

Estructura y estrategias regenerativas de un bosque virgen de Ulmo (*Eucryphia cordifolia* Cav.)-Tepa (*Laurelia philippiana* Phil.) Looser en Chiloé, Chile

Structure and regeneration strategies of an
Eucryphia cordifolia Cav. - *Laurelia philippiana*
(Phil.) Looser forest in Chiloé, Chile

CLAUDIO DONOSO, BERNARDO ESCOBAR y JOSE URRUTIA

Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales,
Universidad Austral de Chile.
Casilla 567, Valdivia, Chile

RESUMEN

Un bosque virgen de Ulmo-Tepa fue estudiado en la ladera oriental de la Cordillera de San Pedro, Chiloé (42°20'S). El bosque se caracteriza por la presencia de pocos árboles emergentes de *Eucryphia cordifolia* Cav. que, sin embargo, constituyen más del 50% del área basal, un dosel dominante y homogéneo constituido por gran cantidad de individuos de *Laurelia philippiana* (Phil.) Looser que aportan el 30% del área basal del bosque y doseles inferiores formados por las mirtáceas *Amomyrtus luma* (Mol.) Legr. et Kaus y *Myrceugenia planipes* (Hook. et Arn.) Berg que constituyen gran parte del sotobosque. El análisis de la estructura del bosque y de la regeneración de las especies indica que estas comunidades no han alcanzado un equilibrio dinámico y que *Laurelia philippiana* y las Mirtáceas están en condiciones de reemplazar a *Eucryphia cordifolia* una vez que los individuos de más edad mueran. Estas características pueden generalizarse, con las variaciones de cada caso, a los bosques de Ulmo-Tepa-Mirtáceas de la Isla de Chiloé. Se corrobora en este estudio una estrategia regenerativa dependiente de claros, para *Eucryphia cordifolia*, la cual requiere de la producción de grandes claros (400 m²). Por otro lado se describe una nueva estrategia de la especie para germinar y establecerse sobre troncos en sectores muy húmedos dominados por Mirtáceas desde donde emite las raíces hacia el suelo, formando verdaderos zancos, con lo que aumentarían sus posibilidades de subsistir en el área.

Palabras claves: estrategia regenerativa, estructura vertical, distribución horizontal, equilibrio dinámico, tolerancia.

ABSTRACT

A lowland Ulmo-Tepa virgin forest was studied in the oriental flank of Cordillera de San Pedro, Chiloé (42°20'S), Chile. The forest is characterized by a few large emergent trees of *Eucryphia cordifolia* Cav., which, however, make up more than 50% of the total basal area, a large number of dominant trees of *Laurelia philippiana* (Phil.) Looser, which constitute the true canopy and 30% of the total basal area, and also a large number of overtopped trees of the Myrtaceae *Amomyrtus luma* (Mol.) Legr. et Kaus, and *Myrceugenia planipes* (Hook. et Arn.). According to data on stand structure and regeneration patterns of the species *Laurelia philippiana* and the species of Mirtaceae should replace *Eucryphia cordifolia* when trees of this species die. Most lowland *E. cordifolia*-*L. philippiana*-Myrtaceae forests of Chiloé island exhibit similar regeneration pattern. However, the gap-phase strategy of *E. cordifolia* together with its ability to germinate and grow on fallen logs in very wet conditions, suggest some possibilities for this species to maintain itself within the stand.

Key words: Regeneration strategy, vertical structure, spatial distribution, forest dynamics.

INTRODUCCION

Sobre la vegetación y flora de la Isla de Chiloé se ha escrito muy poco. A partir de los trabajos de Skottsberg (1916), en términos de análisis vegetacional y ecológico específico sobre Chiloé, pueden señalarse escasamente los estudios botánicos de Godley (1960, 1964), un trabajo sobre

relación vegetación-suelo (Holdgate 1961), una tesis no publicada relacionada con estructura y dinámica de bosques de *Pilgerodendron uvifera* (D. Don Florin) (Ciprés de las Guaitecas), en el sur de la isla (Cruz & Lara 1979), y un análisis estructural y dinámico de bosques del tipo siempreverde en el sector noroeste de la isla (Donoso *et al.* 1984a).

