al.* 1995). La ocurrencia de claros medianos y grandes estaría favoreciendo el establecimiento de especies más intolerantes a la sombra como *N. dombeyi*, mientras que los claros más pequeños favorecerían a *chilensis* (Veblen *et al.* 1995, Dezzotti 1996, Gobbi y Schlichter 1998, Suarez y Kitzberger 2008, Amoroso y Larson 2010ab). Sin embargo, la regeneración de *A. chilensis* en esta etapa puede verse inhibida por herbivoría (Relva y Veblen 1998, Relva *et al.* 2009). Rodales en este estado de desarrollo (reiniciación bajo dosel) son escasos principalmente debido a la recurrencia de los fuegos y la acción antrópica.

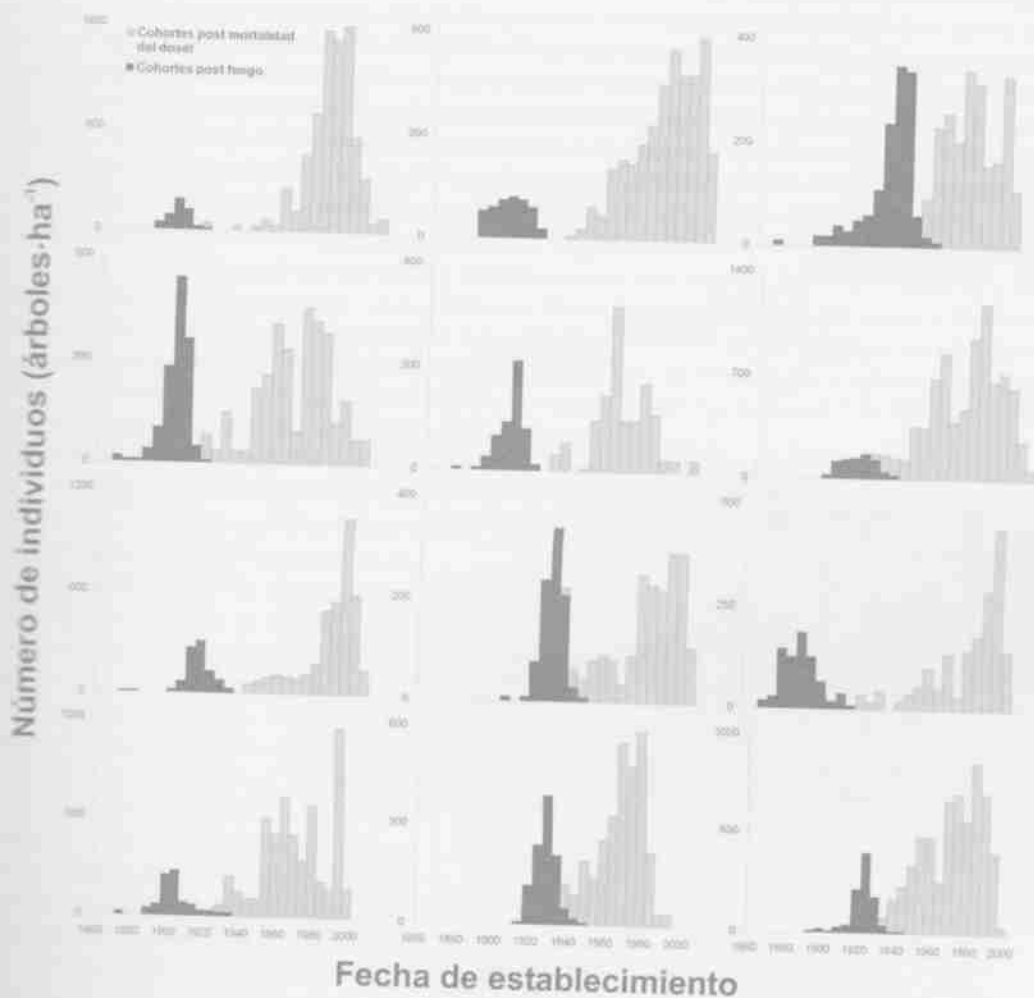


Figura 11.31. Fechas de establecimiento para cohortes post fuegos devastadores (negro) y cohortes post mortalidad del dosel (gris) para 12 rodales de *Austrocedrus chilensis* para el área de El Bolsón (adaptado de Amoroso y Larson 2010).

A su vez, rodales establecidos en sitios relativamente más húmedos y con problemas de drenaje (Baccalá *et al.* 1999, La Manna y Rajchenberg 2004ab, 2008a), pueden experimentar la pérdida de vigor y mortalidad del dosel superior conocida localmente como 'mal del ciprés'. La muerte de los árboles es precedida generalmente por una reducción en el crecimiento radial (Calí 1996, Mundo *et al.* 2010, Amoroso *et al.* 2012a) y por la pérdida de vigor de la copa (Havrylenko *et al.* 1989, Rajchenberg y Cwielong 1993). Esta reducción o decaimiento puede llegar a durar hasta 80 años, presentando estos árboles patrones de crecimiento radial muy diferente a aquellos sin síntomas de decaimiento (figura 11.32). Los patrones de mortalidad, por otro lado, son impredecibles en el tiempo, resultando en tasas de mortalidad altamente variables (Relva *et al.* 2009,

Amoroso y Larson 2010ab). Es muy posible, por otro lado, que parte de la mortalidad atribuida al 'mal del ciprés' sea el resultado de la muerte de árboles a edades tempranas como consecuencia de procesos de competencia y autoraleo (Amoroso 2009, Amoroso y Larson 2010b). La muerte de los árboles resulta en importantes cambios en la estructura de los bosques, observándose árboles en pie y caídos por la acción del viento que imprimen importantes cambios en el ambiente lumínico del sotobosque, su composición, y la dinámica de las especies herbáceas, arbustivas y arbóreas que lo conforman (Loguercio *et al.* 1998, La Manna *et al.* 2008b, Relva *et al.* 2009, Amoroso y Larson 2010ab). En ausencia de disturbios como el pastoreo y la corta de madera se produce establecimiento de nuevos individuos en el sotobosque en el tiempo que resulta en rodales multietáneos o de cohortes múltiples como se observó en 12 rodales estudiados en el área de El Bolsón (figura 11.31), allí la mortalidad de árboles del dosel superior permitió la liberación de recursos generando oportunidades para el establecimiento de nuevas cohortes en el tiempo (Amoroso y Larson 2010b). El establecimiento, sin embargo, puede variar en número y composición dependiendo de las condiciones de cada rodal y los patrones de mortalidad (Amoroso y Larson 2010ab, Amoroso *et al.* 2012b). No obstante, el establecimiento en bosques con 'mal del ciprés' es muchas veces errático y tanto la regeneración como las condiciones bajo las cuales los individuos regeneran pueden variar significativamente de rodal en rodal (Loguercio *et al.* 1998, La Manna *et al.* 2008b, Relva *et al.* 2009, Amoroso y Larson 2010b). Aunque los patrones de desarrollo y la dinámica pueden variar de rodal en rodal, la mortalidad resulta por lo general en un incremento radial de algunos árboles

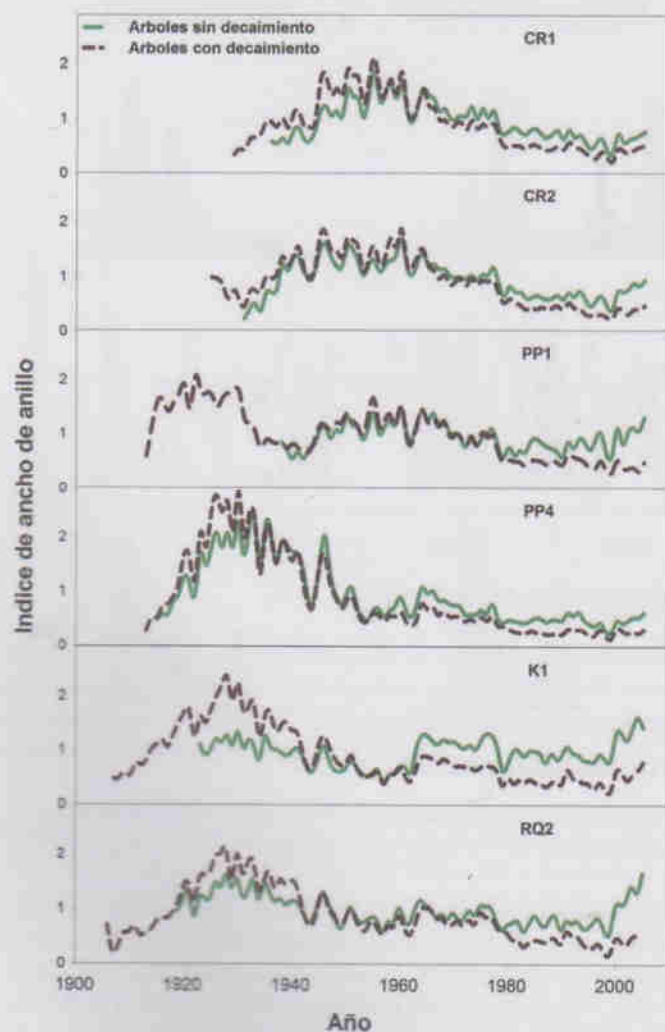


Figura 11.32. Cronologías de ancho de anillo para árboles sin (verde) y con (café) decaimiento en crecimiento radial para 6 rodales de *Austrocedrus chilensis* para el área de El Bolsón.

residuales y en el establecimiento de nuevos individuos dando lugar a rodales disetáneos (Amoroso y Larson 2010b).

Los bosques mixtos de *A. chilensis* se caracterizan por ser cerrados y densos con la presencia de diferentes especies del género *Nothofagus*, principalmente *N. dombeyi*. Crecen en sitios relativamente más húmedos (1.600-2.000 mm) y se regeneran, después de fuegos, como rodales mixtos coetáneos y estratificados junto con *N. dombeyi* aunque los rodales codominados por ambas especies son también comunes (Veblen y Lorenz 1987, Veblen *et al.* 1992, Kitzberger 1994, Dezzotti 1996). La proporción de *A. chilensis* en estos bosques mixtos es inversamente proporcional a la disponibilidad hídrica del sitio. El establecimiento se produce en un periodo no mayor a 70 años luego de ocurrido un disturbio devastador como el fuego. En ausencia de disturbios, y luego de 150-200 años, los rodales entran en la fase de reiniciación bajo dosel donde ambas especies comienzan a establecerse lentamente en el sotobosque (Veblen 1989). Es muy común, sin embargo, observar establecimiento solo una vez que comienzan a producirse claros relativamente grandes por la muerte de individuos adultos de *N. dombeyi* de gran tamaño. La habilidad y posibilidad de ambas especies para regenerar en estos claros dependerá de la condición de cada rodal, *N. dombeyi* regenera tanto en rodales mixtos dominados por *A. chilensis* (Dezzotti 1996) como en rodales maduros de *N. dombeyi* y *A. chilensis* (Veblen 1989, Suarez y Kitzberger

2008). Mier *et al.* (2008) estudiaron la regeneración de *N. dombeyi* en rodales maduros (Veblen *et al.* 2010a). Mucho se sabe sobre su distribución y dinámica de rodales maduros.

Dinámica

Ubicación: Araucanía, Chile. Cuya principal característica es la presencia de poblaciones de *N. dombeyi* en su rango ecológico. En la cordillera del Volcán Antuco, de la Costa Austral, Nahuelbuta (o Villa Las Añas), González *et al.* (1982) estudiaron el establecimiento del Neuquén en el lago Ñorquin con la estepa orientales del (1982).

2008). Mientras que *A. chilensis* puede establecerse en claros pequeños o aun bajo un dosel cerrado, *N. dombeyi* solo puede regenerar en claros pequeños o de mayor tamaño debido a su baja tolerancia a la sombra (Veblen *et al.* 1995, Dezzotti 1996, Gobbi y Schlichter 1998, Suárez y Kitzberger 2008, Amoroso y Larson 2010a). Muy poco se sabe sobre estadios de desarrollo más avanzados en los bosques de *A. chilensis* a lo largo de su distribución ya que la frecuencia de los fuegos y la acción antrópica generalmente impiden el desarrollo de rodales maduros mayores a 200 años de edad.

Dinámica de los bosques de *Araucaria - Nothofagus*

Ubicación de los bosques de *Araucaria araucana*

Araucaria araucana es una conífera longeva y endémica de los bosques templados de Sudamérica cuya principal distribución se encuentra en la cordillera de los Andes de Chile y Argentina, y dos pequeñas poblaciones disjuntas en la cordillera de la Costa en Chile (figura 11.33). *Araucaria* se distribuye en un amplio rango ecológico con acentuadas variaciones ambientales derivadas de la altitud, exposición y precipitaciones. En la cordillera andina de Chile esta especie se desarrolla a una altitud entre 1.000 y 1.600 m s.n.m. desde el Volcán Antuco ($37^{\circ} 30' S$) hasta el valle de Liquiñe, al sur del volcán Quetrupillán ($39^{\circ} 40' S$). En la cordillera de la Costa *araucaria* ocurre desde los 850 hasta los 1.400 m s.n.m. en ambas vertientes de la cordillera de Nahuelbuta ($37^{\circ} 40' - 38^{\circ} 40' S$), y un sector más bajo y aislado al norte de Carahue conocido como La Cabaña o Villa Las Araucarias ubicado a 620 m s.n.m. (Donoso 1981a, Veblen 1982, Veblen *et al.* 1995, Cortés 2003, González *et al.* 2006a, Donoso *et al.* 2008). En Argentina ocupa una estrecha faja cordillerana en la provincia del Neuquén entre los 900 y 1.800 m s.n.m. *Araucaria* forma bosques relativamente puros y densos entre el lago Ñorquinco y el lago Huechulafquén ($39^{\circ} 10' - 39^{\circ} 50' S$; Dimitri 1974). Además, en áreas ecotonales con la estepa esta especie forma poblaciones aisladas y dispersas. El límite norte se encuentra en las laderas orientales del volcán Copahue ($37^{\circ} 45' S$) y el límite sur a la altura del lago Lolog ($40^{\circ} S$; Dimitri 1972, Veblen 1982).

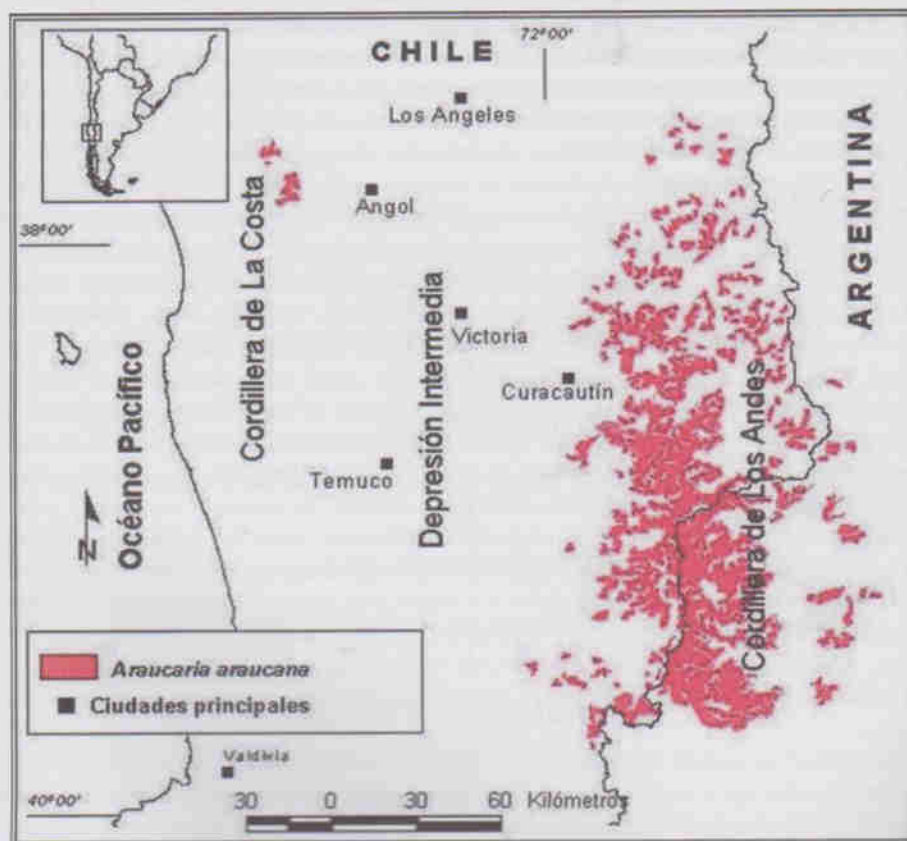


Figura 11.33. Mapa de distribución de *Araucaria araucana* en Chile y Argentina.

El clima en que se desarrollan los bosques de *Araucaria araucana* es de tipo templado-cálido caracterizado por veranos secos y precipitaciones concentradas en invierno en forma de nieve. En su área de distribución presenta una importante influencia mediterránea con 2-4 meses secos durante el verano. La precipitación anual en la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes fluctúa entre 2.000 y 4.000 mm disminuyendo por efecto de la sombra de lluvia a menos de 800 mm en las poblaciones ubicadas en la estepa argentina (Hueck 1978, Peralta 1980, Barros *et al.* 1983). Las temperaturas invernales en la vertiente occidental de la cordillera de los Andes suelen ser bajo el punto de congelación. En contraste, en verano las temperaturas máximas absolutas sobrepasan fácilmente los 30° C. En la cordillera andina, tormentas eléctricas secas, acompañadas de rayos, son relativamente frecuentes en la época de verano, que cuando son seguidas de viento Puelche (vientos del Este), pueden causar y favorecer la propagación de grandes incendios (González y Veblen 2007). En la cordillera de los Andes los suelos han sido desarrollados por aportes de cenizas volcánicas recientes (post-glacial), pumicitas, y escorias volcánicas (Casertano 1963, Donoso 1993), y en la costa se han desarrollado *in situ* de antiguas rocas graníticas y metamórficas del tipo micaesquistos (Montaldo 1974, Donoso *et al.* 1984).

Ecología y dinámica de los bosques de *Araucaria araucana*

Probablemente las primeras referencias en relación a la dinámica de los bosques de *Araucaria araucana* son aquellas descritas por el ingeniero Lucas Tortorelli (1942) para las formaciones forestales densas, ralas y de parque ubicadas en los alrededores de Pino Hachado, y los lagos Moquehue y Alumine, en la provincia de Neuquén, Argentina. Basado en sus observaciones, concluye que la presencia de bosques ralos y aquellos con una fisonomía tipo parque, corresponderían a etapas de una evolución regresiva desde un bosque originalmente más denso. A diferencia de bosques más densos, este autor señala que en los bosques más abiertos o ralos los individuos crecían más lentamente, alcanzando diámetros y alturas menores, con un mayor porcentaje de árboles enfermos, y una regeneración escasa o nula. Tortorelli (1942) señala que las causas de esta regresión se asocian principalmente a la acción destructora del hombre, al negativo efecto del ganado doméstico, y a los cambios climáticos asociados a un incremento de la sequía, aspecto último sugerido por Kalela (1941) y posteriormente por otros autores (Auer 1951, Hueck 1952). Estos autores basados en las observaciones de las comunidades ecotonales de araucaria hacia la estepa, que constituían pequeños parches fragmentados, fueron interpretados como una evidencia de sucesión regresiva del bosque derivado de las perturbaciones humanas y de una supuesta disminución de las precipitaciones. De acuerdo a este planteamiento, las etapas de la sucesión regresiva del bosque de *Araucaria araucana* son las indicadas en figura 11.34 (Tortorelli 1942).

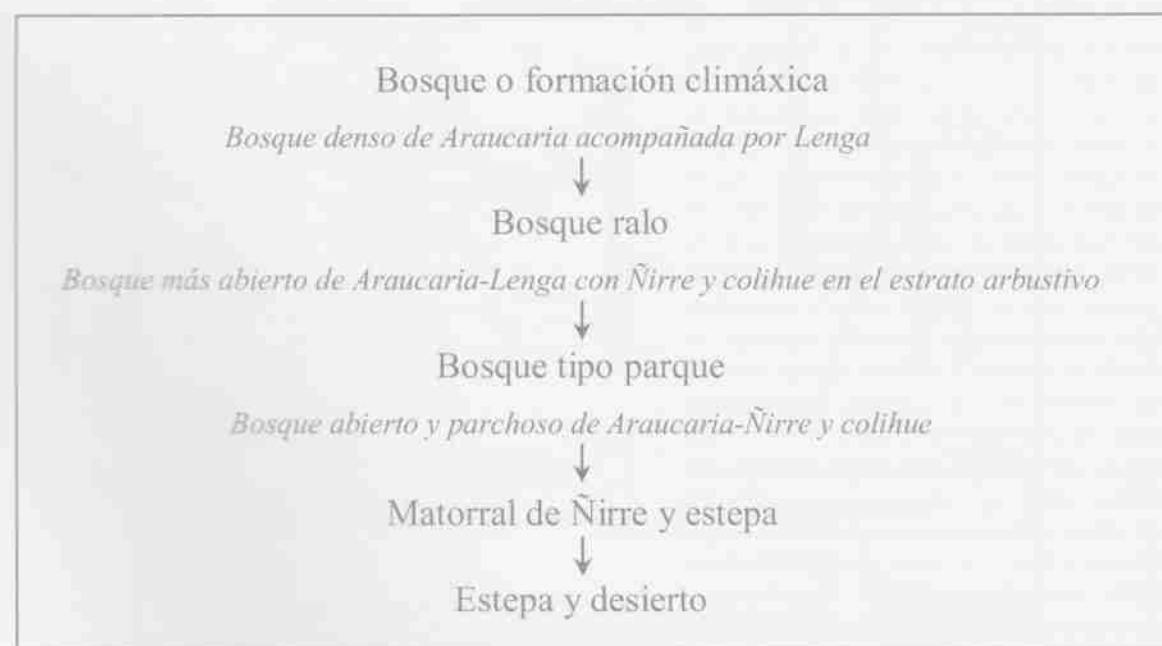


Figura 11.34 Esquema de sucesión regresiva para los bosques de araucaria en Argentina (Tortorelli 1942).

Este m
precipitacione
su propia capa
retroceso de n
impacto antróp
áreas de bosqu

A parti
que conforma
de sus requeri
sólo periódica
2008). Ya que
cuantos metros
extremas favor
intermedia a la
señala la prefer
plantas pueden
establecida bajo
sin árboles mad
en exposiciones
(*Chusquea cule*
cubriendo dens
araucaria (Tort
y capacidad par
año, sobrepasan
el carácter de in
de crecer en am
hacia la estepa.

araucaria via rep
En Chil
derivados del in
siglo XX (1940
cordillera andina
sucesionales lue
comunidad climá
determinadas por

Posterior
A. araucana - *N*
autogénicamente
desmoronamiento
daría paso nueva
un mosaico de
sin considerar a
que sin duda pod
frecuente alteraci
cíclica permanent
interpretación del
por el tipo y efec
también asociada
Donoso 1993).

La dinámia
modelada por dist
los cuales son pr
principales tipos c

Este modelo fue posteriormente rechazado considerando que no ha existido tal disminución de las precipitaciones y que estas poblaciones de *Araucaria araucana* más ralas y abiertas resultan más bien de su propia capacidad para mantenerse y expandirse en hábitat extremos (Veblen 1982). Además, el supuesto retroceso de muchos bosques dominados por *Nothofagus* hacia el oeste estuvo principalmente asociado al impacto antrópico producto de la llegada de colonos -a contar de la década de 1880- que quemaron grandes áreas de bosques nor-patagónicos (Veblen *et al.* 2003).

A partir de las acuciosas observaciones de los atributos de la especie, de las comunidades forestales que conforma, y de la influencia humana sobre estos bosques, Tortorelli (1942) ofrece una excelente relación de sus requerimientos y comportamiento ecológico. *Araucaria* es una especie que fructifica anualmente, pero sólo periódicamente, cada 2 a 5 años, su producción es abundante (Tortorelli 1942, Sanguinetti y Kitzberger 2008). Ya que los frutos son relativamente pesados, su dispersión es limitada al pie del árbol o tan sólo a unos cuantos metros de éste (Tortorelli 1942, Muñoz 1984), lo cual protegería las semillas de condiciones climáticas extremas favoreciendo la germinación y una abundante regeneración natural -considerando su tolerancia intermedia a la sombra- alrededor de árboles madres (Tortorelli 1942). En bosques densos, Tortorelli (1942), señala la preferencia de la regeneración de araucaria por claros naturales, de mayor luminosidad, donde las plantas pueden llegar a crecer en altura más de 50 cm/año, lo cual contrasta con la regeneración rala y tortuosa establecida bajo el bosque denso cuyo crecimiento no sobrepasa en altura los 5 cm/año. Sin embargo, en claros sin árboles madres que provean de semillas o en claros mayores a 30 m de diámetro (> 700 m²), especialmente en exposiciones sur, lenga (*N. pumilio*) ocuparía preferentemente estos sitios, o alternativamente el colihue (*Chusquea culeou*) en exposiciones norte. También la leguminosa exótica arverjilla (*Vicia* spp.) fue hallada cubriendo densamente claros en el bosque denso, inhibiendo el establecimiento de la regeneración de araucaria (Tortorelli 1942). La tolerancia intermedia de araucaria es evidente también al observar su vigor y capacidad para desarrollarse bajo los bosques de ñirre (*N. antarctica*), creciendo en altura hasta 70 cm/año, sobrepasando en poco tiempo al Ñirrantal de 4 m de alto (Tortorelli 1942, Burns 1993). Similarmente, el carácter de intolerancia a la sombra o tolerancia intermedia de la especie se confirma por su capacidad de crecer en ambientes abiertos sobre o en el límite vegetacional arbóreo o en bosques abiertos y más secos hacia la estepa. Por otra parte, tempranamente Tortorelli (1942), observa la capacidad de establecimiento de araucaria vía reproducción vegetativa desde raíces expuestas o base de la cepas o tocones.

En Chile, los estudios y observaciones de la sucesión secundaria en bosques de araucaria surgen derivados del impacto de las explotaciones e incendios que afectaron a esas comunidades a mediados del siglo XX (1940 a 1960). En los bosques de araucaria de la cordillera de la Costa en Nahuelbuta y de la cordillera andina, Montaldo (1951, 1974) fue testigo de las fuertes alteraciones humanas proponiendo modelos sucesionales luego de estas explotaciones e incendios. Estos modelos contemplan cuatro etapas para llegar a la comunidad climática (figura 11.35). Las especies principales asociadas en cada una de estas etapas estuvieron determinadas por la humedad del sitio y sus características fisiográficas.

Posteriormente, con la finalidad de explicar los patrones de regeneración y desarrollo de rodales de *A. araucana* - *N. pumilio* en la cordillera andina, Schmidt (1977) propuso un modelo cíclico, controlado autogénicamente, considerando tres fases de desarrollo (figura 11.36). Estas fases fueron: Fase de desmoronamiento y regeneración; Fase de crecimiento óptimo; y Fase de envejecimiento que al cabo de tiempo daría paso nuevamente a la fase inicial (Schmidt 1977). Este modelo en esencia esquematiza el desarrollo de un mosaico de rodales coetáneos de araucaria, si bien el esquema es ilustrado por estructuras de tamaño, sin considerar a la especie asociada *N. pumilio*, de distinta historia de vida y comportamiento ecológico que sin duda podría imponer un curso alternativo al modelo cíclico propuesto. A su vez, considerando la frecuente alteración de estas comunidades por factores alogénicos, este modelo que propone una dinámica cíclica permanente en el tiempo carece de fundamentos y está conceptualmente equivocado. En la realidad la interpretación del desarrollo y dinámica de estos bosques (*Araucaria-Nothofagus*) se explica especialmente por el tipo y efecto de las alteraciones alogénicas masivas tan frecuentes e importantes en esta región y también asociada a la formación de claros causados por la muerte y caída de árboles del dosel (Veblen 1982, Donoso 1993).

La dinámica regenerativa y desarrollo de rodales en bosques de *Araucaria-Nothofagus* se encuentra modelada por disturbios de pequeña escala, como es la formación de claros, y disturbios de mayor magnitud, los cuales son preponderantes considerando la ubicación geográfica de los bosques de araucaria. Los principales tipos de disturbios que influyen a estos ecosistemas son el viento, volcanismo -a través de la

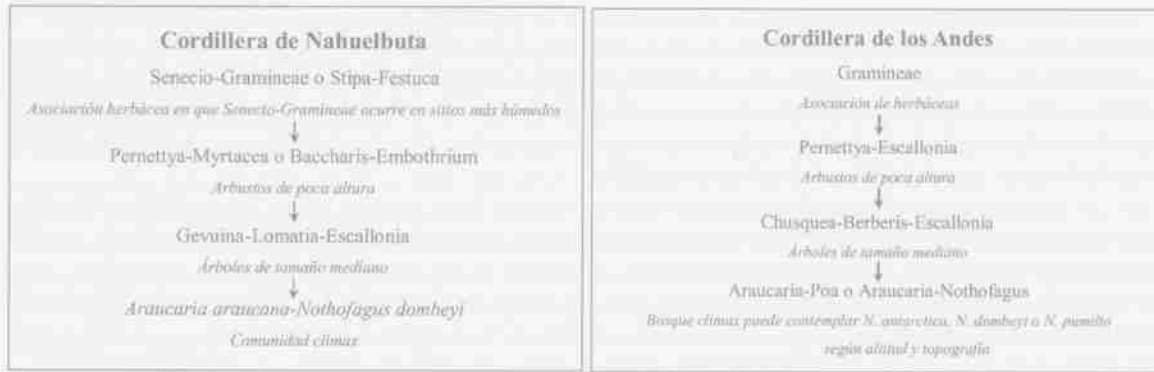


Figura 11.35. Modelos de sucesión secundaria de bosques costeros y andinos luego de explotación e incendios (Montaldo 1974).

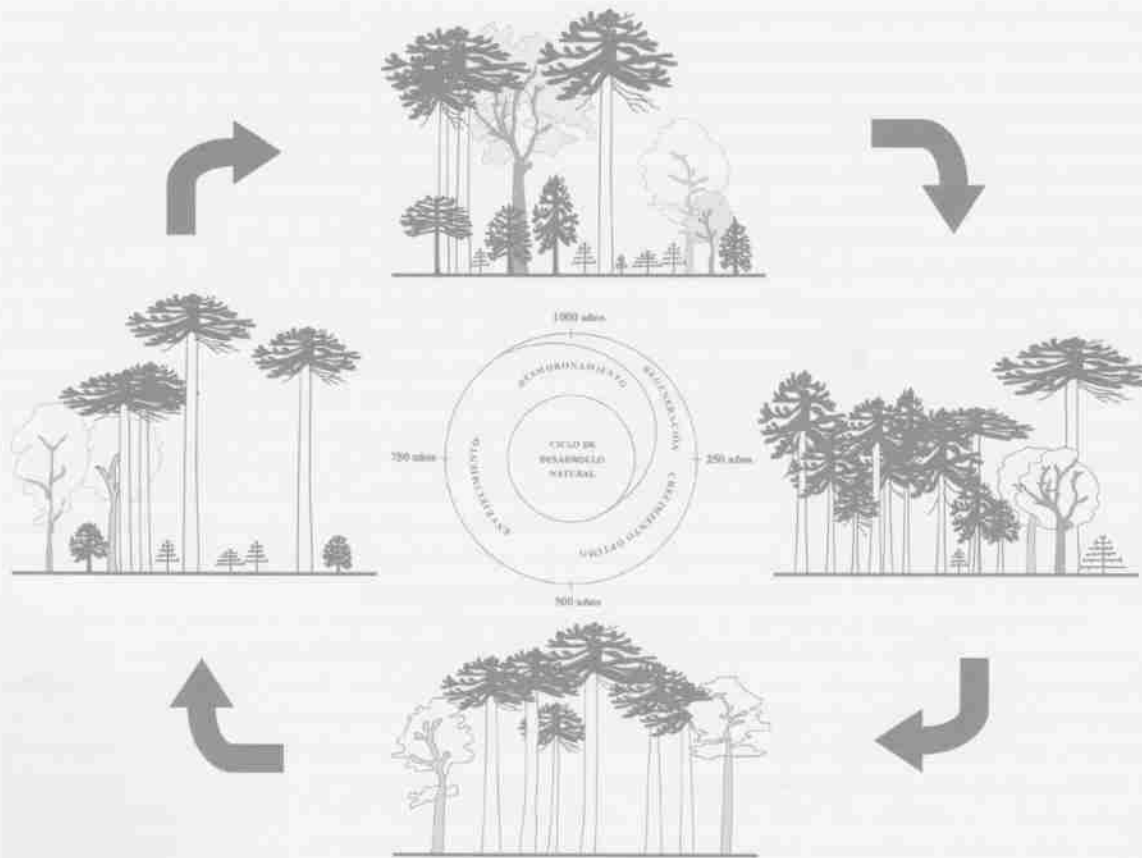


Figura 11.36. Ciclo de desarrollo natural del bosque de *A. araucana-N. pumilio* con las fases que lo componen. Esquema interior indica evolución del ciclo con las edades en que se desarrollaría cada una de las fases o etapas (modificado de Schmidt 1977).

deposición
nieve, y pa
et al. 1988
2008, Faja
et al. 2012
El f
relación a
cordillera
analizó el
Araucaria-
capaz de es
por *Gaulth*
semillas de
leptorhynch
(Shepherd e
fisionómica
de araucaria
abiertos y p
escoria de a
de 20 m en
una relativa
altitud (1.40
de desarrollo
una capa de
diamétrica b
30 y 50 cm
por un mayo
individuos d
una nueva y
(figuras 11.3
se encontra
tanto *N. pum*
formación de
ser una espec
En el
establecimien
pionera y col
N. pumilio. E
respuesta de
junto a *N. do*
intermedia o
personal). Por
esporádico de
araucana-N.
árboles median
en claros de r
características
(Vellón 1982.
El fue
significativa
antecedentes
humanas en el
fueron conoci

deposición de cenizas, sepultamiento por escoria y flujo de lava-, deslizamientos de tierra y avalanchas de nieve, y particularmente, el fuego (Tortorelli 1942, Montaldo 1974, Veblen 1982, Veblen *et al.* 1977, Heusser *et al.* 1988, Burns 1991, 1993, Veblen *et al.* 1995, Cortés 2003, González *et al.* 2005, 2010ab, Veblen *et al.* 2008, Fajardo y González 2009, Peñaloza 2007, Quezada 2008, Silva 2009, Mera 2009, Mundo 2011, Mundo *et al.* 2012, figura 12.3 en capítulo 12).

El fuego y disturbios asociados al volcanismo, han sido los procesos ecológicos más estudiados en relación a su rol en la dinámica de los bosques de araucaria. Veblen (1982), en un estudio realizado en la cordillera andina - sector de Conguillío, en las laderas del volcán Llaima - y en la cordillera de Nahuelbuta, analizó el efecto de la escoria volcánica sobre la estructura, composición y desarrollo de los bosques de *Araucaria-Nothofagus* en un gradiente altitudinal. En Conguillío, por sobre el límite arbóreo, araucaria es capaz de establecerse sobre la escoria volcánica en los densos parches arbustivos dominados principalmente por *Gaultheria pumila*, *Berberis empetrifolia*, *B. buxifolia* y *Maytenus disticha* (figura 11.37a). El arribo de semillas de araucaria a estos parches sería mediante la dispersión por cachañas y choroyes (*Encicognathus leucorhynchus* y *Microsittace ferruginea minor*), ávidos consumidores de las semillas en la época otoñal (Shepherd *et al.* 2008). Aquí las plantas de araucaria crecen en forma achaparrada o postrada como krummholz, fisiológicamente similar a lo descrito en otros sectores andinos y en la cordillera de Nahuelbuta para bosquetes de araucaria creciendo sobre suelos muy delgados y rocosos (Donoso *et al.* 2008). Para el caso de los rodales abiertos y puros de araucaria en el límite arbóreo, se describe el efecto del sepultamiento por una capa de escoria de al menos 0,5 m, lo cual explicaría su condición estructural actual -bosque abierto de árboles viejos de 20 m en altura- y la abundante presencia de plántulas, brinzales y árboles ≤ 15 cm DAP de araucaria junto a una relativamente densa cobertura arbustiva de *Pernettya peoppigii* y *Drimys andina* (figura 11.37b). A menor altitud (1.400-1.460 m s.n.m.), araucaria se mezcla con *N. pumilio*, conformando rodales en distintos estados de desarrollo y estructura como respuesta a disturbios alógenicos. En este caso el bosque ha sido sepultado por una capa de escoria de hasta 1 m. La destrucción parcial en uno de los rodales ha generado una distribución diamétrica bimodal para ambas especies, con numerosos individuos ≤ 15 cm DAP y otra moda de individuos a 30 y 50 cm DAP para *N. pumilio* y *A. araucana*, respectivamente (figura 11.37c). En el caso del rodal afectado por un mayor sepultamiento sólo sobrevivieron los individuos de araucaria de mayor tamaño -con numerosos individuos de *N. pumilio* de 25-30 cm DAP sepultados-, favoreciendo las condiciones para que se establezca una nueva y densa cohorte de *N. pumilio* y *Araucaria*, aunque ésta última en menor densidad y más dispersa (figuras 11.37d y 11.38a). El rodal de *A. araucana* - *N. pumilio* menos afectado por sepultamiento por escoria se encuentra en una etapa sucesional más avanzada. En este rodal el dosel es aún relativamente abierto, y tanto *N. pumilio* como araucaria presentan una distribución heteroetánea. En esta etapa, se deduce el rol de la formación de claros en la dinámica regenerativa de ambas especies, pero especialmente para *N. pumilio* por ser una especie más intolerante a la sombra (figura 11.38b).

En el caso de los bosques de *A. araucana* - *N. dombeyi* en Conguillío y Nahuelbuta, las estrategias de establecimiento post-disturbio siguen un patrón similar. Sin embargo, *N. dombeyi* por ser una especie más pionera y colonizadora, generalmente se establece más rápida y densamente (Veblen 1982, Mera 2009) que *N. pumilio*. En este caso, las condiciones climáticas más favorables a menor altitud también favorecen una respuesta de este tipo (González *et al.* 2010a). Araucaria por su parte puede establecerse sincrónicamente junto a *N. dombeyi*, pero debido a su menor velocidad de crecimiento queda subordinada a una posición intermedia o sumergida del dosel durante las primeras etapas de desarrollo del bosque (M.E. González, observ. personal). Posteriormente, bajo este bosque denso y coetáneo las condiciones sólo permiten el establecimiento esporádico de la regeneración de araucaria. En etapas más avanzadas, al igual que en los bosques de *A. araucana* - *N. pumilio*, *A. araucana* - *N. dombeyi* son capaces de establecerse en claros creados por la caída de árboles maduros (figura 11.38b). En este tipo de bosques, si bien la regeneración de *N. dombeyi* es favorecida en claros de mayor tamaño, el más abundante establecimiento de la especie es primordialmente debido a las características de un follaje menos denso de araucaria y a una menor participación de otras especies arbóreas (Veblen 1982, Donoso 1993).

El fuego, al igual que el volcanismo, es uno de los factores ecológicos que ha modelado más significativamente estos ecosistemas durante los últimos milenios (Heusser *et al.* 1988). Basado en los antecedentes históricos, los incendios en esta región son de origen antrópico y natural. Las prácticas y actividades humanas en el paisaje y la ocurrencia de tormentas eléctricas y vulcanismo -aunque menos frecuentes- son fuentes conocidas de ignición (Tortorelli 1947, Bruno y Martín 1982, Heusser *et al.* 1988, figura 11.39). En el

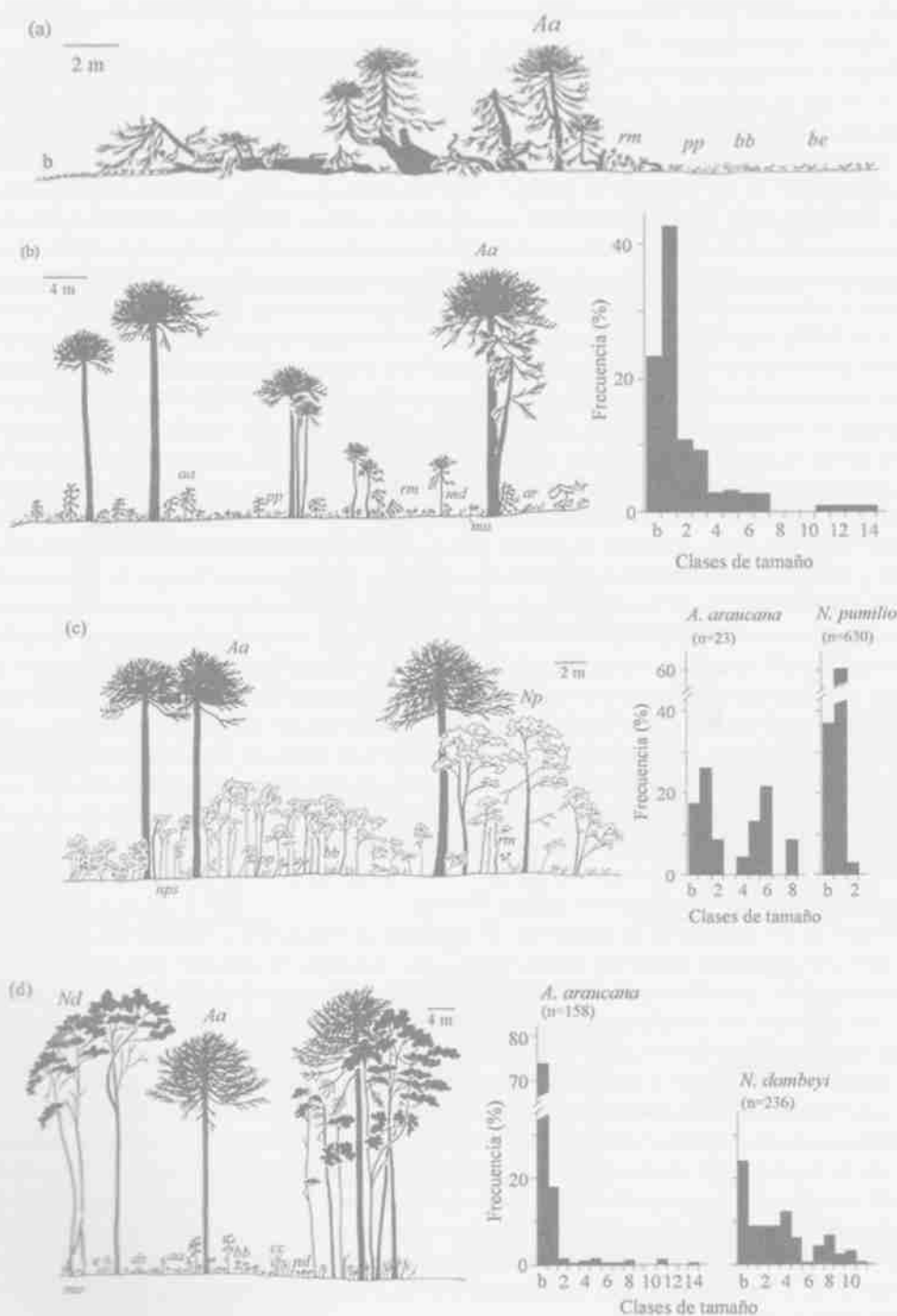


Figura 11.37. Perfiles de a) bosquetes de araucaria postrados o de baja altura sobre el límite arbóreo (> 1.500 m s.n.m.); b) bosques puros y abiertos de araucaria en el límite arbóreo (c. 1.500 m s.n.m.); c) bosques mixtos de *A. araucana* - *Nothofagus pumilio* (c. 1.400 m s.n.m.); d) bosques mixtos de *A. araucana* - *Nothofagus dombeyi* (c. 1.330 m s.n.m.). Las clases de tamaño usadas de 1-14 son cada 10 cm de DAP para árboles > 5 cm DAP; b indica brinzales (> 2 m altura, < 5 cm DAP) (modificado de Veblen 1982).

Figura 11.38. en clases del b



Figura 11.38. a) Establecimiento denso de *N. pumilio* post-disturbio de gran severidad y b) de *A. araucana* y *N. pumilio* en claros del bosque, derivado de caída de árboles individuales. (Fotografías: ME González).

caso de la región de la Araucanía, a partir de 1880, la actividad humana alteró dramáticamente la frecuencia y severidad de los incendios (González *et al.* 2005, Quezada 2008, ver capítulo 12, figura 12.10). Durante los primeros 60 años del siglo XX vastas áreas de este tipo de ecosistemas forestales fueron explotados y deliberadamente quemados modificando el mosaico vegetacional y el régimen de incendios (Baquedano 1914, Montaldo 1974, González 1986, González *et al.* 2005).



Figura 11.39. Incendio en PN Tolhuaca y Reserva Nacional Malleco en febrero 2002 causado por una tormenta eléctrica y propagado rápidamente por un fuerte viento Puelche. Imagen Landsat TM+ (adquirida el 4 febrero 2003). La extensión del incendio aparece en verde-azulado en la imagen.

Recientes estudios de la influencia del fuego en los bosques de *Araucaria-Nothofagus* dan cuenta de la gran capacidad de recuperación de estos ecosistemas a este factor ecológico. Durante la temporada 2001-2002 incendios de gran magnitud afectaron extensas superficies de bosques de araucaria en Parques y Reservas Nacionales en la región de la Araucanía (González 2005). En el Parque Nacional Tolhuaca, con 60 % de su superficie quemada, se ha evaluado y monitoreado durante más de 10 años la respuesta de los bosques antiguos de araucaria quemados con distintas severidades (González y Veblen 2007, González *et al.* 2010b). Los resultados preliminares indican que los bosques quemados con una alta severidad, la mortalidad fue prácticamente total de los individuos arbóreos y especies de sotobosque, comparada con aquellos quemados con severidad moderada, donde una importante proporción del sotobosque y dosel arbóreo sobrevivió. Posterior al incendio, la colonización de plantas establecidas vía semillas y rebrotes vegetativos (raíces, bulbos y rizomas) ha sido relativamente rápida. La regeneración de araucaria ha sido capaz de establecerse exitosamente, bajo ambas severidades, tanto por semillas como a partir de rebrotes vegetativos basales de individuos jóvenes (< 10 cm DAP) quemados (figura 11.40). Notable resultó observar que donde el bosque de araucaria fue completamente eliminado por la alta intensidad del fuego, el establecimiento de plántulas de semillas fue abundante -en la temporada inmediatamente siguiente- bajo árboles madros que portaban conos al momento del incendio. Esto implica que los grandes conos femeninos, ya prontos a diseminar sus propágulos al momento del incendio (febrero 2002), ofrecieron protección a las semillas (M. E. González, observación personal). Bajo una severidad moderada del incendio, la regeneración de *N. dombeyi*, *N. nervosa*

y *N. pumilio* su establecimiento principal es rizomas en aparentemente

Figura 11.40. Incendio moderado y a

Este estudio y de las especies 1974, Veblen 2005, 2006a y 2006b son su corteza y la protección González *et al.* 2005 que les permite o alta producción

Cuadro 11.6. Efectos de incendios

Especie

N. antarctica
N. nervosa
N. obliqua
N. pumilio
N. dombeyi
A. araucana

* Posee la capacidad de regeneración 1977, Veblen 1997

y *N. pumilio* se estableció más densamente, que bajo la condición de severidad alta. En el caso de *N. pumilio*, su establecimiento ha sido nulo o muy escaso en bosques quemados con una severidad alta (figura 11.40). La principal especie de sotobosque, *Chusquea culeou*, se estableció rápida y densamente a través de su sistema de rizomas en ambas condiciones de severidad, pero especialmente bajo una severidad moderada donde no sufrió aparentemente mayor daño su sistema radicular.

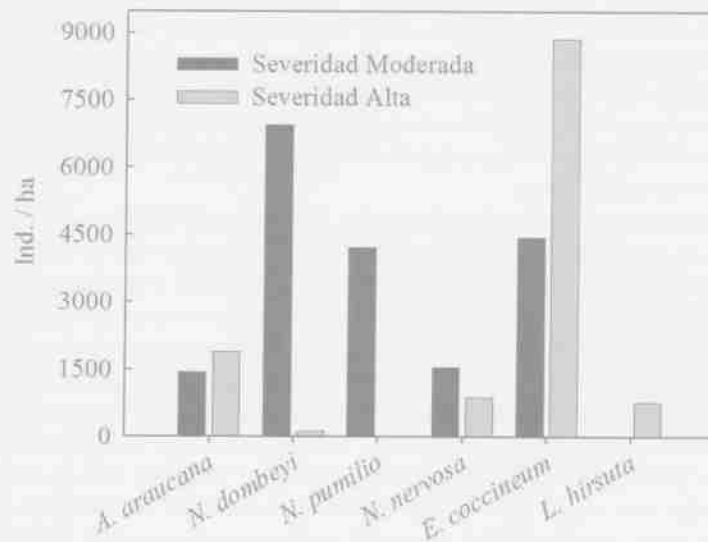


Figura 11.40. Establecimiento postfuego de la regeneración arbórea en bosques de *Araucaria-Nothofagus* quemados con moderada y alta severidad (González *et al.* 2010b).

Este junto a otros estudios y observaciones confirman la capacidad y probables adaptaciones de araucaria y de las especies de *Nothofagus* para resistir o recuperarse a eventos de fuego (Tortorelli 1942, Montaldo 1974, Veblen 1982, Burns 1991, 1993; Veblen *et al.* 1995, Veblen *et al.* 1996, Cortes 2003, González *et al.* 2005, 2006ab, 2010ab). Algunas características peculiares de araucaria que indican su adaptación al fuego son su corteza gruesa (> 10 cm en espesor), poda natural de las ramas bajas, capacidad de rebrote vegetativo y la protección de las semillas dada por las numerosas y gruesas bracteas exteriores del cono (cuadro 11.6, González *et al.* 2006a). Similarmente, todas las especies de *Nothofagus* presentan ciertas adaptaciones o rasgos que les permiten recuperarse luego de incendios como por ejemplo, su capacidad de reproducción vegetativa o alta producción de semillas y efectividad en su dispersión (Veblen *et al.* 1996, 2003).

Cuadro 11.6. Rasgos y adaptaciones de *Araucaria araucana* y especies de *Nothofagus* para resistir o recuperarse luego de incendios.

| Especie | Capacidad de reproducción vegetativa | Resistencia de corteza, yemas y conos | Producción prolífica de semillas y capacidad de dispersión y colonización |
|----------------------|--------------------------------------|---------------------------------------|---|
| <i>N. antarctica</i> | X | | |
| <i>N. nervosa</i> | X | X | X |
| <i>N. obliqua</i> | X | | X |
| <i>N. pumilio</i> | X* | | X |
| <i>N. dombeyi</i> | | | X |
| <i>A. araucana</i> | X | X | |

* Posee la capacidad de reproducirse vegetativamente desde raíces al ser sepultada por escoria volcánica (Veblen *et al.* 1977, Veblen 1982).

Estudios realizados en el Parque Nacional Villarrica demuestran que la estructura y los patrones de desarrollo de los bosques de *A. araucana* - *N. pumilio* se encuentran modelados principalmente por incendios de moderada a alta intensidad (González 2002, González *et al.* 2010a). La respuesta de estos bosques afectados por incendios, siguen en general los patrones y etapas de desarrollo descritos por Oliver y Larson (1990) discutidos anteriormente. La estructura de los bosques de *Araucaria-Nothofagus* puede ser el resultado de un único evento de incendio de alta severidad -que ocurre comúnmente en sitios húmedos y mésicos- o como ocurre en sitios más secos, estar determinada por dos o más incendios de distinta severidad. Los rodales de *Araucaria-Nothofagus* multi-cohortes (dos o más cohortes) presentan una estructura y patrones de desarrollo más complejos que aquellos rodales originados por eventos únicos de gran severidad (González *et al.* 2010a). El patrón de desarrollo y los cambios estructurales y fisonómicos del rodal y de las especies dominantes son el resultado de distintas combinaciones de frecuencia y severidad de los incendios, diferencias en la habilidad de las especies para resistir o recuperarse luego del disturbio, la disponibilidad de fuente de semillas, condiciones del sitio y la historia previa de disturbios.