La mayor parte de la vegetación de la Isla de Chiloé está constituida por el tipo forestal siempreverde (Donoso 1981). La variabilidad de este tipo de bosque en la isla es considerable: de acuerdo con la clasificación fisonómico-ecológica de los tipos forestales del sur de Chile (Veblen & Schlegel 1982), por lo menos seis asociaciones distintas del tipo siempreverde se encuentran en la isla. Hasta hoy, muchos de estos bosques se han conservado intactos o con poca alteración, especialmente en las áreas sur y occidental de la isla. Sin embargo, durante los últimos años se ha intensificado la actividad de corta y extracción de madera, de modo tal que muchos bosques medianamente conservados han sido alterados o eliminados y se han discutido proyectos (Astillas Chiloé) que planifican la corta de miles de hectáreas de bosques en corto plazo (FUNDECHI 1978). La consiguiente eliminación o destrucción de la estructura original de estos bosques hace urgente la necesidad de analizar los ecosistemas forestales chilotes antes de que ello no sea posible.

El presente estudio tiene el propósito de analizar la estructura y estrategias regenerativas de las especies de un bosque virgen ubicado en el piedmont de la ladera oriental de la Cordillera de San Pedro. El estudio intenta, además, caracterizar un bosque virgen y corroborar las estrategias regenerativas propuestas para algunas de las especies componentes en trabajos anteriores (Veblen *et al.* 1979, Veblen *et al.* 1981, Donoso *et al.* 1984a).

Area de estudio

El bosque estudiado se ubica en planicies correspondientes al valle del río Piruquina, en la localidad Alcaldeo de Llao-Llao, en el piedmont oriental de la Cordillera de San Pedro (42°20', 73°57'W), con altitud aproximada de 150 m s.n.m. El área se dividió en 3 parcelas.

La parcela I está ubicada en terreno plano y con buen drenaje, lo que se refleja en la ausencia de áreas con agua superficial o excesiva humedad. La profundidad total del suelo alcanza a 80 cm hasta donde se encuentra el material original formado por esquistos; la textura es de tipo franca o francoarcillosa, el color es pardo y no muestra signos de deficiencias en el drenaje. La profundidad efectiva del suelo alcanza a los 50 cm (Schlatter *et al.* 1981).

Esta parcela representa la mayor parte de la superficie de este rodal.

La parcela II se encuentra también en terreno plano, e incluyendo sectores en que el drenaje es evidentemente impedido, incluso en verano, constituyéndose en un hualve (Ferriere 1982). Bajo estas condiciones la profundidad total del suelo alcanza a aproximadamente 50 cm y la profundidad efectiva se encuentra a alrededor de los 20 cm. En los 20 primeros centímetros del perfil el suelo es de color negro muy orgánico, suelto y con abundantes raíces. Bajo los 20 cm es muy húmedo, compactado, con estructura de bloques, de color pardo claro, con tintes rojizos y raíces. A los 50 cm el suelo es duro, de color rojizo y con gravas y trozos de cuarzo. Las condiciones fuera del hualve son similares a las de la parcela I. Esta parcela representa parte de las características del suelo del rodal, que, aunque no constituyen un porcentaje elevado del total, son frecuentes.

La parcela III tiene pendiente que varía desde 18%, cerca del plano, hasta 40% en la parte media, con evidencias de buen drenaje. La profundidad total del suelo varía desde 10 cm hasta más de 1 m debido a que hay transporte de material por efecto de la pendiente, el que se deposita en forma diferenciada; la profundidad efectiva del suelo alcanza hasta el material original, constituido por esquistos. El color del suelo es, en general, pardo a pardo oscuro y no manifiesta evidencias de deficiencia en el drenaje. Esta parcela representa los límites del rodal en toda la línea que colinda con los contrafuertes de la Cordillera de San Pedro; el resto del rodal está rodeado en su mayor parte por el río.

El clima del sector corresponde al marítimo templado frío lluvioso de la costa occidental (Cfb) según Koeppen (Fuenzalida 1964). Por efecto del biombo climático determinado por la Cordillera de San Pedro se produce aquí cierta disminución de las precipitaciones respecto de la ladera occidental, alcanzando éstas a 1.600 mm anuales (Di Castri & Hajek 1976). Las temperaturas medias anuales son de 11,6°C, con máximas medias de 15,7°C y mínimas medias de 4,7°C (Di Castri & Hajek 1976).

Las comunidades forestales del área de estudio y sus alrededores pertenecen al tipo forestal siempreverde (Donoso

1981), o bosques latifoliados, principalmente siempreverdes de Veblen & Schlegel (1982). Se trata, en general, de comunidades con variados estados de alteración de origen antrópico. Los remanentes con menos alteración se encuentran en las laderas circundantes del área de estudio y están constituidos, principalmente, por *Eucryphia cordifolia* Cav. (Ulmo), *Weinmannia trichosperma* Cav. (Tineo), *Laurelia philippiana* (Phil.) Looser (Tepa) y *Drimys winteri* J.R. et Forst (Canelo) entre las especies arbóreas dominantes en los doseles superiores del bosque.

MATERIAL Y METODOS

Se delimitaron en el área 3 parcelas de 54 x 72 m, dos de ellas en un área plana y la tercera en el principio de una pendiente con el objeto de verificar objetivamente la variación que ella promueve en el drenaje del suelo y, por consiguiente, en la vegetación.

La estructura vertical del bosque se describió mediante el dibujo de perfiles verticales de 30 x 50 m de las situaciones comunes que lo caracterizan, siguiendo las normas señaladas por Kershaw (1973) y Mueller-Dombois & Ellenberg (1974). Como complemento de los perfiles se determinó en cada parcela la distribución de diámetros de troncos y de las clases de copas de las especies componentes, considerando cinco clases, a saber: emergente, dominante, codominante, intermedia y suprimida. Para definir estas clases se siguió el criterio utilizado por Veblen *et al.* (1981) y se agregó una última clase llamada de brinzales, constituida por individuos menores de 5 cm de Dap (diámetro a la altura del pecho) y de por lo menos 2 m de altura (Donoso *et al.* 1984a).

La estructura del bosque se analizó mediante tablas y gráficos de estructura de tamaños (Dap). En los gráficos se registraron todos los individuos, incluyendo los brinzales, en clases diamétricas de 10 cm; las clases se registraron a partir de los 5 cm de Dap. Las plántulas (<2 m de altura) se estudiaron en 30 a 40 parcelas de 1 x 2 m ubicadas al azar dentro de las parcelas mayores. En las mismas subparcelas de 1 x 2 m se determinó la frecuencia de especies en la vegetación de sotobosque.

La estructura espacial de las poblaciones

de especies en las parcelas se analizó mediante el Índice de Morisita (1959) descrito por Williamson (1975). Este índice se calculó para las clases de tamaño brinzales y adultos siempre que la especie, en la clase de tamaño, tuviera 20 o más individuos por parcela. El análisis de la distribución espacial se completó en algunos casos con la representación de la parcela en un plano, con el objeto de visualizar las agrupaciones de algunas especies y la relación entre distintas especies en el espacio.

La estructura de tamaños (Dap) de las especies permite inferir la dinámica del bosque (Daubenmire 1968, Veblen *et al.* 1980, Donoso *et al.* 1984a). Esta interpretación se basa en la existencia de una correlación positiva entre diámetro y edad. La única especie en que todas las clases de diámetro están representadas es Tepa; por eso se empleó una muestra de 2 individuos por clase de diámetro de 10 cm y hasta 50 cm de Dap de esa especie a los cuales se les midió la edad mediante tarugos de incremento. Se calculó una regresión lineal entre diámetro y edad que mostró una correlación positiva de 0,89 ($P < 0,01$) entre las variables. Las especies que caracterizan una condición de equilibrio de la comunidad son aquellas que se están regenerando continuamente bajo el dosel, lo que se refleja en curvas del tipo exponencial negativo o de J-inversa de distribución de tamaños (Dap) (Daubenmire 1968, Whittaker 1975). El grado de desviación de la distribución de diámetros o edades encontrados para una especie, con respecto a la distribución esperada para la población que está regenerando continuamente se puede evaluar mediante la ecuación conocida como función de poder o potencia, explicada por Hett & Loucks (1976).