Un modelo general que representa el desarrollo de los bosques de *A. araucana*-*N. pumilio* en la cordillera andina luego de dos tipos de severidad -moderada y alta-, es el propuesto por González *et al.* (2010a; figuras 11.41 y 11.42). En el caso de un incendio de moderada severidad, la primera etapa muestra numerosos individuos adultos de *A. araucana* y *N. pumilio* que pueden sobrevivir y constituir la fuente de semillas para el establecimiento de ambas especies en los parches o claros -de distinto tamaño y heterogeneidad- producidos por el fuego (figura 11.41a). *Araucaria* es una especie resistente al fuego, especialmente individuos adultos (> 30 cm DAP) que presentan una corteza gruesa que protege al cambium y una copa resistente con un fuste libre de ramas de varios metros sobre el piso (Tortorelli 1942, Burns 1993). El reclutamiento de individuos de *araucaria* - vía semillas principalmente - es relativamente menor y disperso comparado con el reclutamiento - vía semillas dispersadas por viento - de *N. pumilio*, aunque continuo en el tiempo (Fajardo y González 1999). En una segunda etapa, se observa una estructura del rodal más compleja, típicamente con dos o más cohortes de *N. pumilio* e individuos de *Araucaria* participando en distintas clases del dosel. En esta etapa, *N. pumilio* presenta mortalidad por competencia, especialmente en parches de alta densidad. En la etapa final, el rodal adquiere una estructura y fisonomía de bosque heteroetáneo, con distintas cohortes de *N. pumilio* y una estructura etárea irregular en el caso de *araucaria*.

En el caso de un incendio de alta severidad, que mata la mayor parte del rodal, ocurre un establecimiento masivo y espacialmente continuo de un cohorte de *N. pumilio* (figura 11.41b). Para ambas severidades, dependiendo de las condiciones del sitio, disponibilidad de fuente de propágulos, legados biológicos y competencia, el periodo de establecimiento puede variar de 40 a 80 años. Sin embargo, más de un 80 % del establecimiento ocurre en un lapso de 40 años. En esta primera etapa, se observa la escasa sobrevivencia de árboles adultos de ambas especies, especialmente de *N. pumilio*, especie más sensible al fuego (González *et al.* 2005). Al igual que en el caso anterior, *araucaria* presenta un establecimiento menos abundante y disperso.

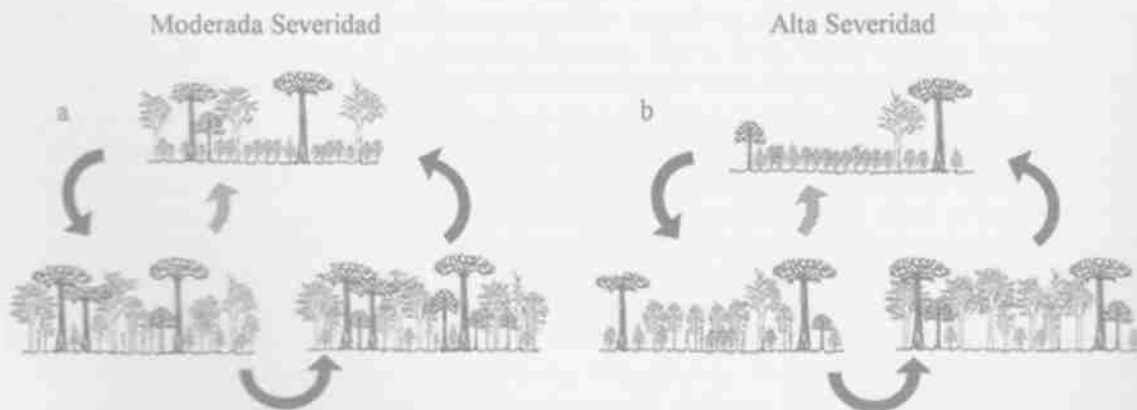


Figura 11.41. Modelo general de desarrollo de bosques de *A. araucana*-*N. pumilio* luego de a) incendios de moderada y (b) alta severidad (modificado de González *et al.* 2010a). El desarrollo de los rodales están representados por las etapas inicial, intermedio y final en ambos esquemas.

Figura 11.42. Es
pumilio (modifica

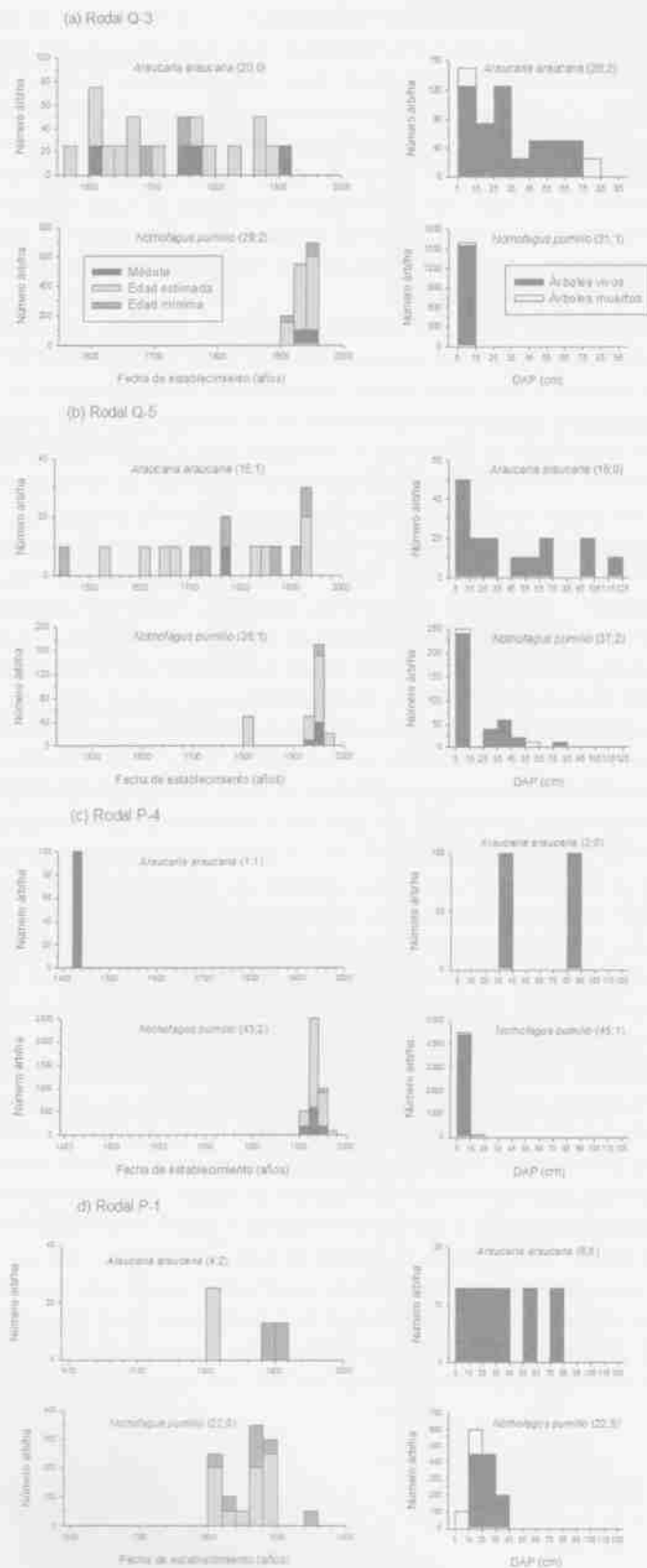


Figura 11.42. Estructura de rodales de *A. araucana*-*N. pumilio* en distintas etapas de desarrollo con uno o más cobortes de *N. pumilio* (modificado de González *et al.* 2010a). En paréntesis número de árboles fechados y sin fechar y árboles vivos y muertos.

Posteriormente, en la segunda etapa, se presenta una disminución en el número de individuos de *N. pumilio*, como resultado de la competencia (autoraleo). Araucaria, más tolerante a la sombra que *N. pumilio*, puede persistir y continuar estableciéndose bajo el dosel, pero principalmente bajo los árboles madres (Muñoz 1984, Burns 1991, Finckh y Paulsch 1995). En la tercera etapa, el cohorte establecido post-fuego, continúa desarrollándose hacia un bosque antiguo, a no mediar por un nuevo disturbio. Aunque luego de incendios de moderada o alta severidad los individuos de Araucaria pueden establecerse sincrónicamente con *N. pumilio*, éstos crecen más lentamente y por tanto son comúnmente relegados -al menos durante las primeras etapas- a una posición sociológica sumergida o intermedia. El acceso al dosel principal de Araucaria ocurre mediante múltiples episodios de liberación y supresión, como ha sido evidenciado en sus patrones de crecimiento radial (Burns 1991).

Este modelo considera que en ambos rodales post-fuego, luego de una severidad moderada y alta, subsecuentes eventos de distinta severidad pueden afectar el rodal en cualquiera de las etapas y retornar el curso de desarrollo del bosque a una etapa inicial, perpetuando de esta manera un mosaico de rodales en distintos estados de desarrollo y complejidad estructural en el paisaje (González *et al.* 2010a).

En el caso de los bosques de *A. araucana-N. dombeyi*, que se encuentran en condiciones más mésicas y a menor altitud, un modelo similar de desarrollo fue propuesto luego de incendios de alta severidad (Mera 2009). En estos sitios de menor altitud, incendios que matan una alta proporción de individuos del rodal favorecen un establecimiento rápido y masivo de *N. dombeyi* conjuntamente con araucaria conformando un rodal mixto coetáneo (Mera 2009, Silva 2009, figura 11.43). En comparación a *N. pumilio*, *N. dombeyi* es una especie más intolerante a la sombra, con semillas pequeñas fácilmente dispersadas por viento, lo que resulta comúnmente en un establecimiento que ocurre en un lapso de sólo 20 a 40 años. Similarmente a los bosques de *A. araucana-N. pumilio*, en situaciones donde el incendio no fue tan severo o eventos posteriores abrieron el rodal creando nuevas oportunidades de establecimiento para *N. dombeyi*, resultan en rodales con dos o más cohortes (Mera 2009, Silva 2009). En estados de desarrollo más avanzados, es posible encontrar claramente una o dos cohortes de hasta 300 años en *N. dombeyi*, junto a una población de araucaria distribuida irregularmente en distintas clases de edad con individuos de hasta 600 años. Generalmente, los rodales adultos de *A. araucana-N. dombeyi* están dominados por grandes individuos de ambas especies en el dosel superior, junto a otros individuos de Araucaria en posiciones sociológicas más subordinadas en el dosel.

Los bosques de *A. araucana-N. antarctica* ocurren en valles montañosos sujetos a drenaje de aire frío (inversión térmica) y en el límite arbóreo de la cordillera andina. En estos sitios, araucaria se presenta con individuos agrupados o dispersos de gran tamaño (> 20 m en altura) formando un estrato que sobresale de los densos matorrales de *N. antarctica*. El fuego es el principal agente que determina la estructura y dinámica de estos bosques (Burns 1993). En sitios relativamente secos, incendios superficiales -de baja a moderada severidad- ocurren a intervalos cortos de tiempo resultando comúnmente en una alta mortalidad de *N. antarctica* e individuos de araucaria < 40 cm DAP, pero nula en grandes individuos de araucaria (figura 11.44, Burns 1993, González *et al.* 2005). El establecimiento postfuego de *N. antarctica* ocurre inmediata y vigorosamente con múltiples rebrotes vegetativos desde la base. Conjuntamente, rebrotes de raíces y plántulas de semillas de araucaria comienzan a establecerse, principalmente alrededor de árboles madres de la especie (Burns 1993). Luego de unas cuantas décadas -en ausencia de fuego- estos nuevos individuos establecidos de araucaria podrían eventualmente dominar el sitio y conformar bosques relativamente puros (Burns 1993). Sin embargo, considerando la alta recurrencia de incendios en estos ecosistemas, este escenario es poco factible, y por tanto, este proceso promueve generalmente a la formación de bosquetes de individuos adultos de araucaria -o también dispersos en el rodal- sobre un dosel de 2-5 m de *N. antarctica* (Burns 1993, Veblen *et al.* 1995, González *et al.* 2005). Así, el régimen de fuego (frecuencia, intensidad) significativamente determina la fisonomía, estructura y coexistencia de estas especies en bosques mixtos (figura 11.45, Burns 1993).

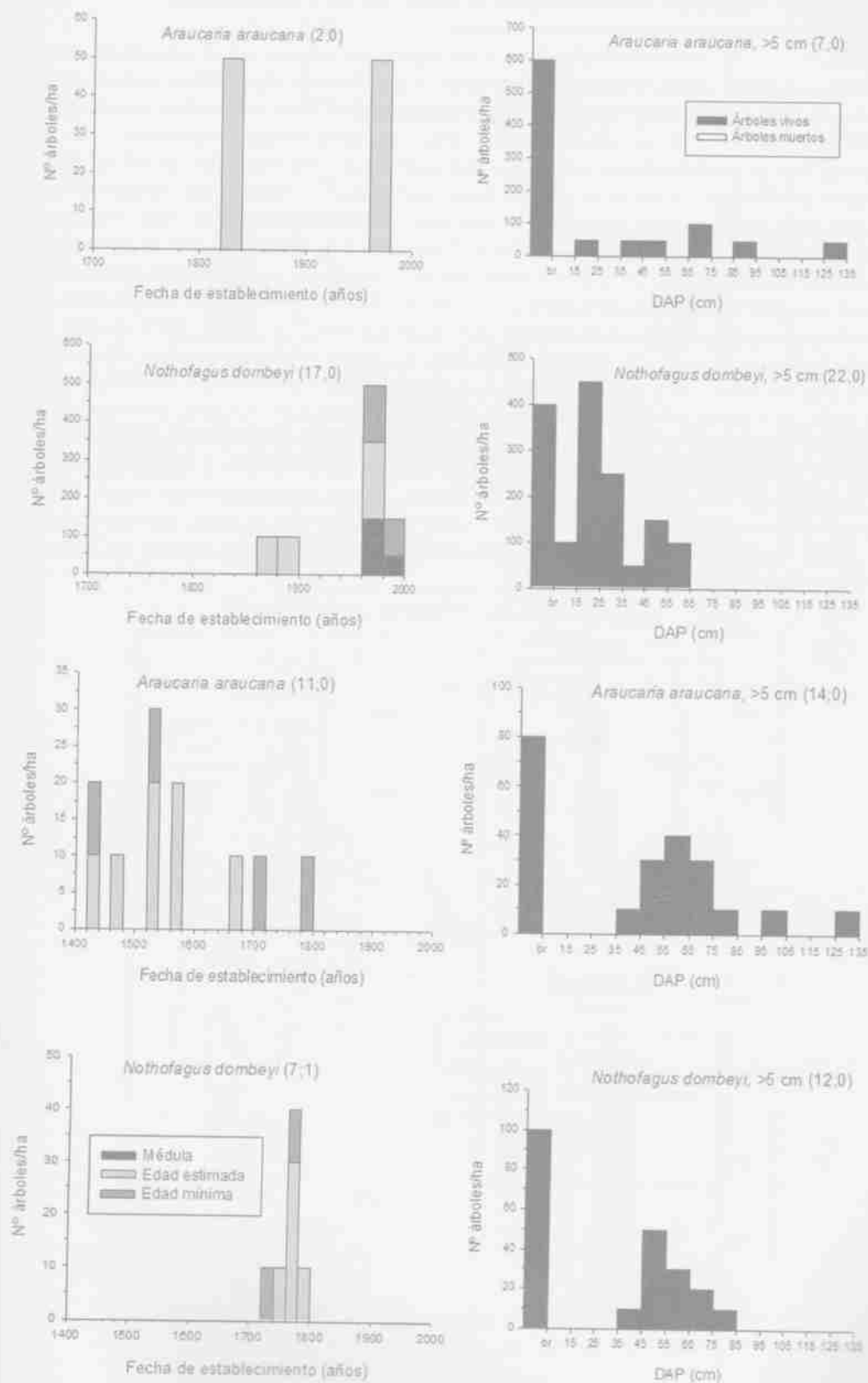


Figura 11.43. Estructura de rodales de *A. araucana*-*N. dombeiy* en distintas etapas de desarrollo con uno o más coberturas de *N. dombeiy* (Mera 2009). En paréntesis número de árboles fechados y sin fechar y árboles vivos y muertos.

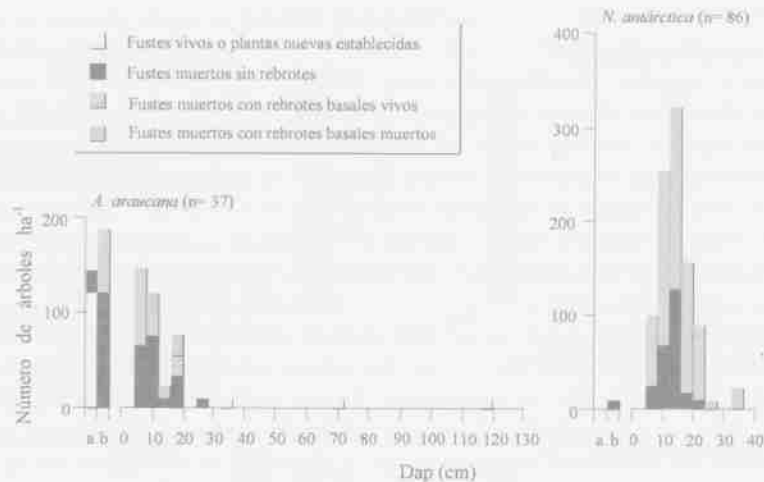


Figura 11.44. Rodal de *Araucaria- N. antarctica* quemado en 1987 en el Parque Nacional Lanín (Argentina) mostrando la capacidad de reproducción vegetativa de ambas especies. Clases de diámetro cada 4 cm; a = plántulas < 30 cm de altura; b = brinzales > 30 cm de altura (modificada de Burns 1993).

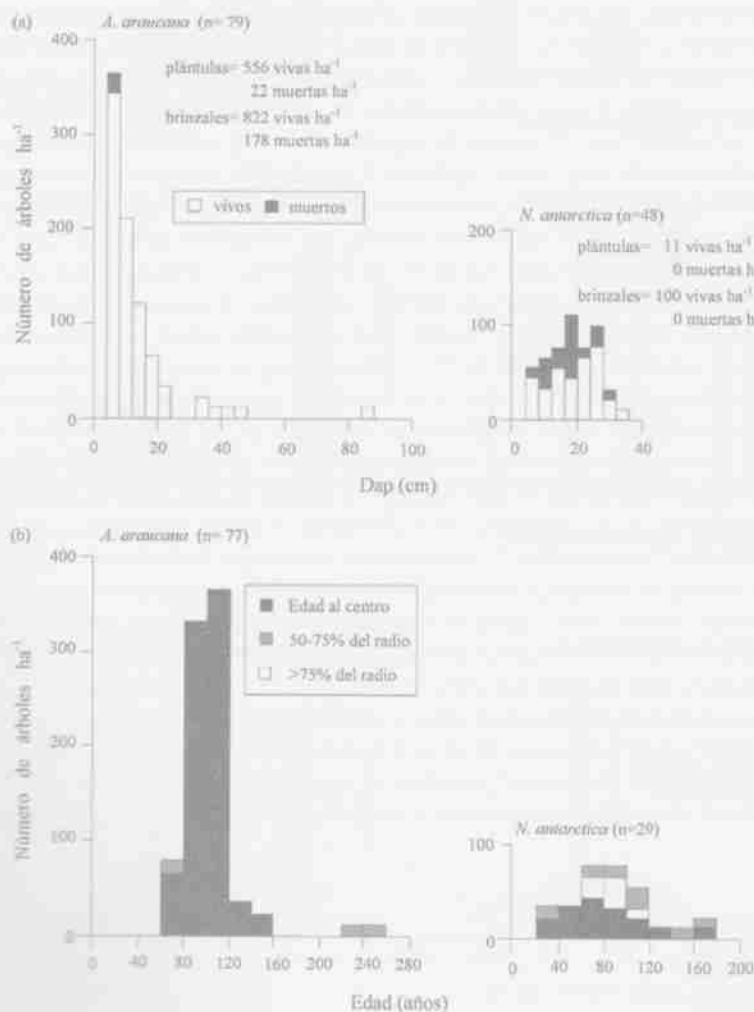


Figura 11.45. Estructura diamétrica (a) y de edades (b) de un rodal de *Araucaria- Nothofagus antarctica* sin la influencia de incendios recientes. Clases de tamaño (Dap) cada 4 cm y clases de edad cada 20 años (modificado de Burns 1993).

Dinámica
 Asperula
 Pilgerodendron
 sur de Chile
 cubren más
 35° 30' S (P
 especie con
 es su longevidad
 dendrocronología
 debido a met
 y excelente o
 (Martínez y M
 para la const
 gran escala p
 muy frecuent
 antrópicos pa
 estos bosques
 Bannister et al
 su distribución
 (1999) por la l

Figura 11.46. Dis
 (1999).

Dinámica de bosques de Ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uviferum*)

Aspectos generales de los bosques dominados por *P. uviferum*

Pilgerodendron uviferum (D. Don) Florin o ciprés de las Guaitecas, es una conífera endémica de del sur de Chile y algunas zonas adyacentes de Argentina (figura 11.46). Los bosques dominados por esta especie cubren más de 1 millón de hectáreas abarcando unos 1.600 km desde los 39° 35' (Martínez 1981) a los 55° 30' S (Pisano 1977), concentrándose en las islas de la Patagonia Insular Chilena, lo que cataloga a esta especie como la conífera más austral del planeta (Lara *et al.* 2006). Una de las particularidades de esta especie es su longevidad y lento crecimiento, pudiendo vivir más de 850 años, lo que la hace ideal para estudios dendrocronológicos en el sur de Chile (Aravena 2007). Otra de las particularidades de esta especie es que debido a metabolitos secundarios en su corteza y madera (Solís *et al.* 2004), su madera tiene gran durabilidad y excelente calidad, condición que ha impulsado su masiva explotación desde el siglo XVII hasta la actualidad (Martínez y Muñoz, 1988, Lara *et al.* 2006). La utilización histórica de la especie para postes y durmientes o para la construcción de botes o casas ha causado la destrucción extensiva de cipresales mediante incendios a gran escala para facilitar el acceso a los árboles (Lara *et al.* 2006, Bannister *et al.* 2008). En este contexto, es muy frecuente encontrar grandes extensiones de cipresales con árboles muertos en pie a causa de incendios antropogénicos para favorecer la accesibilidad a la madera, lo que ha modificado la estructura y composición de estos bosques atravesando el umbral de persistencia de la especie (Lara *et al.* 2006, Soto y Figueroa 2008, Bannister *et al.* 2008). Esta constante presión ha producido un enorme deterioro para la especie a lo largo de su distribución y por esta razón ha sido catalogada como "vulnerable" (Walter y Gillett 1998, Farjon y Page 2000) por la IUCN e incluida en el Apéndice I de la convención CITES (Hechenleitner *et al.* 2005).

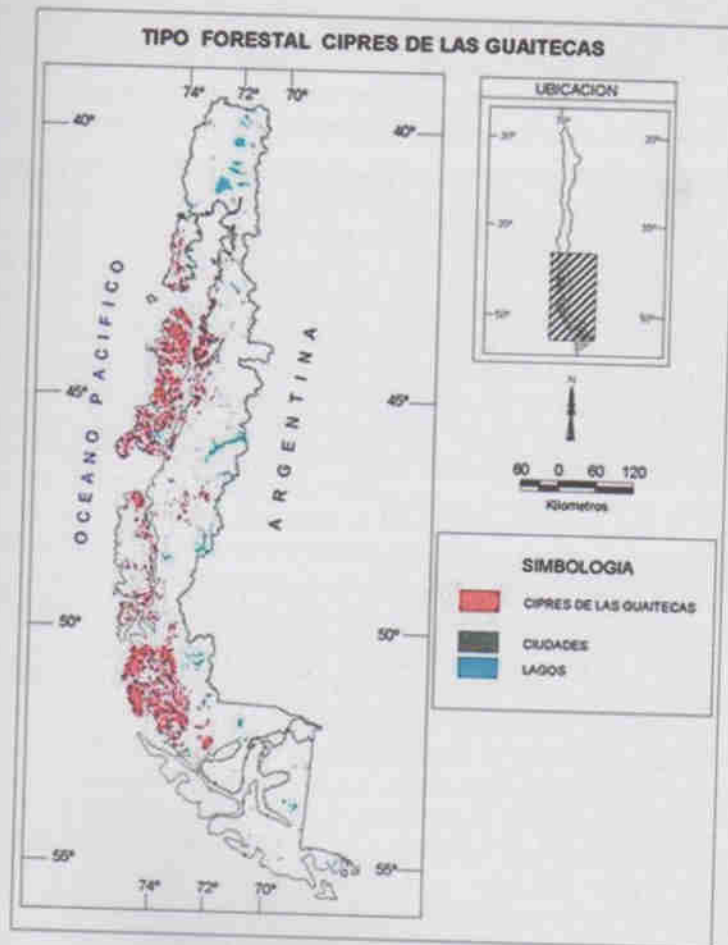


Figura 11.46. Distribución geográfica del tipo forestal ciprés de las Guaitecas en Chile (elaborado a partir de CONAF *et al.* 2000).

A diferencia de otros bosques dominados por coníferas como *Araucaria araucana*, *Austrocedrus chilensis* y *Fitzroya cupressoides*, los bosques dominados por *P. uviferum* se encuentran en paisajes y sustratos formados luego de la glaciación, sobre suelos ácidos, pobres en nutrientes y de drenaje restringido en sitios húmedos y con altas precipitaciones (2.500-8.000 mm), generalmente asociados a turberas dominadas por *Sphagnum* y otras especies como *Tepualia stipularis*, *Drimys winteri*, *Podocarpus nubigena*, *Nothofagus nitida*, *Nothofagus betuloides* y *Weinmannia trichosperma* (Lara *et al.* 2006). Estos bosques turbosos de *P. uviferum* (figura 11.47) son de los bosques costeros templados lluviosos menos estudiados del sur de Sudamérica (Holz y Veblen 2009) y existe muy poca información sobre su dinámica en condiciones prístinas o el régimen de disturbios al cual estos bosques son sometidos (Bannister *et al.* 2008).

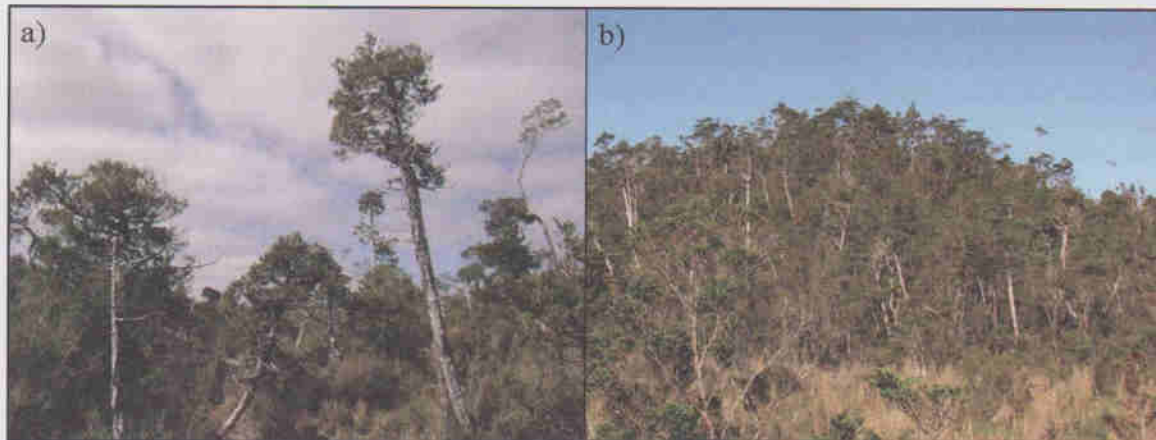


Figura 11.47. Bosques prístinos dominados por *Pilgerodendron uviferum* ubicados en el valle del río Zorra (Parque Tantauco), en el sur de la Isla de Chiloé. a) Bosques turbosos; b) Bosques de monte (Fotos: Jan R. Bannister).

Pese a que desde principios del siglo XX existen estudios que han incluido a los bosques dominados por *P. uviferum* en clasificaciones ecológicas o fitogeográficas a nivel general (Skottsberg 1916, Fuenzalida 1950, Schithüsen 1960, Oberdorfer 1960), no es sino hasta el año 1981 en que se realizan los primeros estudios sobre la estructura y dinámica de estos bosques. Ese año se realiza la primera tipificación de los bosques nativos de Chile que se ocupa legalmente hasta la actualidad, así se creó un sólo tipo forestal Ciprés de las Guaitecas, el cual abarca desde el paralelo 40° hasta el 54° en forma más o menos continua (Donoso 1981). Ese mismo año el trabajo de Cruz y Lara (1981) crea los fundamentos de lo que hoy se conoce sobre la especie. Estos autores tipificaron y caracterizaron la dinámica de comunidades de *Pilgerodendron uviferum* ubicadas en el extremo austral de la Isla Grande de Chiloé (hoy Parque Tantauco), definiendo cinco tipos de comunidades con la especie: "turberas con ciprés", "bosque abierto de ciprés", "bosque de ciprés-tepú", "bosque de tepú con ciprés muy raro", y "reñoval mixto con ciprés quemado".

Dinámica de bosques dominados por *P. uviferum*

La descripción sobre la dinámica de *P. uviferum* de Cruz y Lara (1981) fue luego complementada por los estudios de Plaza (2001), Bannister (2004, 2012) y Bannister *et al.* (2012). Según estos estudios, en condiciones naturales, existiría un mosaico de situaciones distintas en que habita *P. uviferum*. La sucesión natural de esta especie estaría íntimamente relacionada con un gradiente de mejoramiento de las condiciones de drenaje del suelo, dentro del cual se ubicarían los distintos tipos de comunidades con *P. uviferum* descritos por Cruz y Lara (1981). Según este modelo, la sucesión primaria comenzaría en los sectores planos sin drenaje en que las primeras especies colonizadoras son musgos del tipo *Sphagnum* o gramíneas. Luego del desarrollo en altura de la turba se originarían zonas de mejor drenaje que son colonizadas por *Pilgerodendron uviferum*. La comunidad de esa forma pasaría de una "turbera con ciprés" a un "bosque abierto de ciprés", que presenta una estructura multietárea y tiene abundante regeneración (estructura original de C1 en figura 11.48). La gran competencia generada por las extremas condiciones de sitio, determinaría una alta tasa de mortalidad, la cual generaría una curva diamétrica con una fuerte pendiente negativa (Cruz y Lara 1981, Bannister 2004). A medida que pasa el tiempo las condiciones de drenaje del suelo irían mejorando y se iniciaría la invasión de especies más exigentes, como son *Nothofagus betuloides* y *Tepualia stipularis*, constituyéndose

el "bosque de...
pero el estable...
acompañantes...
sombra e inhi...
aplana y se pa...
C3 en figura 1...
a mejores con...
Nothofagus...
modelo los bo...
transicional en...
tipo de bosque...
a partir de bos...
el umbral de p...
winteri, *Notho*...
de bosques per...
por Bannister e...
Debido...
cobertura de *Te*...
extraño que la...
hayan estudiado...
2012). En este c...
de la especie pa...
(2012) presenta...
en el valle del r...
autores clasifica...
y bosques turbos...
los bosques de...
alturas de hasta...
encuentran en...
individuos de m...
individuos de so...
en ausencia de al...
a estos sitios a p...
Simard *et al.* 20...
autogénicos (suc...
cual se contradic...
mejoramiento de...
Los resul...
extremamente to...
alteraciones cata...
sucesionalmente...
se desarrollaría d...
lado, en bosques t...
donde se establec...
con abundante re...
compitiendo perm...
Cruz y Lara (198...
son árboles de pe...
tipos "turberas co...
laderas o lomas ex...
desarrollarían este...
bosques se desarro...
equivalentes a los

el "bosque de ciprés-tepú". En este tipo de comunidad, *P. uviferum* mantiene una estructura multietánea, pero el establecimiento y desarrollo de su regeneración disminuiría debido al dosel formado por las especies acompañantes. En la medida que estas especies se desarrollan, forman un dosel continuo que produce más sombra e inhibiría el establecimiento *P. uviferum*. En este proceso la estructura diamétrica multietánea se aplana y se pasaría a un "bosque de tepú con ciprés muy ralo" (estructura de L1 y situación original de C2 y C3 en figura 11.48). Finalmente, los suelos gley en que se desarrollan estas comunidades se irían modificando a mejores condiciones de drenaje, en que *P. uviferum* sería desplazado por un bosque formado por *T. stipularis*, *Nothofagus nitida*, *Podocarpus nubigena* y *Drimys winteri* (Cruz y Lara 1981, Bannister 2004). Según este modelo los bosques de *P. uviferum* sucesionalmente avanzados o *Old Growth* representarían sólo una fase transicional en la sucesión forestal de estas comunidades. Cruz y Lara (1981) también definen un quinto tipo de bosque llamado "renoval mixto con ciprés quemado" el cual corresponde a un renoval desarrollado a partir de bosques de *P. uviferum*, que fueron destruidos por incendios y que debido a haber traspasado el umbral de persistencia de *P. uviferum*, son dominados en la actualidad por otras especies como *Drimys winteri*, *Nothofagus nitida*, *Saxegothaea conspicua*, *Tepualia stipularis* y *Weinmannia trichosperma*. Este tipo de bosques perdió luego de los incendios gran parte de su estructura como se puede ver en bosques estudiados por Bannister *et al.* (2012) y presentados en la figura 11.48.

Debido a la gran extensión de cipresales quemados con el objetivo de eliminar especialmente la cobertura de *Tepualia stipularis*, de tal forma de mejorar el acceso a la extracción de troncos de ciprés, no es extraño que la mayoría de los estudios sobre la especie se hayan realizado en bosques alterados y muy pocos hayan estudiado los procesos ecológicos que ocurren en bosques prístinos (Cruz y Lara 1981, Bannister *et al.* 2012). En este contexto información ecológica básica como la necesidad de alteraciones catastróficas por parte de la especie para regenerarse o su tolerancia a la sombra ha sido frecuentemente discutida. Bannister *et al.* (2012) presentaron los resultados de su investigación en cipresales prístinos del sur de Chiloé, específicamente en el valle del río Zorra en el Parque Tantauco, con una nueva mirada al modelo de Cruz y Lara (1981). Estos autores clasificaron los bosques dominados por *P. uviferum* en dos tipos, los bosques de monte (*upland forests*) y bosques turbosos (*bog forests*), los cuales se diferencian según el sitio en que se ubican (figura 11.47). Así los bosques de monte se encuentran en laderas de cerros o lomas desarrollándose con grandes áreas basales, alturas de hasta 20 metros y una estructura vertical rica en estratos. Por el contrario los bosques turbosos se encuentran en zonas planas, anegadas, y asociadas a turberas dominadas por *Sphagnum*, desarrollándose con individuos de menores diámetros y alturas de hasta 5 metros. En ambos casos *P. uviferum* podría presentar individuos de sobre 1.000 años. Estos autores postulan que al igual que en bosques turbosos de zonas boreales, en ausencia de alteraciones catastróficas, procesos de paludificación (acumulación de materia orgánica) llevan a estos sitios a perder productividad a medida que pasa el tiempo (Fenton *et al.* 2005, Lavoie *et al.* 2005, Simard *et al.* 2007). En este sentido la acumulación de turba está controlada mayoritariamente por factores autógenos (sucesión) y la reducción por factores alógenos como los incendios (Simard *et al.* 2007), lo cual se contradice con la idea inicial de una sucesión natural íntimamente relacionada con un gradiente de mejoramiento de las condiciones de drenaje del suelo.

Los resultados presentados por Bannister *et al.* (2012) muestran que *P. uviferum* es una especie extremadamente tolerante al estrés, puede crecer a tasas muy bajas, puede regenerarse en ausencia de grandes alteraciones catastróficas, y por este motivo la especie puede persistir a lo largo del tiempo en bosques sucesionalmente avanzados. De esta forma en ausencia de alteraciones catastróficas, la dinámica de *P. uviferum* se desarrollaría de forma diferente en los bosques de monte y en los bosques turbosos (figura 11.49). Por un lado, en bosques turbosos la especie colonizaría turberas en los sectores o "islas" de mejor drenaje (*hummocks*), donde se establecería y desarrollaría. Sin embargo, a medida que avanza la sucesión, la especie se mantendría con abundante regeneración a través del tiempo mostrando de esta forma la estructura multietánea típica y compitiendo permanentemente con *Sphagnum* sp. y el efecto de la paludificación. Tal como lo señalado por Cruz y Lara (1981) muchas veces el sitio es tan extremo que la máxima expresión de este tipo de bosques son árboles de pequeño diámetro pero de edad muy avanzada. Este tipo de bosques sería equivalente a los tipos "turberas con ciprés" y "Bosque abierto de ciprés" del modelo de Cruz y Lara (1981). Por otro lado en laderas o lomas extremadamente húmedas pero con mejor drenaje y con menor competencia de *Sphagnum*, se desarrollarían estos "bosques de monte" luego de la colonización de *P. uviferum*. Debido al mejor sitio estos bosques se desarrollan con mayores áreas basales y mayor cantidad de especies compartiendo el dosel y serían equivalentes a los tipos "bosque de ciprés-tepú" y "bosque de tepú con ciprés muy ralo". Sin embargo, debido

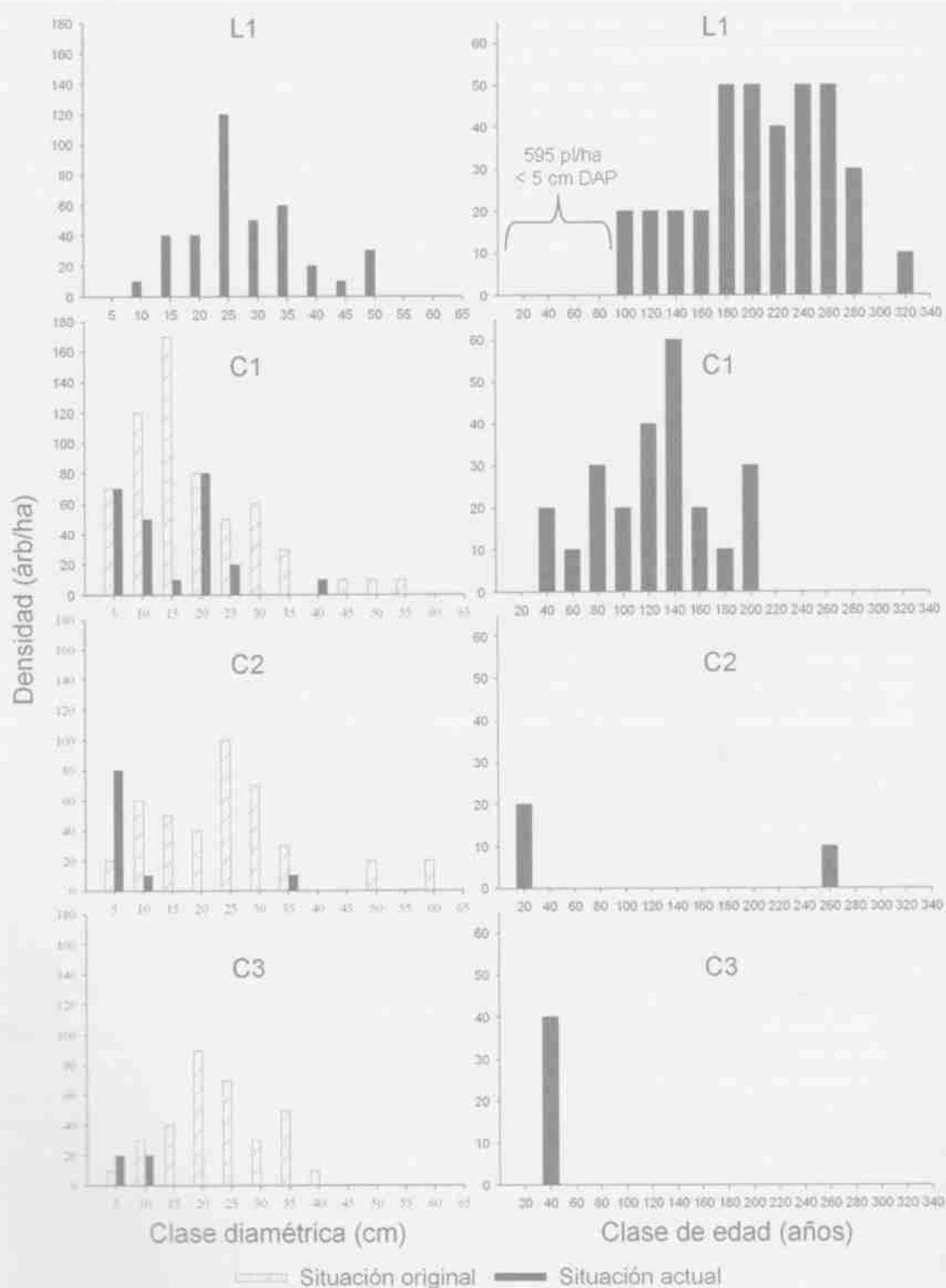


Figura 11.48. Cambios en estructura diamétrica en rodales de *P. uviferum* en la cordillera de Pirulil en la zona del lago Tepuhueico, luego de severos incendios antrópicos en el año 1942 (izquierda). Estructura de edades de individuos vivos de *P. uviferum* en los mismos rodales (derecha). L1 corresponde a un sitio pristino. En su estructura de edades se indica que pese a no haber árboles en las clases de edad menores existen individuos < 5 cm DAP los cuales muchas veces son de avanzada edad. C1, C2 y C3 corresponden a diferentes sitios quemados. El sitio C1 correspondió a un sitio que actualmente se estaría recuperando. Columnas negras = situación actual; Columnas achuradas = situación original antes del incendio de 1942, reconstruida de tocones y árboles muertos en pie. Extraído y modificado de Bannister *et al.* (2008).

a la tolerancia a
muy raro" la es
a bajas cantidad
2012). Esta situ
Es evidente
lugares no alter
Austrocedrus c
información

Tiempo

Figura 11.49. Mod...

Régimen
En cuanto
escala local camb
en la dinámica d
1-40" S). Ademá
dificilmente destr
taña debido a la
solo estudiada l
"altugados" por n
En las az
peripitaaciones, l
razones espres
2004. Algunos e
monstraron regis
1942-1990-1960)
semanas de tiemp
Pavón (1993) en
depo de la última
reconstrucción deb
Pase a este decim

a la tolerancia al estrés y lento crecimiento por parte de *P. wiferum*, en los bosques del tipo "Tepú con ciprés muy raro" la especie no sería desplazada del lugar, sino que se podría mantener por siglos o milenios en base a bajas cantidades de regeneración natural y posiblemente por medio de dinámica de claros (Bannister *et al.* 2012). Esta situación se puede observar en la estructura de edades de LI en la figura 11.48.

Es evidente que aún falta mucha investigación para entender bien la dinámica de esta especie en lugares no alterados. En comparación a otras coníferas como *Araucaria araucana*, *Fitzroya cupressoides* o *Austrocedrus chilensis*, sobre *P. wiferum* son muy pocos los estudios que existen y enorme la necesidad de información científica.

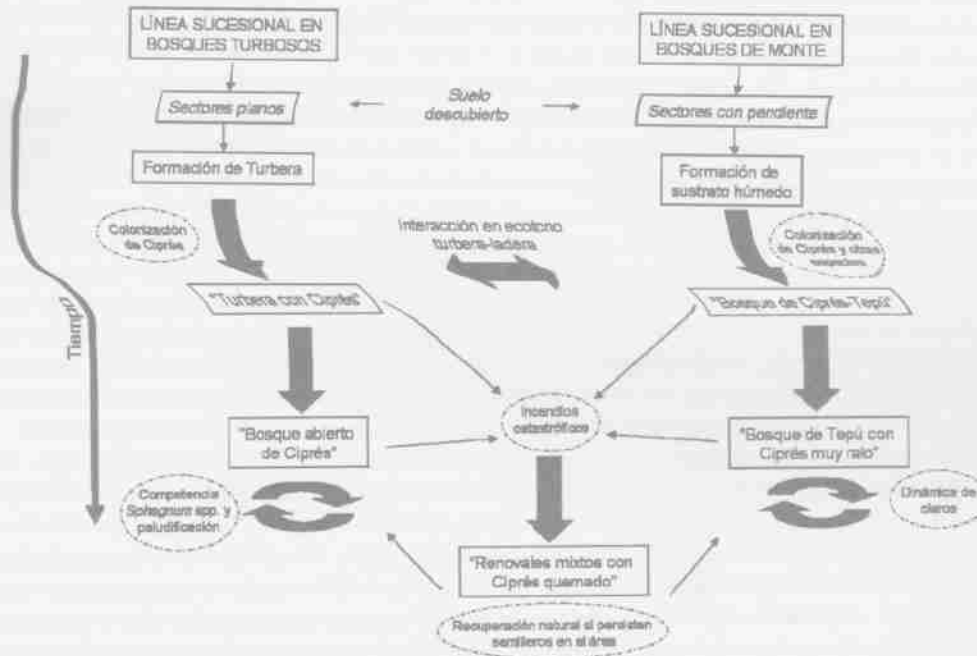


Figura 11.49. Modelo conceptual de la dinámica de bosques de *Pilgerodendron wiferum* basado en el modelo de Cruz y Lara (1981) y los resultados preliminares presentados por de Bannister y Bauhus (2010).

Régimen de disturbios en bosques de *Pilgerodendron wiferum*

En cuanto al régimen de disturbios que afecta a los bosques de *P. wiferum* se conoce bastante poco. A escala local cambios en el nivel freático debido a movimientos tectónicos, podrían ser un factor importante en la dinámica de la especie como es señalado por Szeicz *et al.* (2003) para los bosques del lago Miranda (~46° S). Además debido a que los cipreses son normalmente de estatura baja y con raíces profundas, son difícilmente desarraigados por temporales de viento. Por otro lado, el efecto de la paludificación (avance de la turba debido a la acumulación de materia orgánica) en este tipo de bosques, es una gran incógnita y no ha sido estudiada hasta ahora, llegando a haber casos en lugares prístinos en que cipreses de 2 m de altura son "ahogados" por musgos del tipo *Sphagnum* (Jan Bannister observación de terreno).

En las zonas templadas costeras de la Patagonia Insular, debido a las extremadamente altas precipitaciones, los incendios están principalmente restringidos a la actividad humana, sin embargo, en ciertas ocasiones cipreses pueden ser golpeados por rayos iniciándose incendios naturales locales (Holz y Veblen, 2009). Algunos estudios en base a fósiles de polen como los de Haberle *et al.* (2000) y Szeicz *et al.* (2003) encontraron registros de incendios en bosques dominados por *P. wiferum* previos a la colonización Europea (AD 1400-1500) los cuales fueron adscritos a indígenas Chonos. Sin embargo es posible encontrar largos periodos de tiempo sin alteraciones catastróficas significativas, como los bosques estudiados por Lumley y Switsur (1993) en la Península de Taitao (~46° S). Estos autores encontraron periodos de hasta 10.000 años, luego de la última glaciación, con una relativamente continua presencia de *P. wiferum*. Luego de este periodo posiblemente debido a un gran evento volcánico (2.650 años BP), la especie mostró un rápido decaimiento. Pese a este decaimiento, los tres estudios muestran que *P. wiferum* puede recuperarse en la ausencia de grandes

incendios (Lumley y Switsur 1993, Haberle *et al.* 2000, y Szeicz *et al.* 2003). El problema es que luego de la llegada de colonos europeos y chilenos en el siglo XVIII y XIX, ha habido un considerable aumento en la frecuencia de incendios en la Patagonia Norte (Holz y Veblen 2011). Holz y Veblen (2011), además señalan que este aumento en la frecuencia de incendios está fuera del rango de variabilidad histórica de incendios para este tipo de ecosistemas.

Respecto a los incendios que ocurren en los bosques de *P. uviferum*, Holz y Veblen (2009) describen dos tipos de patrones. El primero llamado "Patrón de bosque alto" que se aplica a los rodales sobre sitios de mejor drenaje en el cual *P. uviferum* comparte el dosel con otras especies del género *Nothofagus* sp., *Podocarpus nubigena* y *Myrtaceae* sp. Este patrón se caracteriza por incluir incendios de copas, de gran severidad pero baja frecuencia, asociados a sequías regionales extensivas. El segundo patrón llamado "Patrón de bosque turboso" se aplica a los sitios turbosos de peor drenaje donde *P. uviferum* ocurre más o menos de forma monoespecífica, y con individuos de pequeñas dimensiones. Este patrón se caracteriza por tener incendios superficiales, de menor intensidad pero mayor frecuencia, asociados a sequías regionales de menor intensidad que las encontradas para el "Patrón de Bosque Alto". Además en rodales ubicados en el borde entre turberas y sitios de mejor drenaje estos autores encontraron un patrón de severidad mixto en el cual ocurren incendios superficiales y de copas.

Según Cruz y Lara (1981) y Bannister *et al.* (2012), la especie puede recuperarse luego de incendios de baja intensidad en los lugares en que árboles semilleros persisten, pero debido al incremento de la frecuencia e intensidad de los incendios (Holz y Veblen 2011) la resiliencia de los bosques de *P. uviferum* ha sido severamente afectada. Por este motivo existen extensas zonas de cipresales quemados con muy baja abundancia y frecuencia de regeneración de la especie. Contrasta a esta situación de Chiloé los rodales estudiados por Plaza (2001) en lago Vargas, Región de Aysén, donde el autor encontró abundante reclutamiento de árboles y brinzales en rodales post incendio lo que indicaría que los incendios no traspasaron el umbral de persistencia de *P. uviferum* y la especie ha podido ser capaz de persistir y recuperarse nuevamente. En general la regeneración de *P. uviferum* luego de incendios generalmente se ubica agrupadamente alrededor de árboles semilleros por lo que estos "legados biológicos" son de gran importancia para la conservación a largo plazo o para un enfoque de restauración pasiva para las zonas quemadas (Bannister 2012).

Finalmente, el aumento de la población y presión esperado para la Patagonia Norte acompañado de la tendencia al aumento continuo en temperatura y sequías para la zona van a seguir aumentando la frecuencia de incendios en estos ecosistemas moviendo constantemente el régimen de incendios fuera del rango de variabilidad histórico para este tipo de bosques (Holz y Veblen 2011). Esto sin duda afectará la resiliencia de los bosques dominados por *P. uviferum* y abre enormes interrogantes sobre las posibilidades de conservación y restauración de estos valiosos y poco estudiados bosques de la Patagonia.

Dinámica de bosques de *Fitzroya cupressoides* (alerce) en Chile

Fitzroya cupressoides (alerce) es una especie notable de los bosques de Sudamérica, ya que es la segunda especie más longeva a nivel mundial, pudiendo vivir hasta 3.600 años (Lara y Villalba 1993), y alcanzar 50 metros de altura y 5 metros de diámetro (Veblen *et al.* 1976). Los bosques de *F. cupressoides* tienen gran parte de su distribución en la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes en Chile, y en menor proporción en la cordillera de la Costa, existiendo algunas pequeñas poblaciones en la Depresión Intermedia y en la cordillera de los Andes en Argentina, en sectores cercanos a la frontera. El área total para el tipo forestal alerce en Chile es de 265.000 ha (CONAF *et al.* 1999). Latitudinalmente se distribuye como poblaciones dispersas entre los 39° 53' S en la cordillera de la Costa hasta los 43° S en la cordillera de los Andes (Donoso *et al.* 2006, Soto 2009). En la cordillera de los Andes, *F. cupressoides* se distribuye principalmente entre los 500 y 1.100 a 1.200 msnm y en la cordillera de la Costa esta conífera crece mayoritariamente entre los 600 a 1.000 m s.n.m. (Donoso *et al.* 1996b). En la Depresión Intermedia se han descrito pequeñas poblaciones de alerce ubicadas en terrenos planos entre los 65 a 100 m s.n.m. cerca de Puerto Montt (Fraver *et al.* 1999). Los bosques de alerce se desarrollan en un clima templado oceánico húmedo, caracterizado por precipitaciones anuales en el límite Norte y en la Depresión Intermedia desde los 2.000 mm en hasta más de 5.000 mm en los sitios sobre los 700 msnm (Donoso *et al.* 2006). *F. cupressoides* se desarrolla en suelos ácidos, frecuentemente con mal drenaje, con fuertes restricciones para el desarrollo vegetacional, que son característicos de las diferentes unidades fisiográficas donde crece esta especie. En la cordillera de los Andes crece sobre suelos delgados de desarrollo incipiente, de origen volcánico, mientras que en la cordillera de la Costa predominan los suelos de origen

metamórfico, y en la Depresión Intermedia sobre suelos ñadi originados de cenizas volcánicas sobre depósitos glaciales o fluvio-glaciales, que se caracterizan por su mal drenaje (Fraver *et al.* 1999).