RESULTADOS

Estructura del bosque

El bosque estudiado se caracteriza por la presencia de individuos emergentes de *Eucryphia cordifolia* que normalmente sobrepasan los 35 m de altura, llegando, en ocasiones, a los 50 m, 8 a 10 m más altos que el dosel principal constituido por *Laurelia philippiana*, especie que en estos bosques supera a veces los 35 m de la altura constituyéndose también en

emergente (Tabla 1 y Fig. 1). Se encuentra también un estrato intermedio constituido por individuos jóvenes de *L. philippiana* y las Mirtáceas *Luma* (*Amomyrtus luma* (Mol.) Legr. et Kaus) y *Picha* (*Myrceugenia planipes* (Hok. et Arn.) Berg. que alcanzan 10 a 15 m de altura en el dosel intermedio y que forman también un estrato denso de individuos y brinzales (Tabla 1 y Fig. 1).

Los grandes emergentes de *E. cordifolia* constituyen, en promedio, alrededor del 3% del total de individuos (Tabla 2), pero, en cambio, el área basal de la especie constituye más del 50% del total. Esto es resulta-

do de los grandes diámetros de estos árboles que, en algunos casos, sobrepasan los 2 m. Las Mirtáceas *A. luma* y *M. planipes*, en cambio, que en conjunto constituyen más del 50% del número total de individuos por hectárea, representan sólo alrededor del 12% del área basal total. *L. philippiana* conforma cerca del 40% del número de árboles por hectárea y poco más del 30% del área basal, constituyendo, así, un dosel dominante y homogéneo del bosque, como se observa al comparar las tres parcelas y los promedios (Tabla 2).

Las especies de este bosque están regenerando con distintos grados de éxito

TABLA 1
Distribución de clases de copa en las 3 parcelas del bosque virgen de
Alcaldeo de Llaio-Llao

Frequencies of trees in different crown classes in 3 plots of the virgin forest of
Alcaldeo de Llaio-Llao

PARCELA ESPECIE	CLASES DE COPA (Nº arb./parcela)					
	B	S	I	C	D	E*
PARCELA I						
<i>Eucryphia cordifolia</i>	4	1	—	—	2	11
<i>Laurelia 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>Caldcluvia paniculata</i>	—	—	1	—	—	—
<i>Luma apiculata</i>	1	—	—	—	—	—
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	2	2	—	—	—	—
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	—	—	—	—	—	—
PARCELA II						
<i>Eucryphia cordifolia</i>	33	1	—	2	7	16
<i>Laurelia 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>Gevuina avellana</i>	1	—	—	—	—	—
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	35	9	—	—	—	—
PARCELA III						
<i>Eucryphia cordifolia</i>	8	—	—	—	2	9
<i>Laurelia 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>Caldcluvia paniculata</i>	2	1	—	1	—	—
<i>Luma apiculata</i>	—	—	—	—	1	—
<i>Gevuina avellana</i>	32	5	1	—	1	—
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	1	—	—	—	—	—

* B = Brinzal, S = Suprimido, I = Intermedio, C = Codominante, D = Dominante, E = Emergente.



Fig. 1: Perfil vertical tipo del bosque virgen de Ulmo-Tepa constituido por grandes emergentes de *Eucryphia cordifolia* Cav. y dosel más o menos homogéneo de *Laurelia philippiana* (Phil.) Looser formando los estratos inferiores.

Vegetation profile of the Ulmo-Tepa virgin forest, showing large dominant trees of *Eucryphia cordifolia* Cav. and a relatively homogeneous canopy of *Laurelia philippiana* (Phil.) Looser, which constitutes the lower levels.

(Fig. 2 y Tabla 1). *L. philippiana*, *A. luma* y *M. planipes* presentan distribuciones diamétricas del tipo exponencial que se ajustan a la función de poder (Fig. 2), lo que sugiere un autorreemplazo permanente de individuos viejos por individuos jóvenes en las parcelas. Estas especies tienen abundantes plántulas en el piso del bosque (Tabla 3). Basándose en la comparación de las Tablas 1 y 3 las plántulas sobreviven en porcentajes de 2 a 13% para *L. philippiana*, 3,5% para *A. luma* y 0,5 a 3% para *M. planipes*. El Índice de Morisita, tanto para estos brinzales como para los individuos que llegan a los niveles intermedios y dominantes de los estratos del bosque, indica que la tendencia es mantenerse agrupadas en casi todos los tamaños de parcela (Fig. 3).

La dificultad de regeneración de *E. cordifolia* en el área de estudio se deduce de la Tabla 1 y la Fig. 2. Se aprecia que

existen unos pocos individuos emergentes y dominantes y escaso número de brinzales de *E. cordifolia* aun cuando las plántulas son abundantes (Tabla 3). Sin embargo, casi la totalidad de las plántulas de *E. cordifolia* provienen de reproducción vegetativa o se han desarrollado sobre troncos en el bosque (Tabla 3) lo que sugiere que las semillas de *E. cordifolia* encuentran sobre esos troncos las mejores condiciones ambientales para germinar en este bosque. Una alta tasa de mortalidad determina que muy pocas plántulas alcanzan la condición de brinzales. Se postula que los brinzales de *E. cordifolia* son capaces de desarrollarse y alcanzar los estratos superiores solamente cuando tienen suficiente luminosidad, la que logran cuando se producen claros por caída de árboles grandes en el bosque. En esos casos, un grupo, a veces de más de 3 árboles de gran tamaño, se desarrolla en un pequeño es-

TABLA 2

Número de árboles y área basal por hectárea y por especie en bosque virgen de Ulmo-Tepa en la localidad Alcaldeo de Llao-Llao, Chiloé

Tree density and basal area per hectare and per species in a Ulmo-Tepa virgin forest at Alcaldeo de Llao-Llao, Chiloé

ESPECIE	PARCELA I		PARCELA II		PARCELA III		PROMEDIO	
	N/ha	AB/ha m ²	N/ha	AB/ha m ²	N/ha	AB/ha m ²	N/ha	AB/ha m ²
<i>E. cordifolia</i>	36	66,418	64	42,093	28	36,166	43 (3,4)	48,206 (51,6)
<i>W. trichosperma</i>	—	—	5	1,57	13	6,329	5 (0,4)	2,509 (2,7)
<i>L. philippiana</i>	694	33,471	414	24,781	339	30,649	482 (38,7)	29,634 (31,7)
<i>A. luma</i>	164	4,517	527	8,353	504	12,077	398 (31,6)	9,316 (8,9)
<i>M. planipes</i>	563	4,281	62	0,424	218	5,152	281 (22,4)	3,186 (3,5)
<i>D. winteri</i>	26	1,719	5	0,628	—	—	10 (0,8)	0,782 (0,8)
<i>M. ovata</i> var. <i>ovata</i>	39	0,257	18	0,056	3	0,007	20 (1,6)	0,107 (0,1)
<i>G. avellana</i>	—	—	—	—	15	0,171	5 (0,4)	0,057 (0,05)
<i>C. paniculata</i>	3	0,100	—	—	3	0,703	4 (0,3)	0,207 (0,22)
<i>L. apiculata</i>	3	0,247	—	—	—	—	2 (0,1)	0,317 (0,34)
<i>R. spinosus</i>	8	0,046	—	—	—	—	3 (0,3)	0,015 (0,01)
<i>M. parvifolia</i>	8	0,216	—	—	—	—	3 (0,3)	0,072 (0,08)
TOTAL	1.544	111,238	1.096	76,648	1.128	91,396	1.256 (100,0)	93,508 (100,0)