A lo largo del gradiente altitudinal, *Fitzroya cupressoides* crece en diferentes sub-tipos forestales descritos por Donoso *et al.* (1987, 1990). En la cordillera de los Andes y de la Costa, los bosques con la mayor proporción de esta conífera, crecen entre los 800-1.200 m s.n.m., donde forma el sub-tipo *F. cupressoides*-*Nothofagus betuloides*. En altitudes medias (500-800 m s.n.m.), forma el sub-tipo *F. cupressoides*-*Nothofagus ñada*, acompañado además de *Tepualia stipularis*, *Podocarpus nubigena* y *Amomyrtus luma* (Lara 1991). En altitudes bajas (100 - 500 m s.n.m.) alerce es escaso y se asocia con especies del tipo siempreverde, tales como *Laureliopsis philippiana*, *Saxegothaea conspicua*, *Caldcluvia paniculata* y *Amomyrtus Luma* (Veblen *et al.* 1995), para formar el subtipo alerce marginal. En los sitios de peor drenaje relativo se desarrolla el subtipo *F. cupressoides*-*Pilgerodendron uviferum*.

Los bosques de alerce han estado y siguen estando sometidos a una serie de disturbios de origen antropico, siendo los más frecuentes los incendios y la corta debido a la gran calidad de su madera (Donoso 1993, Lara *et al.* 2003). En la Cordillera de los Andes, los disturbios principales sobre estos bosques han sido los deslizamientos de tierra y volcanismo, a través de la depositación de tephra y corridas de lava, además del aprovechamiento maderero y en menor medida los incendios (Lara 1991, Veblen *et al.* 1995, Lara *et al.* 2003). Debido a diferencias de los regimenes de alteración y de sitio, la dinámica de los bosques de alerce caracterizada por un modo de regeneración catastrófico dominante que lleva a la formación de rodales únicamente de una sola cohorte presenta diferencias entre las cordilleras de los Andes y de la Costa, por lo cual se describirán por separado. La dinámica de las poblaciones de alerce de la Depresión Intermedia se describe en el capítulo 17 de Restauración.

Cordillera de los Andes

Las alteraciones catastróficas tales como deslizamientos de tierra o volcanismo que ocurren en forma localizada en los bosques de alerce destruyen comúnmente a todos los individuos vivos, liberando luz, destruyendo el suelo por completo, lo que da origen a una sucesión primaria que empieza directamente sobre el sustrato o suelo escipiente. En estos sitios, las semillas de alerce son capaces de germinar y establecer plántulas en períodos que van de una a más de cuatro décadas (Lara 1991). Las plantas crecen lentamente, pero como la habilidad competitiva de las otras especies en este sitio es baja, al cabo de varias décadas (o siglos en los sitios más desfavorables, por ejemplo corridas de lava), se logra establecer un rodal que tiene una sola cohorte, que a pesar de la dispersión de edades de 100 o más años, puede considerarse coetánea para una especie tan longeva como el alerce, que puede vivir más de 3.600 años (Lara 1991, Donoso *et al.* 1993, Lara y Villalba 1993).

La dinámica de los rodales del sub-tipo *Fitzroya cupressoides*-*Nothofagus betuloides* creciendo en las laderas del Volcán Apagado (950 m de altitud) sobre tephras en sitios que fueron completamente devastados por la erupción del volcán (no fechada) han sido estudiados por Lara (1991). Las estructuras de edad para rodales jóvenes en las laderas, muestran claramente el modo de regeneración catastrófico de alerce en que los rodales jóvenes tienen una sola cohorte de alerce con árboles en las clases 50-99 años y 300-349 años y *Nothofagus betuloides* (coihue de Magallanes), también con una sola cohorte de hasta 150-199 años (Rodal CT5, figura 11.50, Lara 1991). El rodal CT6 también en un área cubierta de tephras que fue devastada por una erupción volcánica a una altitud de 960 m, muestra la evolución que cabría esperar para rodales coetáneos con una sola cohorte, que continua teniendo una estructura de edad en forma de campana con un rango que abarca las clases 250-299 años y 750 a 799 años. Coihue de Magallanes presenta una estructura similar, pero con una cohorte mucho más joven que ocupa las clases 50-99 años a 250-299 años (figura 11.50).

Alerce también coloniza y se desarrolla como rodales de una sola cohorte en deslizamientos, hasta formar rodales de bosque adulto. La figura 11.51 muestra un rodal en el Parque Nacional Alerce Andino ubicado a 480 m de altitud, que presenta un rango de edades de 600 a 1.300 años para alerce (Lara *et al.* 1991). Esta estimación se basa solamente en determinaciones parciales que no cubren todo el radio del árbol por no haber podido o por no haber podido alcanzar el centro con el taladro de incremento. La estructura de diámetro varia entre 120 y 280 cm para los árboles vivos y tiene una forma acampanada, como una evidencia adicional que se trata de una sola cohorte. Cabe destacar que en este rodal los individuos de menor edad que corresponden a un valor parcial, son de más de 600 años, lo cual indica que al menos por ese período no ha habido establecimiento de alerce en este rodal, y que éstos no existen tampoco en las clases menores a 120 cm de diámetro (figura 11.51). *Saxegothaea conspicua*, *Laureliopsis philippiana* y *Amomyrtus luma* en esta

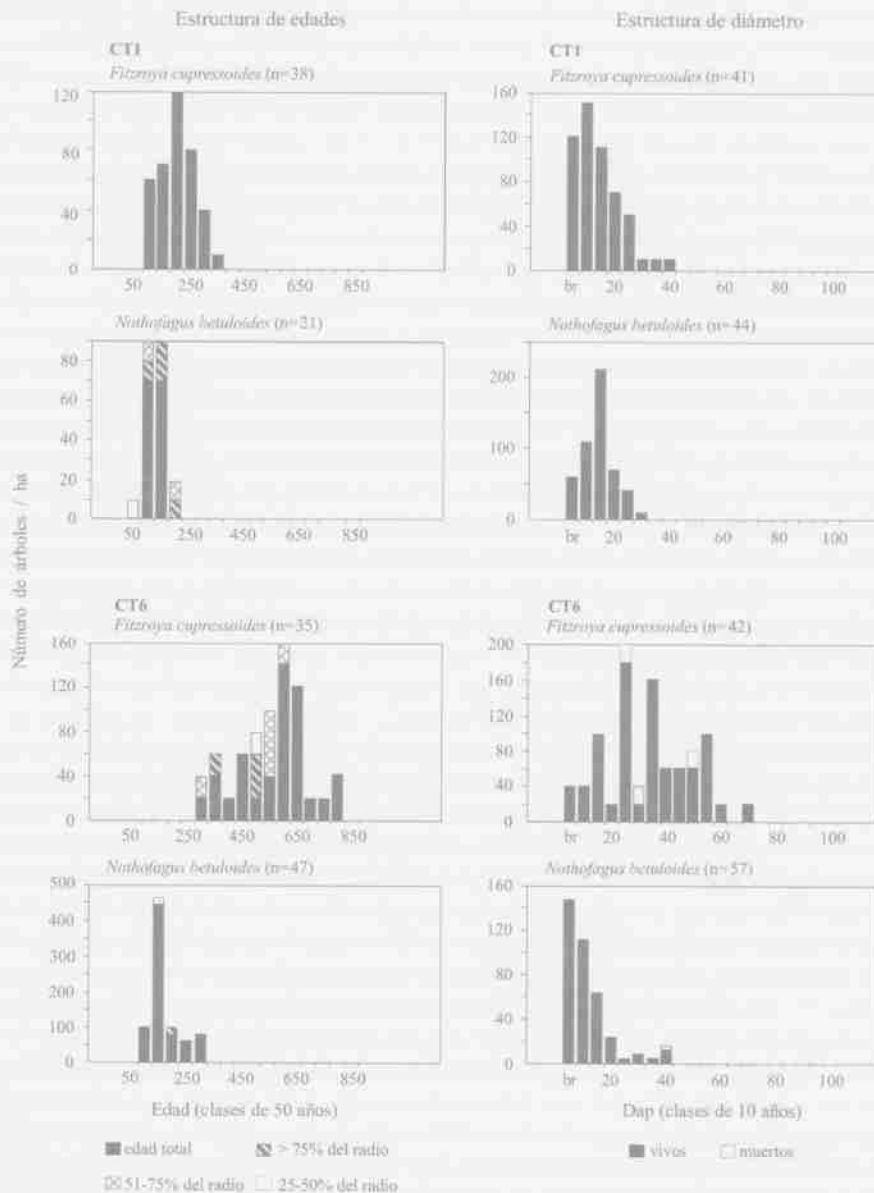


Figura 11.50. Estructura de edades (izquierda) y de diámetro (derecha) para el rodal CT1 (arriba) y CT6 (abajo) dominados por *Fitzroya cupressoides* (alerce) y *Nothofagus betuloides* (coihue de Magallanes) creciendo sobre tefras en un área alterada por el volcán Apagado a 950- 970 m de altitud (Lara 1991).

parcela presentan poblaciones mucho más jóvenes, y en los dos últimos casos también están presentes como brinzales, lo que se interpreta como un modo de regeneración por claros para *L. philippiana*, y continuo bajo dosel en el caso de *A. luma* (figura 11.51, Lara 1991). Por otra parte, se ha visto que la dominancia de alerce en los deslizamientos aumenta con la altitud comparada con la de otras especies tales como coihue de Chiloé, tino, y otras especies, que reducen su habilidad competitiva en sitios de mayor altitud (figura 11.52).

Un estudio de dinámica y regeneración en claros realizado en el Parque Nacional Alerce Andino a altitudes entre 265-300 m y 910-925 m mostró que las áreas de claros expandidos fluctuaban entre 283 y 2.462 m² (figura 11.53, Ramírez de Arellano 1997). La mayoría de los claros son formados por *Nothofagus nitida* a estas altitudes, en cambio en el sitio de 910 - 950 m de altitud domina *Nothofagus betuloides* como formador de claros, alerce ocupa en todos los casos un segundo lugar (cuadro 11.7, Ramírez de Arellano 1997). Respecto a la colonización de los claros, alerce está presente como plántulas (cuadro 11.7). No obstante, brinzales de esta especie sólo están presentes en el sitio a 910-925 m (6,7 % del número total de brinzales). Entre los

Figura 11.51. Estructura de edades (alerce) y de diámetro (luma) creciendo sobre tefras en un área alterada por el volcán Apagado a 950- 970 m de altitud (Lara 1991).

sucesores potenciales de *L. philippiana* y *A. luma* por Donoso et al. (1997). Estos autores también observaron como deslizamientos.

A partir de esto se interpreta como un modo de regeneración por claros de alteración de otras especies (Ramírez de Arellano 1997).

Número de árboles / ha

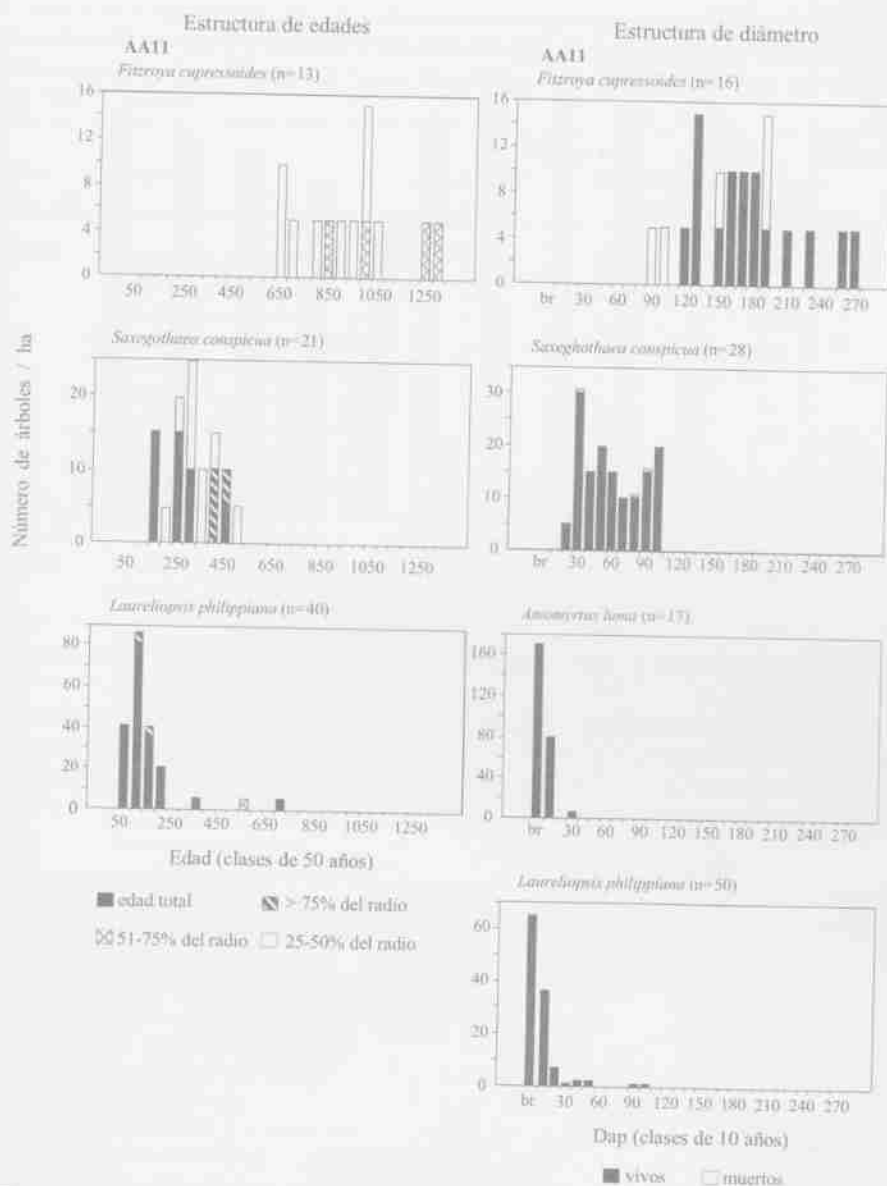


Figura 11.51. Estructura de edades (izquierda) y de diámetro (derecha) para el rodal AA11 dominados por *Fitzroya cupressoides* (alerce), *Saxegothaea conspicua* (mañío de hojas cortas), *Laureliopsis philippiana* (tepa) y *Amomyrtus luma* (luma) creciendo sobre un deslizamiento antiguo en el Parque Nacional Alerce Andino, cerca de la Laguna Fria a 460 m de altitud (Lara 1991).

sucesores potenciales, a mayor altitud domina *N. betuloides*, y bajo los 820 - 860 metros *N. Nitida*, seguido de *L. philippiana* y *S. conspicua* (cuadro 11.7, Ramírez de Arellano 1997). Una situación diferente fue descrita por Donoso *et al.* (1993) quienes reportaron la regeneración de *Fitzroya cupressoides* en claros producidos por la caída de árboles en bosques adultos de la cordillera de los Andes, especialmente sobre troncos caídos. Estos autores también describieron la regeneración exitosa de alerce después de disturbios catastróficos tales como deslizamientos.

A partir de los resultados de los sucesores potenciales en claros reportado en el párrafo anterior, junto al hecho que en estos rodales *Fitzroya* está presente únicamente como individuos de grandes diámetros, es interpretado como una indicación de que la dominancia de alerce en el área estudiada depende de la ocurrencia ocasional de alteraciones catastróficas, y que en ausencia de ellas, alerce sería gradualmente reemplazado por otras especies (Ramírez de Arellano 1997).

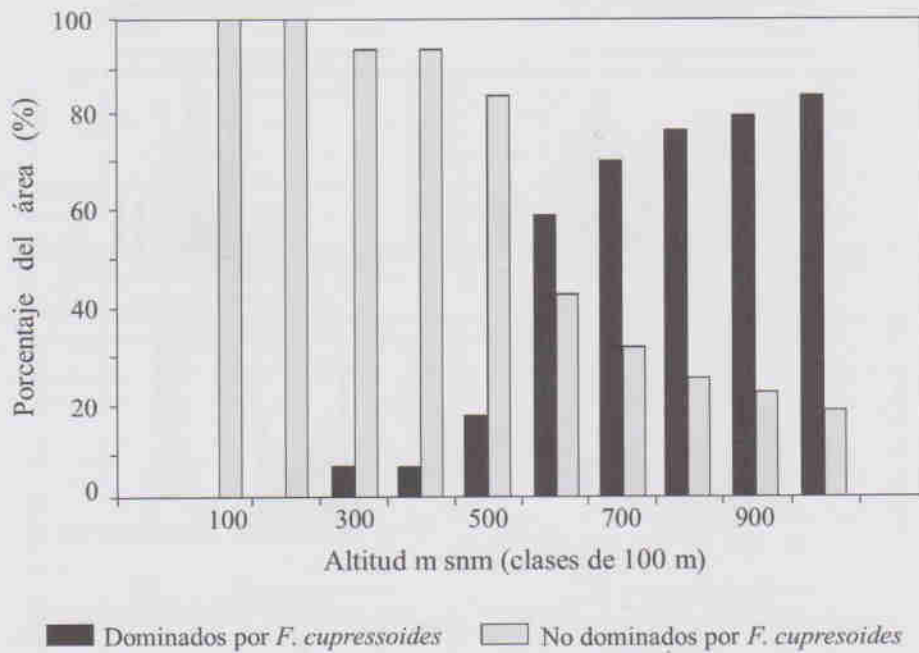


Figura 11.52. Colonización de deslizamientos a lo largo del gradiente altitudinal en el Parque Nacional Alerce Andino. Dominados por *Fitzroya cupressoides* $\geq 25\%$ de coberturas de copas de alerce respecto al total, estimado a partir de observaciones de terreno y en fotografías aéreas infrarrojas de escala detallada tomadas en 1980. No dominados por *Fitzroya cupressoides* cuando la cobertura de Alerce es $\leq 25\%$. Tomado de Lara (1991).

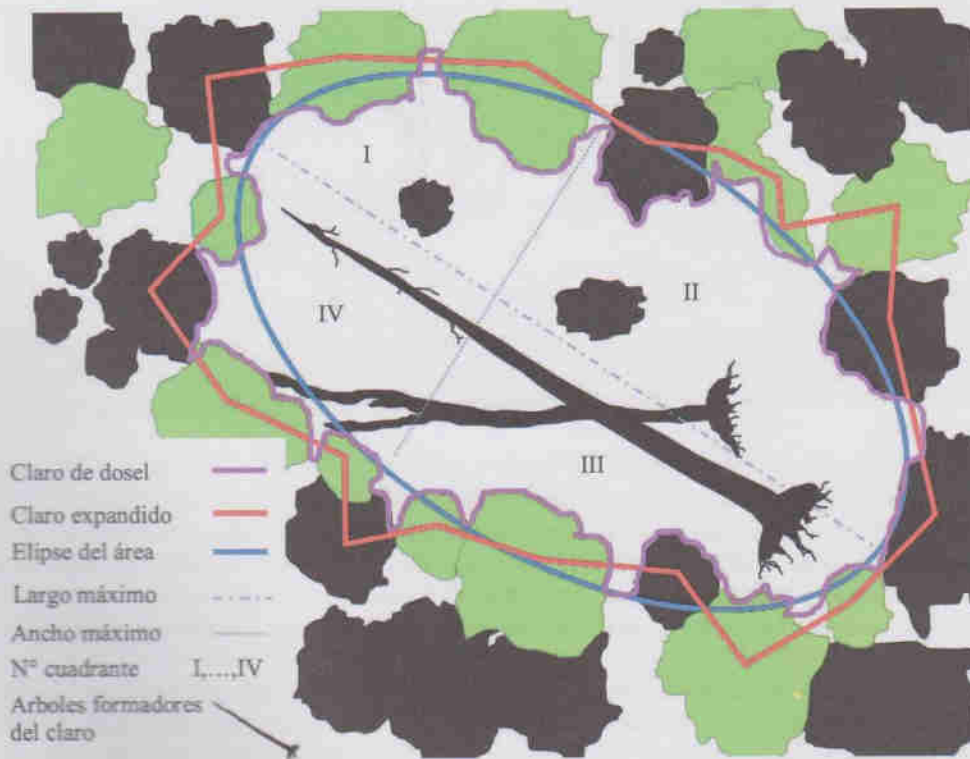


Figura 11.53. Esquema de un claro, tomado de Ramírez de Arellano (1997) siguiendo la metodología de Runkle (1981).

Cuadro 11.7. Densidad (Nº/ha) de plántulas y brinzales en claros y bajo el dosel de las especies arbóreas para los sitios de estudio. En el encabezado de cada sitio se indica su rango de altitud y la superficie total (m²) del número de parcelas de 2x2 m utilizadas para la estimación de la densidad. Rango de tamaño de los claros (m²): Sitio 1: 220-1808, Sitio 2: 156-314, Sitio 3: 55-265, Sitio 4: 141-942.

| Sitio | Altitud (m s.n.m) | Especie | Plántulas | | Brinzales | |
|---------------------------------|----------------------|--|-----------|------------|-----------|------------|
| | | | Claros | Bajo dosel | Claros | Bajo dosel |
| 1 | 910-925 | Superficie de la muestra (m ²) | 240 | 400 | 240 | 400 |
| | | <i>Fitzroya cupressoides</i> | 3.125 | 875 | 83 | 0 |
| | | <i>Nothofagus betuloides</i> | 9.625 | 3.700 | 2.083 | 325 |
| | | <i>Podocarpus nubigena</i> | 2.458 | 2.950 | 167 | 500 |
| | | <i>Saxegothaea conspicua</i> | | 75 | | |
| | | <i>Drimys winteri</i> | 1.083 | 7.225 | 83 | |
| | | <i>Embothrium coccineum</i> | 1.042 | 75 | 250 | |
| | | <i>Raukahu laetevirens</i> | | 225 | | |
| | | <i>Myrceugenia chrysocarpa</i> | 42 | 200 | | 25 |
| | | | | | 25 | |
| 2 | 820-860 | Superficie de la muestra (m ²) | 240 | 160 | 240 | 160 |
| | | <i>Fitzroya cupressoides</i> | 417 | 1.250 | | |
| | | <i>Nothofagus nitida</i> | 6.417 | 3.750 | 667 | 625 |
| | | <i>Podocarpus nubigena</i> | 250 | 500 | | |
| | | <i>Saxegothaea conspicua</i> | 3.333 | 20.875 | 417 | 313 |
| | | <i>Laureliopsis philippiana</i> | 1.917 | 1.250 | 500 | |
| | | <i>Drimys winteri</i> | 2.792 | 1.438 | 167 | 250 |
| | | <i>Weinmannia trichosperma</i> | 1.083 | 688 | 83 | |
| | | <i>Embothrium coccineum</i> | | 1.188 | 83 | 188 |
| | | <i>Lomatia ferruginea</i> | 167 | 438 | | |
| | | <i>Raukahu laetevirens</i> | | 1.188 | | 125 |
| <i>Myrceugenia chrysocarpa</i> | | 63 | | 63 | | |
| 3 | 540-645 | Superficie de la muestra (m ²) | 160 | 160 | 160 | 160 |
| | | <i>Fitzroya cupressoides</i> | 125 | | | |
| | | <i>Nothofagus nitida</i> | 4.375 | 125 | 3.313 | |
| | | <i>Podocarpus nubigena</i> | 2.875 | 250 | 500 | |
| | | <i>Saxegothaea conspicua</i> | 1.125 | 0 | 250 | |
| | | <i>Laureliopsis philippiana</i> | 3.125 | 3.625 | 2.500 | 500 |
| | | <i>Drimys winteri</i> | 2.563 | 5.250 | 2.000 | 625 |
| | | <i>Weinmannia trichosperma</i> | 250 | 125 | 188 | |
| | | <i>Luma apiculata</i> | | | 500 | 125 |
| | | <i>Tepualia stipularis</i> | | | 125 | |
| | | <i>Lomatia ferruginea</i> | 750 | 125 | 875 | |
| | | <i>Raukahu laetevirens</i> | 250 | 250 | 188 | |
| | | <i>Caldcluvia paniculata</i> | | | 63 | |
| 4 | 265-300 | Superficie de la muestra (m ²) | 160 | 160 | 160 | 160 |
| | | <i>Nothofagus nitida</i> | | | 375 | |
| | | <i>Podocarpus nubigena</i> | | | | |
| | | <i>Saxegothaea conspicua</i> | 1.000 | 2.750 | | 250 |
| | | <i>Laureliopsis philippiana</i> | 3.500 | 2.875 | 375 | 500 |
| | | <i>Drimys winteri</i> | 2.125 | 625 | 125 | 125 |
| | | <i>Weinmannia trichosperma</i> | 500 | | | |
| | | <i>Anomyrtus luma</i> | 15.375 | 17.125 | 1.625 | 2.875 |
| | | <i>Embothrium coccineum</i> | 125 | | | |
| | | <i>Lomatia ferruginea</i> | 750 | | | |
| | | <i>Geuvina avellana</i> | | | 125 | |
| | | <i>Raukahu laetevirens</i> | 1.000 | | | |
| | | <i>Myrceugenia planipes</i> | 125 | | | |
| | | <i>Caldcluvia paniculata</i> | 6.375 | 3.375 | 1.125 | 875 |
| <i>Crinodendron hookerianum</i> | 3.625 | 1.500 | 1.125 | 625 | | |

Cordillera de la Costa

La dinámica de bosques de alerce en esta unidad fisiográfica, indican que muchos de los rodales se han originado después de incendios de intensidad baja o moderada (Veblen y Ashton 1982, Parker y Donoso 1993), indicándose la presencia de árboles semilleros y ausencia de pastoreo como condiciones para que ocurra la regeneración de alerce (Sandoval y Donoso 1987).

Estudios dendrocronológicos basados en anillos de crecimiento indican que los incendios han afectado a los bosques de alerce de la cordillera de la Costa al menos desde el año 1397 (es decir hace más de 600 años), y que estos han sido iniciados por rayos o por población nativa en el período previo a la colonización europea (ver capítulo 12). Sin embargo, a partir de 1750 la mayoría de los incendios fueron originados por colonos europeos o por la población actual (Lara *et al.*, 1999). Después de los incendios de una intensidad baja o intermedia, alerce es capaz de establecerse principalmente por una abundante reproducción vegetativa de raíces expuestas o superficiales (Veblen y Ashton 1982) o de acodos de ramas bajas (Parker y Donoso 1993), además de la regeneración por semillas de árboles que sobrevivieron al incendio. El estudio realizado por Lara *et al.* (1999) muestra que después de los incendios se originan rodales de una sola cohorte muy coetánea (Rodal A en la figura 11.54), que con el paso del tiempo evolucionen en rodales que mantienen su característica de seguir formados por una sola cohorte, si bien el número de árboles ha disminuido y el rango de edades que son identificables se ha ampliado (Rodalet B y C en la figura 11.54, Lara *et al.* 1999). El rodal B presentaba árboles muertos en pie carbonizados y 84 % de los árboles vivos tenían al menos una herida de fuego, además de troncos caídos y árboles muertos de grandes dimensiones. El rodal D es un bosque adulto en un sitio de mal drenaje con un dosel abierto, en que alerce comparte su dominancia con *Pilgerodendron uviferum*, *Nothofagus betuloides* y *Drimys winteri*, figura 11.54). El rango de edad de alerce entre las clases 150 a 199 años y 950 a 999, muestran un modo de regeneración lento y esporádico.



Figura 11.54. Estructuras de edad (izquierda) y diámetros (derecha) para 14 rodales de *Fitzroya cupressoides* (alerce) en diferente estado de desarrollo creciendo en la cordillera de la Costa a 800-850 m de altitud (Lara *et al.*, 1999). Rodales de A a C Post-incendio. Rodal D creciendo en un sitio anegado junto a *Pilgerodendron uviferum*, *Nothofagus betuloides* y *Drimys winteri*.

En res
Un modo de
rodales coetá
deslizamiento
afectadas por
et al. 1999).
bosques adul
cupressoides
que la especie
de los Andes

Regeneración
conservación

El bos
El bos
ecosistema d
(Gremier *et al.*
100 % de em
(Nargas *et al.*
de cuatro esp
esadito (An
2006). Los in
En la actuali
que se biota
aproximadán
Cigu molina
desplazamien
La fie
Nothofag
en todos los
desarrolla en
confertifolia
albérea más
Juan Bueno
Nargas *et al.*

Regen
El int
albéreas (<
Nargas y Re
de dosel res
que *N. fern*
institucional
más afectado
= 2011, el 2
desarrollo av

Espec
En la
bosque bajas
sino permane
que árboles m

En resumen, los diferentes estudios muestran que alerce tiene una diversidad de modos de regeneración. Un modo de regeneración que destaca es el catastrófico, ya que la especie, se establece vigorosamente y forma rodales coetáneos después de alteraciones catastróficas tales como deposición de tephras, corridas de lava, deslizamientos y flujos aluvionales en la cordillera de los Andes (Lara 1991, Donoso *et al.* 1993), y en áreas afectadas por incendios de mediana y baja intensidad en la cordillera de la Costa (Veblen y Ashton 1982, Lara *et al.* 1999). Además de este modo de regeneración catastrófico, alerce también regenera a una tasa lenta en bosques adultos abiertos de *F. cupressoides-N. betuloides*, en la cordillera de los Andes (Lara 1991) y de *F. cupressoides-R. uviferum* de cordillera de la Costa (Lara *et al.* 1999). Además Donoso *et al.* (1993) reportan que la especie puede regenerar en claros creados por la caída de árboles en bosques adultos de la cordillera de los Andes (Donoso *et al.* 1993).

Regeneración y dinámica del bosque de la isla Robinson Crusoe: la importancia de los claros sobre la conservación de un bosque endémico

El bosque de la isla Robinson Crusoe, archipiélago Juan Fernández

El bosque endémico de la isla Robinson Crusoe (1014,8 há, Díaz 2012, figura 11.55), constituye un ecosistema donde habitan más de 40 especies vegetales endémicas, la mayoría de éstas en peligro de extinción (Greimler *et al.* 2002, Danton y Perrier 2006). En los parches bien conservados, este bosque relicto posee 100 % de endemismo en sus especies leñosas y entre 65 y 75 % de endemismo en sus especies vasculares (Vargas *et al.* 2011). Este bosque denominado *Myrtisilva fernandeziana* (Danton 2006) es el principal hábitat de cuatro especies de aves nativas, de las cuales dos son endémicas con problemas críticos de conservación: el rayadito (*Anairetes fernandezianus*) y el picaflor de Juan Fernández (*Sephanoides fernandensis*) (Hahn *et al.* 2006). Los insectos, particularmente los coleópteros, presentan un endemismo sobre el 80 % (Elgueta 2000). En la actualidad, este ecosistema enfrenta un grave problema de invasión biológica (Arellano 2012) por lo que su biota endémica es considerada una de las más amenazadas a nivel mundial (Ricci 2006). Desde hace aproximadamente un siglo maqui y mora, y posteriormente murta (*Aristotelia chilensis*, *Rubus ulmifolius* y *Cgni molinae*, respectivamente) se han establecido en diferentes zonas de la isla, generando un progresivo desplazamiento y reemplazo de la vegetación original (Dirnböck *et al.* 2003).

La fisonomía de la *Myrtisilva* se caracteriza por una composición arbórea dominada por la Myrtaceae: *Nothomyrcia fernandeziana* (luma, ex *Myrceugenia fernandeziana*, Murillo-Aldana y Ruiz 2011) que abunda en todos los estratos formando un dosel a los 16-20 m. La Rutaceae: *Fagara mayu* (naranjillo) usualmente se desarrolla en el estrato emergente (22-24 m) y es la segunda especie más abundante luego de luma. *Drimys confertifolia* (canelo, Winteraceae) es común en el estrato intermedio y superior siendo la tercera especie arbórea más abundante. Otros componentes arbóreos típicos, menos abundantes son *Raphithamnus venustus* (Juan Bueno), *Coprosmapyrifolia* (Peralillo), *Coprosma oliveri* (Olivillo) y la palma chonta: *Juania australis* (Vargas *et al.* 2010, figura 11.55).

Regeneración del bosque: importancia de los claros de dosel

El interior de claros de dosel y sus bordes son determinantes sobre la regeneración de especies arbóreas (< 5 cm DAP), afectando las características de la luz que llega al bosque, y la cobertura vegetal (Vargas y Reif 2009). Particularmente para *F. mayu* y *D. confertifolia*, la dinámica de creación de claros de dosel resulta fundamental para su conservación en el bosque dado que son menos tolerantes a la sombra que *N. fernandeziana* (Vargas *et al.* 2010), por lo cual los claros permiten su germinación, establecimiento, crecimiento y desarrollo (Brokaw y Busing 2000). Los bosques en estado de desarrollo avanzado se ven más afectados por claros, lo cual catalizaría la regeneración natural de todas las especies arbóreas. Entre 2010 y 2011, el 2,1 % de la superficie del bosque de Plazoleta el Yunque en la isla Robinson Crusoe (estado de desarrollo avanzado) entró en fase de claro (Smith-Ramírez *et al.* 2012, figura 11.55).

Especies invasoras en los claros de dosel

En la isla Robinson Crusoe la presencia de *Aristotelia chilensis* y *Rubus ulmifolius* es abundante en zonas bajas colindantes al bosque montano bajo (< 250 m.s.n.m.). En esta zona existe una composición mixta entre remanentes de bosque con pocas invasoras, y parches de bosque nativo con una alta proporción invadida por densos matorrales de *A. chilensis* y *R. ulmifolius* (Greimler *et al.* 2002). Ambas invasoras se establecen

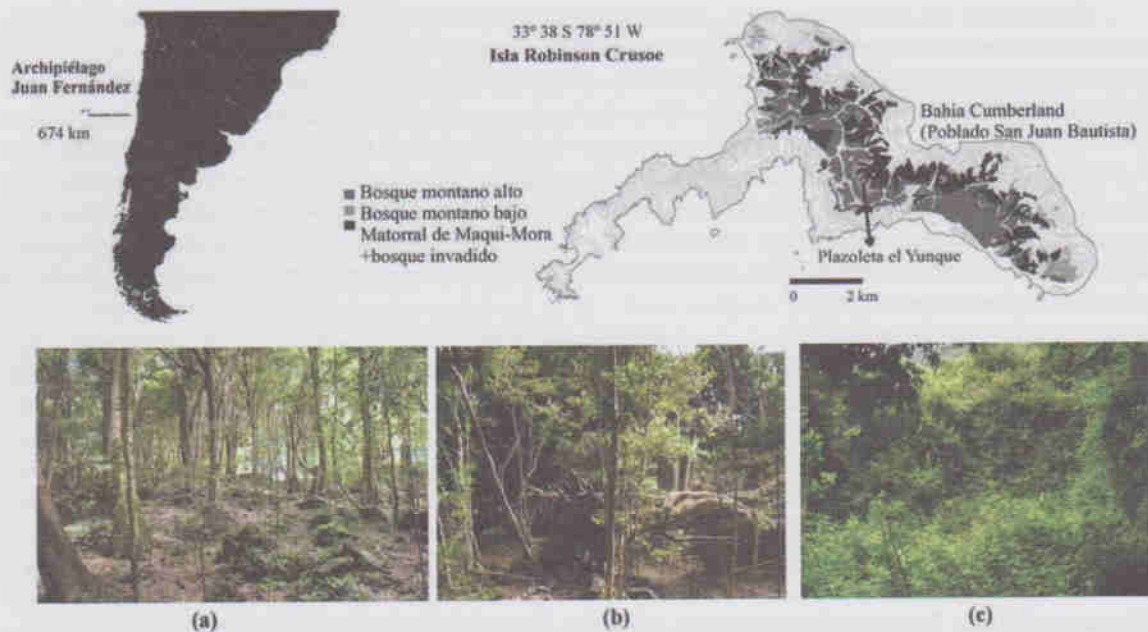


Figura 11.55. Ubicación de la isla Robinson Crusoe: en el mapa se muestra la distribución del bosque endémico y el matorral de Maqui-Mora (*Aristotelia chilensis* y *Rubus ulmifolius*) incluyendo áreas de bosque invadido (adaptado de Vargas y Faúndez 2010). En el sector Plazoleta el Yunque, se han desarrollado la mayoría de los estudios sobre ecología y dinámica en la isla. Se muestra el bosque cerrado con individuos de *Nothomyrcia fernandeziana* regenerando (a), un claro de dosel generado por la caída de un individuo *Fagaya mayu* emergente (b), y un claro invadido por *R. ulmifolius* (c).

frecuentemente en claros de bosque en zonas entre 250-500 m s.n.m. La invasión determina una disminución significativa de la regeneración arbórea dentro de los claros de dosel, sitios específicos a partir de los cuales prolifera el fenómeno invasivo. La dispersión de semillas de *A. chilensis*, *R. ulmifolius* y *U. molinae*, al igual que el caso de las especies nativas con frutos carnosos ocurre principalmente por el ave *Turdus falcklandii* (zorzal) y por gravedad, y secundariamente por el viento (Smith-Ramírez *et al.* 2012).

En el bosque de Plazoleta el Yunque dos investigaciones independientes han caracterizado 83 claros de dosel (> 25 m² donde la vegetación no excede los 2 m de altura, *sensu* Runkle 1981). Se ha observado que la mayoría de estos claros (> 90 %) son de carácter endógeno (generados por caída de árboles), se encuentran en zonas de ladera media (72 %) y poseen un tamaño extendido (hasta la base de los árboles borde) entre 100 y 200 m² (39 %). De 46 claros de dosel estudiados por Vargas y Reif (2009) sólo un tercio de los claros se encuentra en condiciones "no invadidas" (< 3 % de cobertura de invasoras), cerca del 40 % se encuentra con alta proporción de las invasoras: *A. chilensis* y *R. ulmifolius* (> 40 % de cobertura invasoras) y un 7 % de los claros se consideran matorral denso (> 90 % cobertura de invasoras), donde se ha perdido el continuo de bosque nativo y existe riesgo de fragmentación.

Por otro lado, de 37 claros de dosel estudiados por Arellano (2012) se encontró que 87 % de ellos presentaron individuos de las especies invasoras *A. chilensis* o *R. ulmifolius*. En un gradiente claro-borde-bosque se registró predominancia de individuos de las especies invasoras por sobre las endémicas, tanto al interior de los claros como en sus bordes (figura 11.56). Sólo bajo dosel la densidad de individuos de las especies arbóreas endémicas superó a la de las especies invasoras (figura 11.56).

Al interior de los claros, *A. chilensis* es la especie colonizadora más abundante, seguida de cerca por *R. ulmifolius* (figura 11.56). En los bordes de los claros más de la mitad del total de la regeneración registrada corresponde a individuos de especies invasoras. Bajo dosel del bosque se detectó predominancia de especies arbóreas endémicas. Ambas invasoras son consideradas intolerantes a la sombra y no logran prosperar hacia estados de desarrollo superiores bajo dosel.

Los claros de bosque que no se encuentran invadidos presentan en promedio casi 40 % mayor cobertura de especies vasculares nativas que claros invadidos, y en promedio cerca de 3 especies nativas (incluida las endémicas) desaparecen en condiciones invadidas. La diversidad de plantas medidas, a través de la equidad (índice de Pielou) se reduce también significativamente en condiciones invadidas (cuadro 11.8).

Cuadro 11.8.
(media ± desv. estándar)
estratificados y
exponen difere

Atribu
de clar

Altitud
Pendiente
Tamaño

Luz y v

Luz tot
Luz tot

Cobertu
Cobertu
Riqueza
Riqueza
Equidad
Pielou*

*EACL (%) = F
un campo abiert
bajo y sobre el s
esperada, donde
especie domina

Es en lo
endémicas en l
buenos resulta
colonización de
aplicada deben
manejo de exót
homogeneizand

Comenta
El bosqu
de plantas end
Las espe
de *A. chilensis*
natural del bosq
Establece
utilizando la nur
de estas especie

SINTESES Y RE

Las suces
del ambiente fisi
se establecieron

Cuadro 11.8. Atributos promedio en claros de bosque medidos en sector Plazoleta el Yunque de isla Robinson Crusoe (media \pm desviación estándar). Diferencias significativas se calcularon entre claros no invadidos y claros invadidos, estratificados visualmente según la cobertura observada de las invasoras: *A. chilensis* y *R. ulmifolius*. Letras diferentes exponen diferencias estadísticas significativas (Prueba de Wilcoxon, $P < 0.05$).

| Atributos geográficos y estructurales de claros | Tipos de claros en el bosque de isla Robinson Crusoe | |
|---|--|---------------------|
| | No invadidos (n=15) | Invadidos (n=16) |
| Altitud (m a. s. l.) | 325,7 \pm 36,9 ab | 341,3 \pm 41,3 a |
| Pendiente (%) | 37,5 \pm 20,5 a | 58 \pm 20,6 b |
| Tamaño extendido (m ²) | 200,2 \pm 110,7 a | 223,9 \pm 155,6 a |
| Luz y vegetación dentro del claro extendido | | |
| Luz total transmitida a 0.5 m (PACL %*) | 10,0 \pm 0,2 a | 8,7 \pm 0,2 b |
| Luz total transmitida a 1.5 m (PACL %) | 11,6 \pm 0,2 a | 11,2 \pm 0,2 a |
| Cobertura de especies nativas (%) | 56,7 \pm 28,1 a | 17,79 \pm 13,2 b |
| Cobertura de especies exóticas (%) | 8,4 \pm 16,4 a | 96,4 \pm 45,4 b |
| Riqueza de especies nativas (N° spp) | 9 \pm 4,7 a | 6,5 \pm 1,7 a |
| Riqueza de especies exóticas (N° spp) | 2,3 \pm 2 a | 2,1 \pm 1,1 a |
| Equidad de especies (Evenness índice de Pielou**) | 0,41 \pm 0,13 a | 0,27 \pm 0,08 b |

* PACL (%) = Percentage above canopy light, porcentaje de luz respecto al total de la luz que llega sobre las copas o en el espacio abierto. Se estimó a través del análisis de fotografías hemisféricas (Brunner 2002) tomadas a 0,5 m y a 1,5 m sobre el sotobosque y/o invasoras. ** Evenness, índice de Pielou = Diversidad observada en relación a la máxima esperada, donde todas las especies presentes serían igualmente abundantes (Equidad = 1, máxima diversidad, 0 = una especie dominante, mínima diversidad, Stirling y Wilsey 2001).

Es en los claros de bosque donde se concentra la mayor riqueza y diversidad de especies nativas y endémicas en la isla Robinson Crusoe (Vargas *et al.* 2013). Experiencias en control de invasoras han dado buenos resultados en claros (Vargas *et al.* 2013). Los claros concentran la regeneración arbórea y a su vez la colonización de plantas invasoras (figura 11.56, cuadro 11.8). Esfuerzos de restauración activa e investigación científica deben enfocarse en estos sitios, sistematizando y desarrollando avances en buenas prácticas para el control de exóticas invasoras que compiten y desplazan a las especies "isleñas", cambiando la composición y homogeneizando la diversidad biológica de este bosque único en el mundo.

Comentarios finales respecto a la dinámica y restauración de los bosques de Juan Fernández

El bosque de la isla Robinson Crusoe, de sólo 1.014,8 hectáreas concentra cerca del 5 % de las especies de plantas endémicas de Chile, gran parte de ellas en peligro de extinción.

Las especies componentes de este ecosistema se encuentran altamente amenazadas por la competencia de *A. chilensis* y *R. ulmifolius*, que al establecerse en claros de dosel interrumpen el proceso de regeneración natural del bosque, reduciendo la riqueza y diversidad de especies vasculares y afectando el hábitat de avifauna.

Establecer actividades de restauración enfocadas a la recuperación de este ecosistema boscoso, utilizando la numerosa información científica disponible, representa una gran oportunidad para la conservación de estas especies, las cuales presentan un alto riesgo de desaparecer de su medio silvestre en un mediano plazo.

CONCLUSIONES Y REFLEXIÓN FINAL

Las sucesiones son cambios en la estructura y composición de las comunidades, así como la modificación permanente físico y de los ecosistemas a través del tiempo. Las bases para comenzar a entender estos procesos se establecieron al menos desde 1899, con los estudios de Cowles quien propuso un esquema sucesional

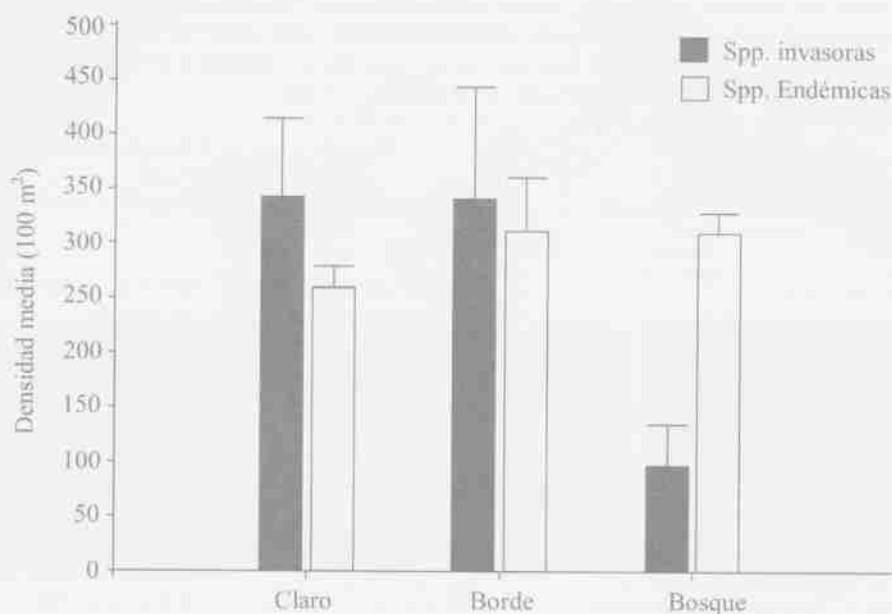


Figura 11.56. Densidades medias (número de individuos en 100 m² ± Error estándar (ES) de: (a) plántulas y (b) juveniles, de acuerdo al tipo de especies arbóreas endémicas o invasora (*A. chilensis* + *R. ulmifolius*) y al sitio de establecimiento en el gradiente claro-borde-bosque.

que enfatizaba el cambio constante en las comunidades vegetales y de su medio ambiente, hacia aquellas dominadas por árboles. Posteriormente, fue y sigue siendo gravitante la teoría de sucesiones formulada por Clements en 1916, quien definió la comunidad vegetal como un organismo que nace, se desarrolla y muere para dar paso a otra comunidad (por ejemplo una dominada por hierbas a una dominada por arbustos) en una marcha inexorable hacia una comunidad estable que denominó climax, bajo una perspectiva determinística. Casi de manera paralela, Gleason planteó en 1926 un concepto muy diferente de las sucesiones, centrado en los procesos aleatorios que definen a una comunidad vegetal: la errática y cambiante llegada de nuevos propágulos, así como el igualmente errático y cambiante medio ambiente. No obstante las ideas de Clements y su propuesta de estabilidad de las comunidades sucesionalmente avanzadas, han dominado hasta décadas recientes. En 1954, Egler estudiando los campos agrícolas abandonados propuso un enfoque alternativo el cual a diferencia del de Clements, planteaba que la mayoría de las especies de pastos, arbustos y árboles estaban presentes desde antes del abandono o llegaban muy tempranamente al área de cultivo abandonada, pero que expresaban su dominancia en diferentes momentos en el tiempo, lo que originaba comunidades dominadas por diferentes formas de vida (pastos, arbustos, árboles). Posteriormente, Drury y Nisbet en 1971 y Pickett en 1980 plantearon la idea de que el proceso dominante en las comunidades es el cambio constante y la ausencia de equilibrio en la estructura y composición. Otro concepto relevante fue el de dinámica de parches y regímenes de alteración propuesto por Pickett y White en 1985, definiendo al paisaje como un mosaico de parches que representan diferentes etapas de recuperación después de los disturbios.

La teoría de sucesiones sirvió de base para el estudio de la dinámica de bosques, la cual se define como los cambios en la estructura y composición de los rodales a través del tiempo. Surgieron así una serie de modelos que planteaban ciertos patrones por los que se rige esta dinámica. Bormann y Likens en 1978 a partir de experimentos de talas rasas en cuencas experimentales, propusieron un modelo en que después de un disturbio se desarrollaban una serie de etapas con ciertos patrones de acumulación de biomasa, riqueza de especies y ciclos biogeoquímicos. Posteriormente, Oliver y Larson en 1990 formularon un modelo de desarrollo de rodal después de un disturbio de gran escala desde una etapa de iniciación, a etapas de exclusión de fustes (autoraleo), reiniciación bajo dosel y bosque adulto. También es relevante el estudio del establecimiento de nuevas cohortes en claros producidos por la caída de árboles individuales o pequeños grupos de árboles en forma autogénica (sin intervención de disturbios externos) a partir de las ideas de Watt expuestas en 1947. Bajo el concepto de los procesos que rigen el espacio ocupado por claros dejado por un árbol individual o

un grupo de árboles
estructura de
del medio amb

En Chi
incorporando
posteriormente
nuestro país.
estructura de
y regían la dina
deposición de
dinámica de cl
Vehlen y colab
Argentina y po
regímenes de di
cuantificar los p
avanzar desde u
lo cual fue un se

El estudio
y con una activi
de las referenci
ha ido siempre
al periodo 1973
capítulo no inclu
nótiográfica no
este capítulo repr
la investigación
de la dinámica d
global. Esta inv
tales como la in
en los trabajos h
especies realiza

Figura 11.57. Núme
sobre los bosques de

También del
aportado a estos ter
disciplinas que han
universidades, o han

un grupo de árboles, se han desarrollado modelos computacionales que simulan y predicen la composición y estructura de rodales y paisajes, considerando la autoecología de las especies, el clima y diferentes factores del medio ambiente físico.

En Chile, desde 1978 se empezaron a realizar estudios pioneros de dinámica de bosques, que iban incorporando los conceptos de sucesiones y aportando a ellos. A partir de los trabajos de Veblen y Ashton y posteriormente de Veblen, Donoso y colaboradores, se sentaron las bases para los estudios de dinámica en nuestro país. Estos estudios plantearon la gran influencia de los disturbios catastróficos en la composición y estructura de los bosques de coihue raulí tepa y de otros tipos forestales, y de cómo estos disturbios explicaban y regían la dinámica de los rodales. Se analizó la respuesta de los rodales después de deslizamientos de tierras, depositación de cenizas volcánicas y posteriormente incendios y caídas masivas por viento, y también la dinámica de claros producida por la caída de árboles en forma autogénica. Posteriormente a partir de 1987 Veblen y colaboradores iniciaron el estudio de la dinámica de bosques de coihue y ciprés de la cordillera en Argentina y posteriormente de otros tipos de bosques. Más tarde, a partir de 1991 se empezó a estudiar los regímenes de disturbio para diferentes tipos forestales y áreas de estudio en Chile y Argentina, lo que permitió cuantificar los parámetros de estos regímenes tales como área, severidad y tasa de recurrencia. Esto permitió avanzar desde un entendimiento de la dinámica de bosques desde una escala de rodal a una escala de paisaje, lo cual fue un salto importante para el entendimiento de la dinámica de los bosques.

El estudio de la dinámica de bosques en Chile y Argentina es un área de investigación de gran dinamismo y con una actividad creciente, lo que puede medirse en el número de publicaciones en el tema. Un análisis de las referencias citadas en este capítulo sobre el tema, muestra que el número de publicaciones por década ha ido siempre en aumento (figura 11.57). De las 188 referencias citadas, 28 (15 % del total) corresponden al período 1973-1982 y 71 (38 % del total) al período 2003 - 2012 (figura 11.57). Cabe señalar que este capítulo no incluye otros tipos forestales (por ejemplo bosques esclerófilos y bosques de lenga). La revisión bibliográfica no tenía la intención de ser exhaustiva, por lo tanto el número total de referencias incorporadas a este capítulo representan solo una fracción del total de estudios y publicaciones realizados. Puede afirmarse que la investigación desarrollada por Veblen y muchos otros investigadores, ha aportado al desarrollo conceptual de la dinámica de bosques y de las sucesiones y que estas contribuciones son de relevancia e impacto a nivel global. Esta investigación ha provisto la base y abierto oportunidades para la exploración de nuevos temas, tales como la influencia de las fluctuaciones climáticas y del cambio climático en los regímenes de incendios en los trabajos hechos por Kitzberger y en el establecimiento, mortalidad y debilitamiento de determinadas especies realizados por Villalba.

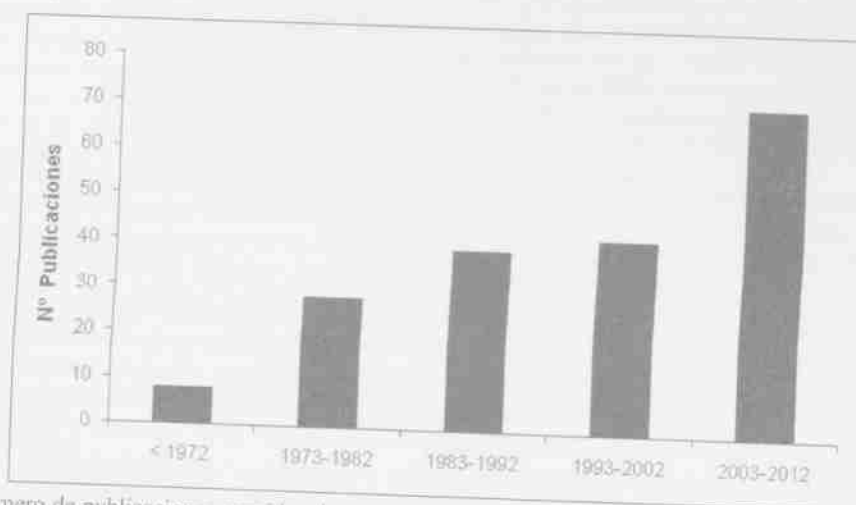


Figura 11.57. Número de publicaciones consideradas en este capítulo las cuales corresponden a los estudios realizados sobre los bosques de Chile y Argentina desde 1914 hasta el 2012.