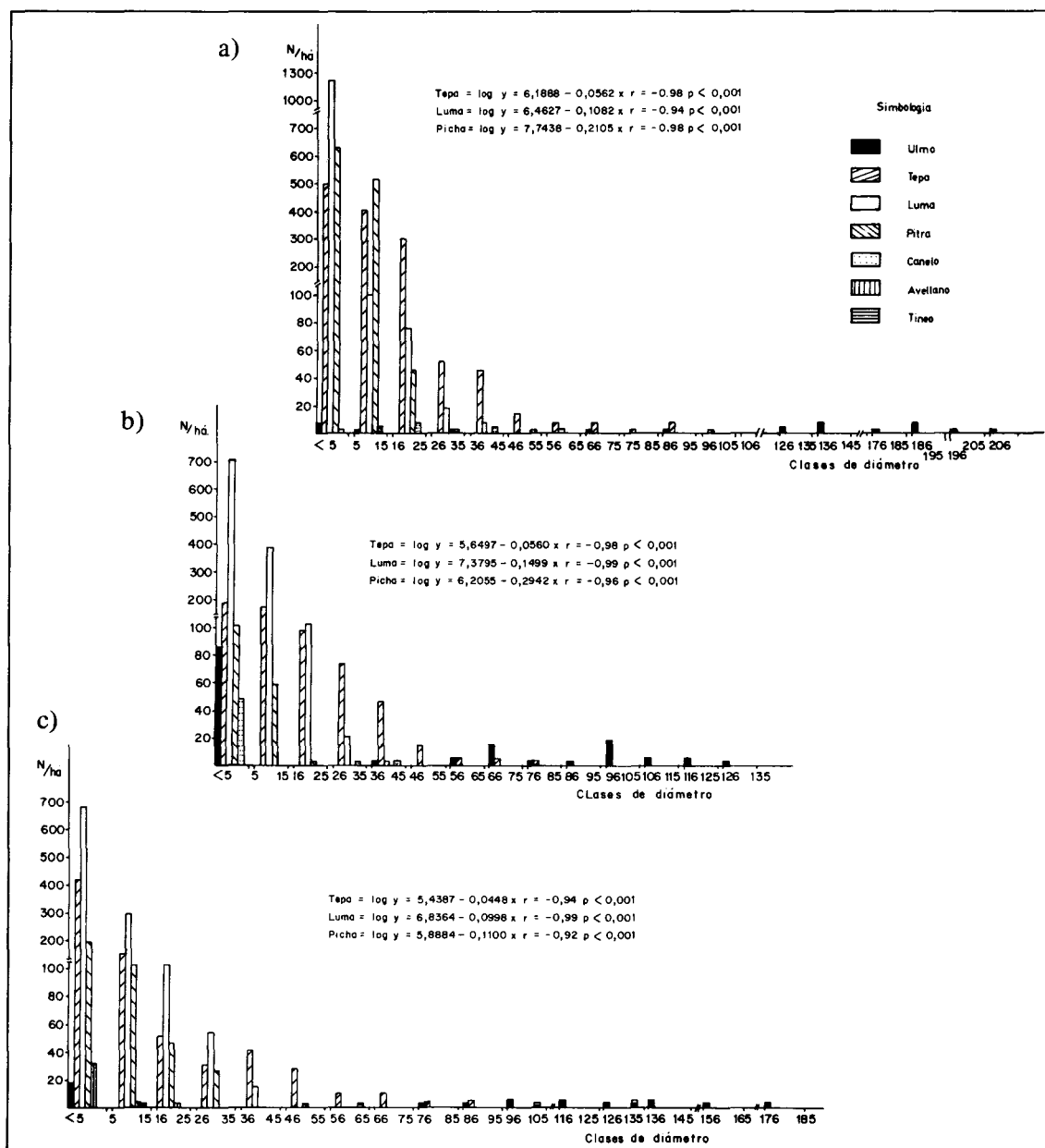


Fig. 2: Estructura poblacional de los rodales del bosque virgen de Ulmo (*Eucryphia cordifolia* Cav.)-Tepa (*Laurelia philippiana* Looser):

- a) Parcela I que representa el tipo común de este bosque.
- b) Parcela II que representa un área donde junto al sitio normal se presenta un hualve.
- c) Parcela III que representa un sitio transicional con cierta pendiente. Las clases de diámetro corresponden a brinzales (5 cm DAP y 2 m altura) y clases de 10 cm de DAP desde los 5 hasta los 165 cm DAP. Las funciones muestran que las distribuciones diamétricas de Tepa (*Laurelia philippiana*), Luma (*Amomyrtus luma*) y Picha (*Myrceugenia planipes*) se ajustan perfectamente a la función de poder.

Stand population structure of the *Eucryphia cordifolia* Cav. *Laurelia philippiana* (Phil.) Looser virgin forest:

- a) Plot I representing the common type of this forest.
- b) Plot II representing a site where a "hualve" is present.
- c) Plot III representing a transitional site on a slope. Diameter-classes are saplings (5 cm d b h and 2 m height) and 10 cm d b h classes from 5 to 165 cm. Functions show that diameter distributions of *Laurelia philippiana* (Phil.) Looser, *Amomyrtus luma* (Mol.) Legr. at Kaus and *Myrceugenia planipes* (H. et A.) Berg, are adequately described by the power function model.