También debe mencionarse las generaciones de investigadores que se han formado y han seguido aportado a estos temas, y los hasta ahora miles de ingenieros forestales, biólogos y profesionales de diferentes disciplinas que han cursado dinámica de bosques en los programas de pre y postgrado, de las diferentes universidades, o han participado en cursos cortos sobre este tema.

Es destacable que la investigación y entrenamiento en dinámica de bosques ha sido la base para el diseño de esquemas silviculturales para los bosques nativos en Chile y Argentina, trabajo iniciado por Donoso. Más recientemente, la dinámica de bosques ha aportado los fundamentos para el desarrollo de un número creciente de experiencias y proyectos de restauración ecológica que están en marcha para diferentes tipos de bosques y regiones (ver capítulo 17). También cabe señalar la importancia de la difusión de este conocimiento en congresos, asesorías a los gobiernos y empresas, y desarrollo de legislación. A pesar de estos esfuerzos, la experiencia cotidiana, los monitoreos y estudios efectuados demuestran que la aplicación de este conocimiento en la formulación de políticas, leyes y reglamentos, así como en el manejo de los bosques nativos hasta ahora, ha sido muy limitado. En Chile, los bosques nativos fuera de las áreas protegidas públicas y privadas, continúan destruyéndose para su conversión a plantaciones, terrenos agrícolas o de pastoreo y degradándose para la obtención de madera (principalmente para leña), sin la aplicación del conocimiento sobre ecología, dinámica y técnicas silviculturales disponible desde hace varias décadas. Lo anterior es un llamado para que las autoridades, tomadores de decisiones del ámbito público y privado, propietarios de predios, comunidades y otros actores sociales aprovechen e incorporen este conocimiento a sus acciones relativas al bosque nativo.

La situación descrita señala la necesidad de aumentar nuestro empeño en la creación de conocimiento e intercambio de saberes entre diferentes disciplinas y ámbitos sociales y culturales, así como en la formación de profesionales e investigadores, en la asesoría técnica y capacitación dirigida a diferentes actores. También es necesario incrementar la difusión de este conocimiento y pasión por los bosques nativos a la sociedad, que cada día está más interesada y comprometida con los temas ambientales. Ello en respuesta a una demanda social creciente por la conservación y manejo sustentable de los ecosistemas, que son la base para la obtención de los diversos bienes y servicios. Esta es la mejor forma en que desde el ámbito académico y profesional podemos aportar, inspirar y contagiar a muchas otras personas en esta lucha diaria por la conservación del bosque nativo en beneficio de la sociedad y de la naturaleza.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

AL: responsable del diseño, conceptualización y edición del capítulo. Descripción de marco conceptual, modelos de dinámica y dinámica de los bosques de roble-raulí-coihue, coihue-raulí-tepa y bosques de *Fitzroya cupressoides*; JB, MA, CD, y MG apoyo a la revisión y edición del capítulo y en particular de las siguientes secciones: JB: Nuevos Paradigmas y *Pilgerodendron uviferum*; MA: Modelo de Oliver y Larson y *Austrocedrus chilensis*; CD: Bosques siempreverdes; MG: *Araucaria araucana*. RV, CS y GA: Bosques de isla Robinson Crusoe, archipiélago Juan Fernández; AG: Modelos de simulación de dinámica de bosques y su aplicación en Chile.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a las diferentes fuentes de financiamiento, instituciones que han apoyado la investigación que dio origen a este capítulo y colegas que han aportado información. También agradecen a Alejandra Bahamondez y Carolina Ruiz por el apoyo y cuidado en la edición del texto, a Jorge Silva por su dedicada labor en la preparación de las figuras. AL: Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR²) de CONICYT/FONDAP/15110009, Proyecto CRNII 2047 del Instituto Interamericano de Investigación en Cambio Global (IAI), Oscar Larraín, Paz Ovalle, Pablo Ramírez de Arellano cuyas tesis de pregrado aportaron figuras y contenidos a la dinámica de los bosques de coihue-raulí-tepa; JB: Administración y personal del Parque Tantauco-Chiloé, Fundación Futuro, beca DAAD-CONICYT de doctorado en Universidad de Freiburg, Alemania; MA: Beca Postdoctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales- CONICET, Ricardo Villalba e Ignacio Mundo; CD: CONAF; MG: Dirección de Investigación y Desarrollo (DID-UACH), Fundación Andes, International Foundation for Science (IFS), Séptimo Programa Marco de la Unión Europea (FP7/2007- 2013) bajo el proyecto N° 243888; GV, SC y GA: CONAF Región de Valparaíso, P.N. Juan Fernández; Javiere Meza, Iván Leiva, a los guardaparques y a la comunidad fernandeziana. A Conciyt-Chile y Georg Ludwig Stiftung (Alemania) por financiamiento, y a Dra. Stefanie Gärtner por apoyo y motivación (Universidad de Freiburg, Alemania).

BIBLIOGRAFÍA

- Amoroso MM, 2004. *Forest Ecology and Management*. Vancouver, BC: Elsevier.
- Amoroso MM, 2005. *Austrocedrus chilensis*. *Forest Ecology and Management* 187: 1-10.
- Amoroso MM, 2006. *Forest Ecology and Management* 190: 1-10.
- Amoroso MM, 2007. *Forest Ecology and Management* 193: 1-10.
- Amoroso MM, 2008. *Forest Ecology and Management* 201: 1-10.
- Amoroso MM, 2009. *Forest Ecology and Management* 212: 1-10.
- Amoroso MM, 2010. *Forest Ecology and Management* 221: 1-10.
- Amoroso MM, 2011. *Forest Ecology and Management* 230: 1-10.
- Amoroso MM, 2012. *Forest Ecology and Management* 239: 1-10.
- Amoroso MM, 2013. *Forest Ecology and Management* 248: 1-10.
- Amoroso MM, 2014. *Forest Ecology and Management* 257: 1-10.
- Amoroso MM, 2015. *Forest Ecology and Management* 266: 1-10.
- Amoroso MM, 2016. *Forest Ecology and Management* 275: 1-10.
- Amoroso MM, 2017. *Forest Ecology and Management* 284: 1-10.
- Amoroso MM, 2018. *Forest Ecology and Management* 293: 1-10.
- Amoroso MM, 2019. *Forest Ecology and Management* 302: 1-10.
- Amoroso MM, 2020. *Forest Ecology and Management* 311: 1-10.
- Amoroso MM, 2021. *Forest Ecology and Management* 320: 1-10.
- Amoroso MM, 2022. *Forest Ecology and Management* 329: 1-10.
- Amoroso MM, 2023. *Forest Ecology and Management* 338: 1-10.
- Amoroso MM, 2024. *Forest Ecology and Management* 347: 1-10.
- Amoroso MM, 2025. *Forest Ecology and Management* 356: 1-10.

BIBLIOGRAFÍA

- Amoroso MM. 2009. Stand development patterns as a consequence of the decline in *Austrocedrus chilensis* forests. Tesis Doctoral. Vancouver, Canadá. Universidad de British Columbia. 153 p.
- Amoroso MM, BC Larson. 2010a. Can a natural experiment be used as a tool to design partial cutting regimes? The decline of *Austrocedrus chilensis* forests, an example. *Journal of Forest Research* 15:38-42.
- Amoroso MM, BC Larson. 2010b. Stand development patterns as a consequence of the mortality in *Austrocedrus chilensis* forests. *Forest Ecology Management* 259: 1981-1992.
- Amoroso MM, LD Daniels, BC Larson. 2012a. Temporal patterns of radial growth in declining *Austrocedrus chilensis* forests in Northern Patagonia: the use of tree-rings as an indicator of forest decline. *Forest Ecology Management* 265: 62-70.
- Amoroso MM, ML Suarez, LD Daniels. 2012b. *Nothofagus dombeyi* regeneration in declining *Austrocedrus chilensis* forests: effects of overstory mortality and climatic events. *Dendrochronologia* 30(2):105-112.
- Aravena JC. 1991. Análisis de la estructura y la flora de los bosques de Chiloé continental e insular. Tesis de Magister en Ciencias. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 206 p.
- Aravena JC. 2007. Reconstructing climate variability using tree rings and glacier fluctuations in the Southern Chilean Andes. Ph.D. dissertation, London, Canada. University of Western Ontario. 220 p.
- Araya L. 1982. Estudio de la variación local de la vegetación boscosa natural en el área de Cayutué (P. N. Vicente Pérez Rosales). Tesis. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias Agrarias-Veterinarias y Forestales, Universidad de Chile. 142 p.
- Arellano G. 2012. Evaluación de la dinámica de invasión de *Aristotelia chilensis* (Elaeocarpaceae) y *Rubus ulmifolius* (Rosaceae) en claros de dosel en un bosque de la isla Robinson Crusoe, Archipiélago de Juan Fernández, Chile. Tesis de magister. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias Forestales y Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile. 63 p.
- Armesto JJ, J Figueroa. 1987. Stand structure and dynamics in the temperate rain forest of Chiloé Archipiélago, Chile. *Journal of Biogeography* 14: 367-376.
- Armesto JJ, ER Fuentes. 1988. Regeneration of main canopy and subcanopy trees in tree-fall gaps in a mid-elevation temperate rain forest in southern Chile. *Vegetatio* 74: 151-159.
- Armesto JJ, R Rozzi. 1989. Seed dispersal in the rain forest of Chiloé: Evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate forest. *Journal of Biogeography* 16: 219-226.
- Auer V. 1951. Consideraciones científicas sobre la conservación de los Recursos aturales de la Patagonia. Buenos Aires, Argentina. Instituto de Suelos y Agrotécnica N° 20. 36 p.
- Bacalá N, P Rosso, M Havrylenko. 1998. *Austrocedrus chilensis* mortality in the Nahuel Huapi National Park (Argentina). *Forest Ecology Management* 109: 261-269.
- Bannister JR. 2004. Estado de conservación de *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin en el área norte de la Cordillera de Pinulil, Isla Grande de Chiloé, X Región. Trabajo de Titulación. Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 49 p.
- Bannister JR, RA Lara, C LeQuesne. 2008. Estructura y dinámica de bosques de *Pilgerodendron uviferum* afectados por incendios en la Cordillera de la Costa de la Isla Grande de Chiloé. *Bosque* 29: 33-43.
- Bannister JR, PJ Donoso, J Bauhus. 2012. Persistence of the slow growing conifer *Pilgerodendron uviferum* in old-growth and fire-disturbed southern bog forests. *Ecosystems* 15:1158-1172.
- Bannister JR. 2012. Dynamics and restoration of *Pilgerodendron uviferum* forests on Chiloé Island, North Patagonia, Chile. PhD Thesis. Freiburg, Germany. Faculty of Forest and Environmental Sciences, Albert-Ludwigs Universität. 134 p.
- Barros VR, VH Cordon, CL Moyano, RJ Méndez, JC Forquera, O Pizzio. 1983. Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén. Primera contribución. Comahue, Argentina. Universidad Nacional del Comahue. Centro Nacional Patagónico. 54 p.
- Bastardo R. 1914. Estudio sobre la Araucaria Chilena. Santiago, Chile. Impresiones del Instituto Meteorológico. 29 p.
- Bian D, A Pérez, D Barrios, M Pastorino, J Ayesa. 2002. Ecoregión valdiviana: distribución actual de los bosques de "ciprés de la cordillera" (*Austrocedrus chilensis*) - Escala 1:250.000. Bariloche, Argentina. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Administración de Parques Nacionales, Fundación Vida Silvestre. 12 p.
- Bormann FH, GE Likens. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. New York, USA Springer-Verlag. 253 p.
- Bullin DB. 1993. Forest dynamics: an ecological model. Oxford, United Kingdom. Oxford University Press. 309 p.
- Bullin DB, JR Wallis, JF Janak. 1972. Some Ecological Consequences of a Computer Model of Forest Growth. *Journal of Ecology* 60:849-872.
- Brokaw NR, T Busing. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in ecology & evolution* 15 (5): 183-188.
- Brown J, G Martin. 1982. Los incendios forestales en los Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina. Administración de Parques Nacionales.
- Brown R. 1975. Estructura y potencialidad de distintos tipos de bosque nativo en el sur de Chile. *Bosque* 1(1): 6-17.
- Bugmann HK. 2001. A review of forest gap models. *Climatic Change* 51: 259-305.
- Bugmann HK. 1996. A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology* 77: 2055-2074.
- Burns B. 1991. Regeneration dynamics of Araucaria. PhD thesis. Boulder, USA. Department of Geography, University of Colorado. 211 p.
- Burns B. 1993. Fire-induced dynamics of *Araucaria araucana*-*Nothofagus antarctica* forest in the southern Andes. *Journal of Biogeography* 20: 669-685.
- Santamaría RO, JJ Armesto. 1995. Succession in canopy gaps in a montane temperate forest, Isla de Chiloé. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 391-398.

- Cali SG. 1996. *Austrocedrus chilensis*: estudio de los anillos de crecimiento y su relación con la dinámica del "Mal del Ciprés" en el P.N. Nahuel Huapi, Argentina. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Bariloche, Argentina. Universidad Nacional del Comahue: 143 p.
- Casertano L. 1963. General characteristics of active Andean volcanoes and a summary of their activities during recent centuries. *Bulletin of the Seismological Society of America* 53: 1415-1433.
- Clements F. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington, USA. Washington Publishing: 512 p.
- Clements F. 1936. Nature and structure of the climax. *The Journal of Ecology* 24: 252-284.
- CONAF (Corporación Nacional Forestal, CL), CONAMA (Comisión Nacional del Medio Ambiente, CL), BIRF (Banco Internacional de Reconstrucción y Fomento, USA), Universidad Austral de Chile, Pontificia Universidad Católica de Chile, Universidad Católica de Temuco. 1999. Proyecto catastro y evaluación de los recursos vegetacionales nativos de Chile. Santiago, Chile. CONAF: 87 p.
- Cortés M. 2003. Dinámica y conservación de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch en la Cordillera de la Costa de Chile. Tesis de Magister. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile: 112 p.
- Connell JH, RO Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cowles HC. 1899. The ecological relations of vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette* 27: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- Cruz G, A Lara. 1981. Tipificación, cambio de estructura y normas de manejo para Ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin) en la isla Grande de Chiloé. Tesis Ingeniero Forestal. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile: 215 p.
- Danton P, C Perrier. 2006. Nouveau catalogue de la flore vasculaire de l'archipel Juan Fernández (Chili). *Acta Botanica Gallica* 153 (4): 399-587.
- Danton P. 2006. The "myrtisylva" of the Juan Fernández Archipelago (Chile), a threatened forest. *Acta Botanica Gallica* 153 (2): 179-199.
- Dezzotti A. 1996. *Austrocedrus chilensis* and *Nathofagus dombeyi* stand development during secondary succession, in northwestern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology Management* 89: 125-137.
- Dezzotti A, L Sanchezoluz. 1991. Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bosque* 12: 43-52.
- Díaz R. 2012. Análisis y modelación de la evolución espacio-temporal de la invasión de *Rubus ulmifolius*, *Aristolotelia chilensis* y *Ugni molinae*, en la Isla Robinson Crusoe. Santiago, Chile. Tesis de Ingeniería en Recursos Naturales. Universidad de Chile.
- Dimitri MJ. 1972. La región de los bosques Andino-Patagónicos. Sinopsis General. Colección Científica Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Tomo X. Buenos Aires, Argentina. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria: 179 p.
- Dirmoböck T, J Greimler, P López, TF Stuessy. 2003. Predicting future threats to the native vegetation of Robinson Crusoe Island, Juan Fernández archipelago, Chile. *Conservation Biology* 17 (6): 1650-1659.
- Donoso C. 1981. Tipos Forestales de los Bosques Nativos de Chile. Documento de Trabajo N° 38. Investigación y Desarrollo Forestal. CONAF, PNUD-FAO: 70 p.
- Donoso C. 1981. Ecología forestal. El bosque y su medioambiente. Santiago, Chile. Editorial Universitaria: 369 p.
- Donoso C. 1983. Modificaciones del paisaje forestal chileno a lo largo de la historia. En: *Symposium Desarrollo y Perspectivas de las Disciplinas Forestales de la Universidad Austral de Chile*. 365-438 p.
- Donoso C, V Gerding, B Olivares, P Real, V Sandoval, R Schlatter, F Schlegel. 1984. Antecedentes para el manejo del bosque nativo de Forestal Arauco. Valdivia, Chile. Universidad Austral de Chile. Informe de Convenio N° 74: 183 p.
- Donoso C, B Escobar, J Urrutia. 1985. Estructura y estrategia regenerativa de un bosque virgen de Ulmo (*Eucryphia cordifolia* Cav.) - Tepa (*Laurelia philippiana* Phil.) Looser en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 171-186.
- Donoso C, R Grez, V Sandoval, R Juncida, R Gayoso, P Nuñez. 1987. Zonificación, caracterización y subtipificación del tipo forestal Alerce. Informe de Convenio N° 115, Serie Técnica Facultad de Ciencias Forestales. Valdivia, Chile. Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- Donoso C. 1989a. La silvicultura desde la perspectiva ecológica-conservacionista. *Bosque* 10(1): 3-7.
- Donoso C. 1989b. Antecedentes básicos para la silvicultura del tipo forestal siempreverde. *Bosque* 10(1): 37-53.
- Donoso C, R Grez, V Sandoval. 1990. Caracterización del tipo forestal alerce. *Bosque* 11: 21-34.
- Donoso C, V Sandoval, R Grez, J Rodríguez. 1993. Dynamics of *Fitzroya cupressoides* forests in southern Chile. *Journal of Vegetation Science* 4: 303-312.
- Donoso C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. Santiago, Chile. Editorial Universitaria: 484 p.
- Donoso C, B Escobar. 2006. Autoecología de las especies latifoliadas: *Weinmannia trichosperma* Cav. In Donoso C ed. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Valdivia, Chile. Ediciones Marisa Cuneo: p. 576-585.
- Donoso C, A Lara, B Escobar, A Premoli, C Souto. 2006. Autoecología de las especies coníferas chilenas: *Fitzroya cupressoides* (Molina) L.M. Johnston. En Donoso C ed. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Valdivia, Chile. Ediciones Marisa Cuneo: p. 68-81.
- Donoso C, ME González, M Cortés, C González, P Donoso, M Hernández. 2008. Poblaciones de araucaria enana (*Araucaria araucana*) en la Cordillera de Nahuelbuta, Chile. *Bosque* 29(2): 170-175.

- Denry WH, ICT Nisbet. 1971. Inter-relations between developmental models in geomorphology, plant ecology, and animal ecology. *General Systems* 16: 57-68.
- Egler PE. 1954. Vegetation science concepts I: Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4:412-417.
- González J, SP Lopez, TF Stuessy, T Dirnböck. 2002. The vegetation of Robinson Crusoe Island (Isla Masatierra), Juan Fernández Archipelago, Chile. *Pacific Science* 56 (3): 263-284.
- González A, ME González. 2009. Replacement patterns and species coexistence in an Andean *Araucaria-Nothofagus* forest. *Journal of Vegetation Science* 20: 1176-1190.
- Page A, C Page. 1999. Conifers. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Conifer Specialist Group. Cambridge, United Kingdom. IUCN. 121 p.
- Parsons N, N Lecomte, S Legare, Y Bergeron. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management* 213: 151-159.
- Paulsch M, A Paulsch. 1995. *Araucaria araucana* - Die ökologische Strategiemer Reliktkonifere. *Flora* 190: 365-382.
- Ramírez R. 1950. Biogeografía. In CORFO ed. Geografía Económica de Chile. Santiago, Chile. Corporación de Fomento de la producción. p. 228-267.
- Ramírez R. 1990. Biological legacies: a critical management concept from Mt. St. Helens. In McCabe RE ed. Transactions of the Fifty-fifth North American Wildlife and Natural Resources Conference. Washington, USA. Wildlife Management Institute. p. 216-219.
- Ramírez R, JA Macmahon. 2000. Messages from a Mountain. *Science* 288:1183-1185.
- Ramírez R, TA Spies, RV Pelt, AB Carey, DA Thornburgh, DR Berg, DB Lindenmayer, ME Harmon, WS Keeton, DC Shaw, K Bible, J Chen. 2002. Disturbances and Structural Development of Natural Forest Ecosystems with Silvicultural Implications, using Douglas-fir Forests as an Example. *Forest Ecology and Management* 155:399-423.
- Ramírez R. 1976. Informe forestal - Vegetación de la región de Alto Palena y Chaitén. Santiago, Chile Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile. p. 25-34.
- Ramírez R. 1994. La vegetación natural de Chile. Clasificación y distribución geográfica. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. 325 p.
- Ramírez RA. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:1-20.
- Ramírez R, E Schlichter. 1998. Survival of *Araucarioxylum chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. *Forest Ecology Management* 111: 137-146.
- Ramírez R, NT Moor. 1973. Vegetation and pollen analysis of two bogs on Chiloé. *New Zealand Journal of Botany* 11: 255-268.
- Ramírez R. 1986. Villarrica: historia inédita. Talleres Telstar Sociedad Limitada. Temuco.
- Ramírez ME. 2002. Fire history of *Araucaria-Nothofagus* forests in the Andean cordillera of south-central Chile. PhD. Thesis. Boulder, USA. University of Colorado. 158 p.
- Ramírez ME. 2005. Fire history data as reference information in ecological restoration. *Dendrochronologia* 22:149-154.
- Ramírez ME, TT Veblen, J Sibold. 2005. Fire history of *Araucaria-Nothofagus* forests in Villarrica National Park, Chile. *Journal of Biogeography* 32: 1187-1202.
- Ramírez ME, M Cortes, F Izquierdo, L Gallo, C Echeverría, S Bekessy, P Montaldo. 2006 a. Coníferas chilenas: *Araucaria araucana*. In Donoso C ed. Las especies arbóreas de los bosques Templados de Chile y Argentina. Autoecología. Valdivia, Chile. Marisa Cuneo Ediciones. p. 36-53.
- Ramírez ME, C Donoso, P Ovalle, G Martínez-Pastur. 2006b. Latifoliadas chilenas: *Nothofagus pumilio*. In Donoso C ed. Las especies arbóreas de los bosques Templados de Chile y Argentina. Autoecología. Valdivia, Chile. Marisa Cuneo Ediciones. p. 486-500.
- Ramírez ME, TT Veblen. 2007. Incendios en bosques de *Araucaria araucana* y consideraciones ecológicas al madereo de crecimiento en áreas recientemente quemadas. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 243-253.
- Ramírez ME, TT Veblen, J Sibold. 2010a. Influence of fire severity on stand development of *Araucaria araucana* - *Nothofagus pumilio* stands in the Andean cordillera of south-central Chile. *Austral Ecology* 35:597-615.
- Ramírez ME, M Szejnér, A Muñoz, J Silva. 2010b. Incendios catastróficos en bosques andinos de *Araucaria-Nothofagus*: efecto de la severidad y respuesta de la vegetación. *Bosque Nativo* 46: 12-17.
- Ramírez J, PS Lopez, TF Stuessy, T Dirnböck. 2002. The vegetation of Robinson Crusoe Island (Isla Masatierra), Juan Fernández Archipelago, Chile. *Pacific Science* 56 (3): 263-284.
- Ramírez R, Pineda V Sandoval. 1982. Bases técnicas de los tratamientos silvícolas para la regeneración y utilización de los bosques de la Zona Costera de Aysén. II Reconocimiento del sector canal Costa, Fiordo Quintalco, y Golfo Elefantes. Informe de Investigación n° 75. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile.
- Ramírez R. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Journal* 52: 107-145.
- Ramírez ME. 2010. Long-term dynamics and the response of temperate rainforests of Chiloé Island (Chile) to climate change. PhD Thesis. Freising, Germany. Technische Universität München. 170 p.
- Ramírez ME, A Harb. 2012. Successional stages of primary temperate rainforests of Chiloé Island, Chile. *Perspectives in Plant Biology Evolution and Systematics* 14:243-256.
- Ramírez ME, JM Sáez, KD Bennett. 2000. Late Holocene vegetation dynamics and lake geochemistry at Laguna Miranda, XI Región, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 655-669.
- Ramírez ME, J Sáez, KP Schlatter. 2006. Population numbers and status of land birds of the Juan Fernandez Archipelago, Chile: (Aves: Columbiformes, Columbiformes, Strigiformes, Caprimulgiformes, Passeriformes). *Senckenbergiana biologica* 86: 109-125.

- Havrylenko M, Pfl Rosso, SB Fontenla. 1989. *Austrocedrus chilensis*: contribución al estudio de su mortalidad en Argentina. *Bosque* 1(10): 29-36.
- Hechenleitner P, M Gardner, P Thomas, C Echeverria, B Escobar, P Brownless, C Martinez. 2005. Plantas amenazadas del centro-sur de Chile. Distribución, conservación y propagación. Universidad Austral de Chile y Real Jardín Botánico de Edimburgo. 188 p.
- Heusse CJ. 1964. Some pollen profiles from the Laguna de San Rafael area, Chile. In Cranwell LM ed. Ancient Pacific floras. The pollen story. University of Hawaii Press, Honolulu, p. 95-114.
- Heusser C, J Rabassa, A Brandani, R Stuckenrath. 1988. Late-Holocene vegetation of the Andean Araucaria region, Province of Neuquen, Argentina. *Mountain Research and Development* 8(1): 53-63.
- Hilborn R, M Mangel. 1997. The Ecological Detective. Confronting models with data. New Jersey, USA. Princeton University Press. 330 p.
- Holdgate MW. 1961. Vegetation and soils in south Chilean islands. *Journal of Ecology* 49 (3): 549-580.
- Holling CS. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:2-23.
- Holling CS. 2001. Understanding the Complexity of Economic, Ecological, and Social Systems. *Ecosystems* 4:390-405.
- Holz A, TT Veblen. 2009. *Pilgerodendron uviferum*: The southernmost tree-ring fire recorder species. *Ecoscience* 16: 322-329.
- Holz A, TT Veblen. 2011. The amplifying effects of humans on fire regimes in temperate rainforests in western Patagonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 311:82-92.
- Hueck K. 1952. Verbreitung und Standortansprüche der brasilianischen Araukarie (*Araucaria angustifolia*). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 71: 272-289.
- Hueck K. 1978. Los Bosques de Sudamérica. Ecología, composición e importancia económica. Eschborn, Alemania. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica. 476 p.
- Huth A, M Drechsler, P Köhler. 2005. Using multicriteria decision analysis and a forest growth model to assess impacts of tree harvesting in Dipterocarp lowland rain forests. *Forest Ecology and Management* 207:215-232.
- Innes JL. 1992. Structure of evergreen temperate rain-forest on the Taitao Peninsula, southern Chile. *Journal of Biogeography* 19:555-562.
- Kalela EK. 1941. Über die Holzarten und die durch die klimatischen Verhältnisse verursachten Holzartenwechsel in den Wäldern Ostpatagoniens. Helsinki, Deutschland. Annales Academiae Scientiarum Fennicae. 151 p.
- Kelty M. 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands. In Kelty M, BC Larson, CD Oliver eds. The Ecology and Silviculture of Mixed Species Forests. Dordrecht, Holanda. Kluwer Academic Publishers. p. 125-141.
- Kimmins JP. 2004. Forest Ecology. A foundation for sustainable management and environmental ethics in forestry. New York, USA. Prentice Hall. 720 p.
- Kitzberger T. 1989. Los disturbios como modeladores de comunidades boscosas Andino-Patagónicas. Buenos Aires, Argentina. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y
- Kitzberger T. 1994. Fire regime variation along a northern Patagonian forest-steppe ecotone: stand and landscape response. Tesis Doctoral. Boulder, Estados Unidos. University of Colorado. 203 p.
- Kitzberger T, TT Veblen, R Villalba. 1995. Tectonic influences on tree growth in northern Patagonia, Argentina: the roles of substrate stability and climatic variation. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 1684-1696.
- Kitzberger T, TT Veblen, R Villalba. 1997. Climatic influences on fire regimes along a rain forest-to-xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography* 24:35-47.
- Kitzberger T, TT Veblen. 1999. Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology* 14: 1-15.
- Kitzberger T, DF Steinaker, TT Veblen. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81(7): 1914-1924.
- Kitzberger T, E Raffaele, TT Veblen. 2005. Variable community responses to herbivory in fire-altered landscapes of northern Patagonia, Argentina. *African Journal of Range and Forage Science* 22: 85-91.
- Köhler P, J Chavé, B Riera, A Huth. 2003. Simulating the long-term response of tropical wet forests to fragmentation. *Ecosystems* 6:114-128.
- Köhler P, A Huth. 1998. The effects of tree species grouping in tropical rainforest modelling: Simulations with the individual-based model FORMIND. *Ecological Modelling* 109:301-321.
- Krebs CJ. 2001. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. New York - London Harper-Collins College Publishers. 695 p.
- La Manna L, M Rajchenberg. 2004a. The decline of *Austrocedrus chilensis* forests in Patagonia, Argentina: soil features as predisposing factors. *Forest Ecology Management* 190: 345-357.
- La Manna L, M Rajchenberg. 2004b. Soil properties and *Austrocedrus chilensis* forest decline in Central Patagonia, Argentina. *Plant Soil* 263: 29-41.
- La Manna L, SD Matteucci, T Kitzberger. 2008a. Abiotic factors related to the incidence of the *Austrocedrus chilensis* disease syndrome at a landscape scale. *Forest Ecology Management* 256: 1087-1095.
- La Manna L, M Collantes, J Bava, M Rajchenberg. 2008b. Natural regeneration in declining *Austrocedrus chilensis* forests of Patagonia. *Ecología Austral* 18: 27-41.
- Lara A. 1991. The dynamics and disturbance regimes of *Fitzroya cupressoides* forest in south-central Andes of Chile. PhD Thesis. Colorado, USA. Department of Geography, University of Colorado.
- Lara A, R Villalba. 1993. A 3620-year temperature record from *Fitzroya cupressoides* tree-rings in Southern South America. *Science*. 260: 1104-1106.

- Aravena, C., S. Fraver, J.C. Aravena, A. Wolodarsky-Franke. 1999. Fire and the dynamics of *Fitzroya cupressoides* (alerce) forests of Chile's Cordillera Peñada. *Ecoscience* 6: 100-109.
- Aravena, C., J.C. Aravena, A. Wolodarsky, M. Cortés, S. Fraver. 2003. Fire regimes and forest dynamics in the lake district in south-central Chile. In Veblen, T.T., W. Baker, G. Montenegro, T.W. Swetnam eds. *Fire and Climatic Change in the Temperate Ecosystems of the Western Americas*. New York, USA. Springer-Verlag, p. 322-342.
- Aravena, C., C. Donoso, B. Escobar, A. Rovere, A. Premoli, D. Soto, J. Bannister. 2006. *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin. In Donoso C. ed. *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*, Autoecología. Valdivia, Chile. Ediciones Marisa Cúneo. p.82-91.
- Aravena, C. 1997. Establecimiento de coigüe en deslizamientos de tierra en el sector de Pilmaiquén, X Región. Tesis Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 82 p.
- Aravena, C. 1992. Pathways of development in mixed-species stands. In Kelty M., B.C. Larson, C.D. Oliver eds. *The Ecology and Silviculture of Mixed Species Forests*. Dordrecht, Holanda. Kluwer Academic Publishers. p. 3-10.
- Aravena, C., D. Paré, N. Fenton, A. Groot, K. Taylor. 2005. Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environmental Reviews* 13: 21-50.
- Aravena, C., R. Meyer. 1990. Estudio vegetacional de la Isla Mocha. Informe Interno Técnico. VIII Región, Chile. Corporación Nacional Forestal.
- Aravena, C., M.F. Urreta Vizcaya, M. Rey, E. Andenmatten. 1998. El "Mal del ciprés" como condicionante de la silvicultura del ciprés de la cordillera *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Bouteleje en el norte de la Patagonia Argentina. *Actas Primer Congreso Latinoamericano IUFRO*. Valdivia, Chile. IUFRO. 8 p.
- Aravena, C., P. Piscoff. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. 316 p.
- Aravena, C., R. Swetnam. 1993. Late Quaternary chronology of the Taitao Peninsula, southern Chile. *Journal of Quaternary Science* 8: 161-165.
- Aravena, C. 1996. Long-lived light-demanding emergents in southern temperate forests: the case of *Weinmannia trichosperma* (Cunonaceae) in Chile. *Plant Ecology* 140: 111-115.
- Aravena, C. 1982. Flora y fitosociología de un relicto de *Pilgerodendron uvifera* (D. Don) Florin en el fundo San Pablo de Tregua (Valdivia-Chile). *Bosque* 4: 3-11.
- Aravena, C. 1985. Aspectos de la flora y vegetación del Parque Nacional Vicente Pérez Rosales. *Bosque* 6: 83-92.
- Aravena, C., A.M. Muñoz. 1988. Aspectos conservativos de las coníferas chilenas. *Bosque* 9: 77-82.
- Aravena, C., A. Arano Y. 1996. Estructura y dinámica de un bosque templado lluvioso siempreverde en los Andes de Puyehue. X Región, Chile. Borrador de tesis de Magister no publicada. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile.
- Aravena, C. 2008. Etapas de desarrollo de rodales mixtos post-fuego de *Araucaria araucana* y *Nothofagus dombeyi* en el Parque Nacional Villarica. Tesis de Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 53 p.
- Aravena, C. 1975. Condiciones ecológicas y dasonómicas de la especie *Araucaria araucana* (Mol.) Koch. Tesis de grado. Santiago, Chile. Facultad de Agronomía, Universidad de Chile. 140 p.
- Aravena, C. 1974. La biología de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch. Instituto Forestal Latinoamericano de Investigación y Capacitación. *Boletín Instituto Forestal Latinoamericano de Investigación y Capacitación* 46: 3-55.
- Aravena, C., M. El Magar, M.H. Perdomo, L.A. Gallo, R. Villalba, M.D. Barrera. 2010. *Austrocedrus chilensis* growth decline in relation to drought events in northern Patagonia, Argentina. *Trees* 24: 561-570.
- Aravena, C. 2011. Historia de incendios en bosques de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch de Argentina a través de un análisis dendrocronológico. Tesis de Doctorado. La Plata, Argentina. Facultad de Ciencias Naturales y Museo Universidad Nacional de La Plata. 163 p.
- Aravena, C., T. Kitzberger, F.A. Roig Juárez, R. Villalba, M.D. Barrera. 2012. Fire history in the *Araucaria araucana* forests of southern Chile: human and climate influences. *International Journal of Wildland Fire*, <http://dx.doi.org/10.1071/WF11164>.
- Aravena, C. 1986. Análisis de la productividad de semillas de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch en el área de Lonquimay, IX Región, Chile. Tesis. Santiago, Chile. Universidad de Chile. 140 p.
- Aravena, C., J. E. Ruiz. 2011. Revalidación de *Nothomyrcia* (Myrtaceae), un género endémico del Archipiélago de Juan Fernández. *Botánica* 68(2): 129-134.
- Aravena, C. 1982. Estudio de raleo en rodales de Canelo, sector Hueicolla, Cordillera de la Costa de Valdivia. Instalación y evaluación del ensayo. Tesis. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile.
- Aravena, C. 2002. Análisis de estructura y dinámica de un bosque remanente original de roble-laurel-lingue, en el fundo "San Juan" comuna de Panguipulli, X Región. Tesis de Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 103 p.
- Aravena, C. 1987. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Aravena, C. 1980. Pflanzensoziologische Studien in Chile. In Tüxen R., J. Cramer eds. *Flora et vegetatio Mundi* 2. Weinheim. G. Fischer. Ein Vergleich mit Europa. p. 65-132.
- Aravena, C. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3: 153-164.
- Aravena, C., M. Llanos. 1990. *Forest Stand Dynamics*. New York, USA. McGraw-Hill. 520 p.
- Aravena, C. 1994. Estructura y dinámica de bosques ecotonales de altura de coihue-raulí en la cordillera de Los Andes en Quilafita, comuna de Valdivia. Tesis de Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 74 p.

- Parker T, C Donoso. 1993. Natural regeneration of *Fitzroya cupressoides* in Chile and Argentina. *Forest Ecology and Management* 59: 63-85.
- Peñaloza, R. 2007. Zonificación de la severidad de incendio natural y su distribución topográfica cuantitativa en el Parque Nacional Tolhuaca, IX región. Tesis de Ingeniero Forestal, Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile. 42 p.
- Perlati M. 1976. Uso, clasificación y conservación de suelos. Santiago, Chile. Ministerio de Agricultura. Servicio Agrícola y Ganadero.
- Peralta M. 1978. Suelos de las Islas Guaitecas y de la Isla Concoton en los Chonos. *Revista Ciencias Forestales* 1:29-40.
- Peralta M. 1980. Geomorfología, clima y suelos del tipo forestal Araucaria en Lonquimay. Santiago, Chile. Boletín Técnico N° 57. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile. 15 p.
- Pisano, E. 1950 Observaciones sobre la renovación del bosque de Laurel y Ulmo en la región del lago Llanquihue. *Apartado de Agricultura Técnica* 10 (1): 27-49.
- Pisano E. 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia Chilena. I. Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. *Punta Arenas, Chile. Anales del Instituto de la Patagonia* 8: 121-250.
- Pickett STA. 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 238-248.
- Pickett STA, PS White. 1985. Patch dynamics: a synthesis. In Pickett, ST, PSA White eds. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. New York, USA. Academic Press. p. 371-384
- Plaza J. 2001. Dinámica de renovales de Ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin) en la zona de Lago Vargas, Provincia Capitán Prat, XI Región. Tesis Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. 78 p.
- Pollmann W. 2003. Stand structure and dendroecology of an old-growth *Nothofagus* forest in Conguillio National Park, South Chile. *Forest Ecology Management* 176: 87-103.
- Pollmann W. 2005. A long-term record of *Nothofagus* dominance in the southern Andes, Chile. *Austral Ecology* 30: 91-102.
- Prentice IC, MT Sykes, W Cramer. 1993. A Simulation-Model for the Transient Effects of Climate Change on Forest Landscapes. *Ecological Modelling* 65:51-70.
- Provest, A. 1996. Caracterización y crecimiento de un renoval de tino (*Weinmannia trichosperma*) en la Cordillera de la Costa de Valdivia. Tesis. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 90 p.
- Puente M. 1976. Los bosques de Ciprés de las Guaitecas. En informe Forestal de la Región de Alto Palena y Chaitén. Departamento de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile.
- Quezada J. 2008. Historia de incendios en bosques de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch. del Parque Nacional Villarrica, a partir de anillos de crecimiento y registros orales. Tesis de Ingeniero Forestal Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 43 p.
- Rabassa J, S Rubulis, J Suarez. 1981. Moraine in-transit as parent material for soil development and the growth of Valdivian Rain Forest on moving ice: Casa Pangue Glacier, Mount Tronador (lat. 41° 10' S), Chile. *Annals of Glaciology* 2: 97-102.
- Rajchenberg M, P Cwiolong. 1993. El mal del ciprés (*Austrocedrus chilensis*): su relación con las pudriciones radicales y el sitio. In Actas Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Argentina. p. 12.
- Ramírez de Arellano P. 1997. Regeneración en claros de los Bosques de Alerce (*Fitzroya cupressoides*) en un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Andino, Provincia de Llanquihue. Tesis de Ingeniería Forestal, Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. 128 p.
- Rasche L, I Fahse, A Zing, H Bugmann. 2011. Getting a virtual forester fit for the challenge of climatic change. *Journal of Applied Ecology* 48:1174-1186.
- Real P, V Sandoval. 1983. Bases técnicas de los tratamientos silvícolas para la regeneración y utilización de los bosques de la zona costera de Aysén. IV Instalación y caracterización de parcelas experimentales. Informe de Convenio N° 65. Valdivia, Chile. Facultad de ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 70 p.
- Relva MA, TT VEBLEN. 1998. Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia Argentina. *Forest Ecology Management* 108: 27-40.
- Relva MA, CL Westerholm, T Kitzberger. 2009. Effects of introduced ungulates on forest understory communities in northern Patagonia are modified by timing and severity of stand mortality. *Plant Ecology* 201: 11-22.
- Riveros M, M Albenzi. 1978. Acumulación de hojarasca en un bosque de Ólivillo (*Aextoxicon punctatum*) del Fundo San Martín (Valdivia - Chile). *Bosque* 2: 72-82.
- Rosas CP. 1991. Estudio de la vegetación leñosa en áreas afectadas por deslizamientos en el Parque Nacional Puyehue, Osmo, Décima Región. Tesis. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 82 p.
- Ricci M. 2006. Conservation status and ex situ cultivation efforts of endemic flora of the Juan Fernández Archipelago. *Biodiversity and conservation* 15 (10): 3111-3130.
- Rüger N, AG Gutiérrez, WD Kissling, JJ Armesto, A Huth. 2007. Ecological impacts of different harvesting scenarios for temperate evergreen rain forest in southern Chile - A simulation experiment. *Forest Ecology and Management* 252:52-66.
- Runkle JR. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology* 1041-1051.
- Sandoval V, C Donoso. 1987. Informe Técnico sobre inventario de alerce muerto en bosque quemado del predio Venecia en la Cordillera de la Costa. Informe de Convenio N° 126. Valdivia, Chile. Serie Técnica, Facultad Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile.
- Sanguinetti J, T Kitzberger. 2008. Patterns and mechanisms of masting in the large-seed southern conifer *Araucaria araucana*. *Austral Ecology* 33: 78-87.
- Seki T. 1974. A moss flora of Provincia de Aysén, Chile. *Journal of Science of the Hiroshima University*. 15: 9-101.

- Society for Ecological Restoration (SER) International. 2004. Grupo de trabajo sobre ciencia y políticas. Principios de SER International sobre la restauración ecológica. Tucson, USA, Society for Ecological Restoration International. 15 p.
- Schilling G, C Donoso. 1976. Reproducción vegetativa natural de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch. *Investigación Agrícola* 2(2): 121-122.
- Schubert H. 1977. Dinámica de un bosque virgen de *Araucaria-Lenga*. *Bosque* 2: 3-11.
- Schubert H, R Dittgen, J Sanguinetti. 2008. *Araucaria araucana* and the Austral parakeet: pre-dispersal seed predation on a mast-seed species. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 395-401.
- Silvertown JH. 1984. A theory of Forest Dynamics. The Ecological Implications of Forest Succession Models. New York, USA, Springer, 278 p.
- Silvertown JH. 1998. Terrestrial Ecosystems in Changing Environments. Cambridge, United Kingdom. Cambridge University Press, 537 p.
- Silvertown JH, TM Smith. 1996. A review of forest patch models and their application to global change research. *Climatic Change* 34:131-153.
- Silvertown JH. 2002. The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change. In HA Mooney, JG Canadell. *Encyclopedia of Global Environmental Change*. USA. Wiley, p. 316-323.
- Silva J. 1985. Reproducción sexual y asexual del ulmo y desarrollo del ulmo y tepa bajo cuatro gradientes de sombreado artificial. Tesis de Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile.
- Silva J. 2009. Estructura y composición de los bosques de *Araucaria-Nothofagus* en la Reserva Nacional Malalcahuello, posterior a su explotación selectiva. Tesis de Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. 36 p.
- Simard M, N Lecomte, Y Bergeron, PY Bernier, D Paré. 2007. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications* 17(6): 1619-1637.
- Sjostrom K. 1916. Die Vegetations verhältnisselängs der Cordillera de los Andes S. Von 41°S. Botanische Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerland 1907-1909. *Kungliga Svenska vetenskapsakademiens Handlingar* 56(5): 1-366.
- Sokal R, IC Prentice, MT Sykes. 2001. Representation of vegetation dynamics in the modelling of terrestrial ecosystems: comparing two contrasting approaches within European climate space. *Global Ecology and Biogeography* 10:621-637.
- Soriano-Ramirez, C, G Arellano, JP Mora, E Vargas, A Miranda. 2012. El rol de *Turdus falcklandii* en la dispersión de semillas de plantas invasoras en el archipiélago de Juan Fernández. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 33-48.
- Soto C, J Becerra, C Flores, J Robledo, M Silva. 2004. Antibacterial and antifungal terpenes from *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin. *Journal of the Chilean Chemical Society* 49: 157-161.
- Stapanian A. 1986. Transient response of forests to CO₂-induced climate change: simulation modeling experiments in eastern North America. *Oecologia* 68: 567-579.
- Stewart DP. 2009. Nuevo registro de una población de *Fitzroya cupressoides* (Molina) I.M. Johnston en su límite norte en la Isla del Rey, Chile. *Gayana Botánica* 66(1): 103-106.
- Stewart DP, H Figueroa. 2008. Efectos de las alteraciones antrópicas sobre la estructura y composición de rodales de *Pilgerodendron uviferum* en la Cordillera de la Costa de Chile. *Ecología Austral* 18: 13-25.
- Stewart SH, BV Barnes. 1980. Forest Ecology. New York, USA. John Wiley & Sons. 687 p.
- Stewart G, B Wilsey. 2001. Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity. *The American Naturalist* 158(3): 286-299.
- Stewart ML, T Kitzberger. 2008. Recruitment patterns following a severe drought: long-term compositional shifts in Patagonian forests. *Canadian Journal of Forest Research* 38 (12): 3002-3010.
- Stewart JM, SG Haberle, KD Bennett. 2003. Dynamics of North Patagonian rainforests from fine-resolution pollen, charcoal and tree-ring analysis, Chonos Archipelago, Southern Chile. *Austral Ecology* 28: 413-422.
- Stuebel AG. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- Stuebel L. 1942. La explotación racional de los bosques de *araucaria* de Neuquén. *Servir* 6: 1-53.
- Stuebel L. 1947. Los incendios de bosques en la Argentina. Buenos Aires, Argentina. Ministerio de Agricultura de la Nación, Dirección Forestal. 235 p.
- Stuebel SA. 1983. Análisis estructural y dinámica regenerativa del tipo forestal siempreverde en la Cordillera de la Costa de la provincia de Valdivia. Tesis. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. 151 p.
- Stuebel JD, F Cox, P Real, H Cuevas. 1980. Utilización silvoagropecuaria de los terrenos de ñadi. Informe N° 1. Inventario Forestal zona de ñadi. Provincia de Llanquihue. Informe de convenio N°22. Valdivia, Chile. Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile.
- Stuebel R, A Reif. 2009. The structure, regeneration and dynamics of the original forest of Robinson Crusoe's island (Juan Fernández Archipelago, Chile): guidelines for its restoration. In Proceedings XIII World Forestry Congress. Buenos Aires, Argentina. FAO. p. 18-23.
- Stuebel R, JG Cuevas, C Le Quesne, A Reif, J Bannister. 2010. Spatial distribution and regeneration strategies of the main forest species on Robinson Crusoe Island. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 349-363.
- Stuebel GR, MJ Faúndez. 2010. Los bosques de la isla Robinson Crusoe: endemismo para conservar. *Gestión Ambiental* 20: 19-26.
- Stuebel R, S Gärtner, M Alvarez, E Hager, A Raif. 2013. Forest gap attributes influences plant richness and exotic invasions: does restoration help the conservation of the threatened endemic forest of Robinson Crusoe Island? *Biodiversity and Conservation*, 22:1283-1300.

- Veblen TT. 1979. Structure and dynamics of *Nothofagus* forests near timberline in south-central Chile. *Ecology* 60 (5): 937-945.
- Veblen TT. 1982. Regeneration patterns in *Araucaria araucana* forests in Chile. *Journal of Biogeography* 9(1): 11-28.
- Veblen TT. 1989a. *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 365-71.
- Veblen TT. 1989b. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. *Ecology* 70: 543-545.
- Veblen TT, DH Ashton, FM Schlegel, AT Veblen. 1977. Plant succession in a timberline depressed by vulcanism in south-central Chile. *Journal of Biogeography* 4(3): 275-294.
- Veblen TT, DH Ashton. 1978. Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes, Chile. *Vegetatio* 36 (3): 149-167.
- Veblen TT, GH Stewart. 1980. Comparison of forest structure and regeneration on Bench and Stewart Islands New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 3: 50-68.
- Veblen TT, FM Schlegel, B Escobar. 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forest in the Valdivian Andes, Chile. *Journal of Ecology* 68: 1-31.
- Veblen TT, C Donoso, FM Schlegel, B Escobar. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *Journal of Biogeography* 8(3): 211-247.
- Veblen TT, FH Ashton. 1982. The regeneration status of *Fitzroya cupressoides* in the Cordillera Pelada, Chile. *Biological Conservation* 23: 141-161.
- Veblen TT, FM Schlegel. 1982. Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque* 4 (1): 73-115.
- Veblen TT, FM Schlegel, JV Oltremari. 1983. Temperate broad-leaved evergreen forests of South America. In Ovington JD .ed. *Temperate Broad-leaved Evergreen Forests*. Amsterdam, Netherlands. Elsevier. p. 5-31.
- Veblen TT. 1985a. Stand dynamics in Chilean *Nothofagus* forests. In Pickett STA, PS White eds. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. New York, USA. Academic Press. p. 35-51.
- Veblen TT. 1985b. Forest development in tree-fall gaps in the temperate rain forests of Chile. *National Geographic Research* 1:162-183.
- Veblen TT, C Donoso. 1987. Alteración natural y dinámica regenerativa de las especies chilenas de *Nothofagus* de la región de Los Lagos. *Bosque* 8: 133-142.
- Veblen TT, DC Lorenz. 1987. Post-fire stand development of *Austrocedrus-Nothofagus* forests in Patagonia. *Vegetation* 73:113-126.
- Veblen TT, DC Lorenz. 1988. Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone of northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers* 78: 93-111.
- Veblen TT, T Kitzberger, A Lara. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrublands. *Journal of Vegetation Science* 3: 507-520.
- Veblen TT, BR Burns, T Kitzberger, A Lara, R Villalba. 1995. The ecology of the conifers of southern South America. In Enright N, R Hill eds. *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne, Australia. Melbourne University Press. p. 120-155.
- Veblen TT, C Donoso, T Kitzberger, AJ Rebertus. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. In Veblen TT, RS Hill, J Read eds. *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*. New Haven, USA. Yale University Press. p. 293-353.
- Veblen TT, T Kitzberger, R Villalba, J Donnegan. 1999. Fire history in northern Patagonia: The roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs* 69: 47-67.
- Veblen TT, T Kitzberger, E Raffaele, DC Lorenz. 2003. Fire history and vegetation changes in northern Patagonia, Argentina. In Veblen TT, Baker WL, G Montenegro, TW Swetnam eds. *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas*. New York, USA. Springer-Verlag. p. 265-295.
- Veblen T, T Kitzberger, R Villalba. 2004. Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. In Arturi M, J Frangí, J Goya eds. *Ecología y Manejo de Bosques de Argentina*. La Plata, Argentina. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. p. 1-48.
- Veblen TT, T Kitzberger, E Raffaele, M Mermoz, ME González, JS Sibold, A Holz. 2008. The historical range of variability of fires in the Andean-Patagonian *Nothofagus* forest region. *International Journal of Wildland Fire* 17: 724-741.
- Vallagrán C. 1985. Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 57-69.
- Villalba R, TT Veblen. 1997. Regional patterns of tree population age structures in Northern Patagonia: climatic and disturbance influences. *Journal of Ecology* 85: 113-124.
- Villalba R, TT Veblen. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality at the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. *Ecology* 79: 2624-2640.
- Walter KS, HJ Gillet eds. 1998. 1997 IUCN Red List of Threatened Plants. Gland, Switzerland and Cambridge, United Kingdom. IUCN. 862 p.
- Watt AS. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1-22.
- White PS, STA Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In Pickett STA, PS White eds. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. San Diego, USA. Academic Press. p. 3-13.
- Weigand J, A Mitchell, D Morgen. 1992. Coastal Rain Forests: Ecological characteristics, status and distribution worldwide. *International Occasional paper series* N° 1. Portland, USA. Ecotrust and Conservation. 64 p.
- Weinberger P. 1973. Beziehungen zwischen mikroklimatischen Faktoren und natürlicher Verjüngung araukanopatagonischer *Nothofagus*-Arten. *Flora* 162: 157-179.