TABLA 3

Número de plántulas (2 m de altura) por hectárea (\pm D.E.) en bosque virgen de Ulmo-Tepa en la localidad de Alcaldeo de Llao-Llao; entre paréntesis número de subparcelas muestreadas en cada parcela.

Number of tree seedlings (2 m tall) ha^{-1} (\pm S.D.) in a Ulmo-Tepa virgin forest at Alcaldeo de Llao-Llao; parentheses refer to number of subplots sampled in each plot.

ESPECIE	PARCELA 1 (40)	PARCELA 2 (30)	PARCELA 3 (40)	PROMEDIO
<i>Eucryphia cordifolia</i>	* 3.875 \pm 20.553		** 2.250 \pm 8.469	2.042 \pm 1.946
<i>Laurelia philippiana</i>	2.125 \pm 4.921	500 \pm 2.013	3.750 \pm 8.145	2.125 \pm 1.625
<i>Amomyrtus luma</i>	10.875 \pm 16.904	7.167 \pm 4.244	7.875 \pm 8.979	8.639 \pm 1.969
<i>Myrceugenia planipes</i>	7.375 \pm 15.317	1.167 \pm 3.395	11.800 \pm 7.200	6.781 \pm 5.341
<i>Drimys winteri</i>	125 \pm 791	500 \pm 1.526	125 \pm 791	250 \pm 217
<i>Weinmannia trichosperma</i>	—	—	125 \pm 791	42 \pm 72
<i>Myrceugenia ovata</i> var. <i>ovata</i>	250 \pm 1.104	—	250 \pm 1.581	167 \pm 144
<i>Gevuina avellana</i>	—	—	125 \pm 791	42 \pm 72
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	375 \pm 1.334	500 \pm 2.739	—	292 \pm 260

* 13% de las plántulas de Ulmo corresponden a vástagos de raíz y 87% a plántulas desarrolladas sobre troncos caídos.

** 37% de las plántulas de Ulmo corresponden a vástagos de raíz y 52% a plántulas desarrolladas sobre troncos caídos.

* 13% of Ulmo seedlings have been developed from root suckers and 87% have grown from seeds on fallen logs.

** 37% of Ulmo seedlings have been developed from root suckers and 52% have grown from seeds on fallen logs.

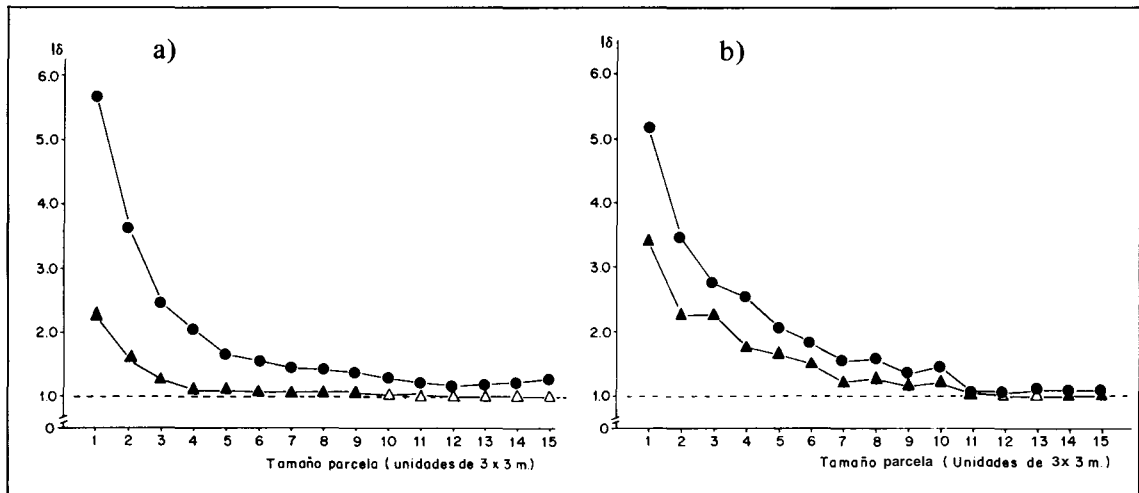
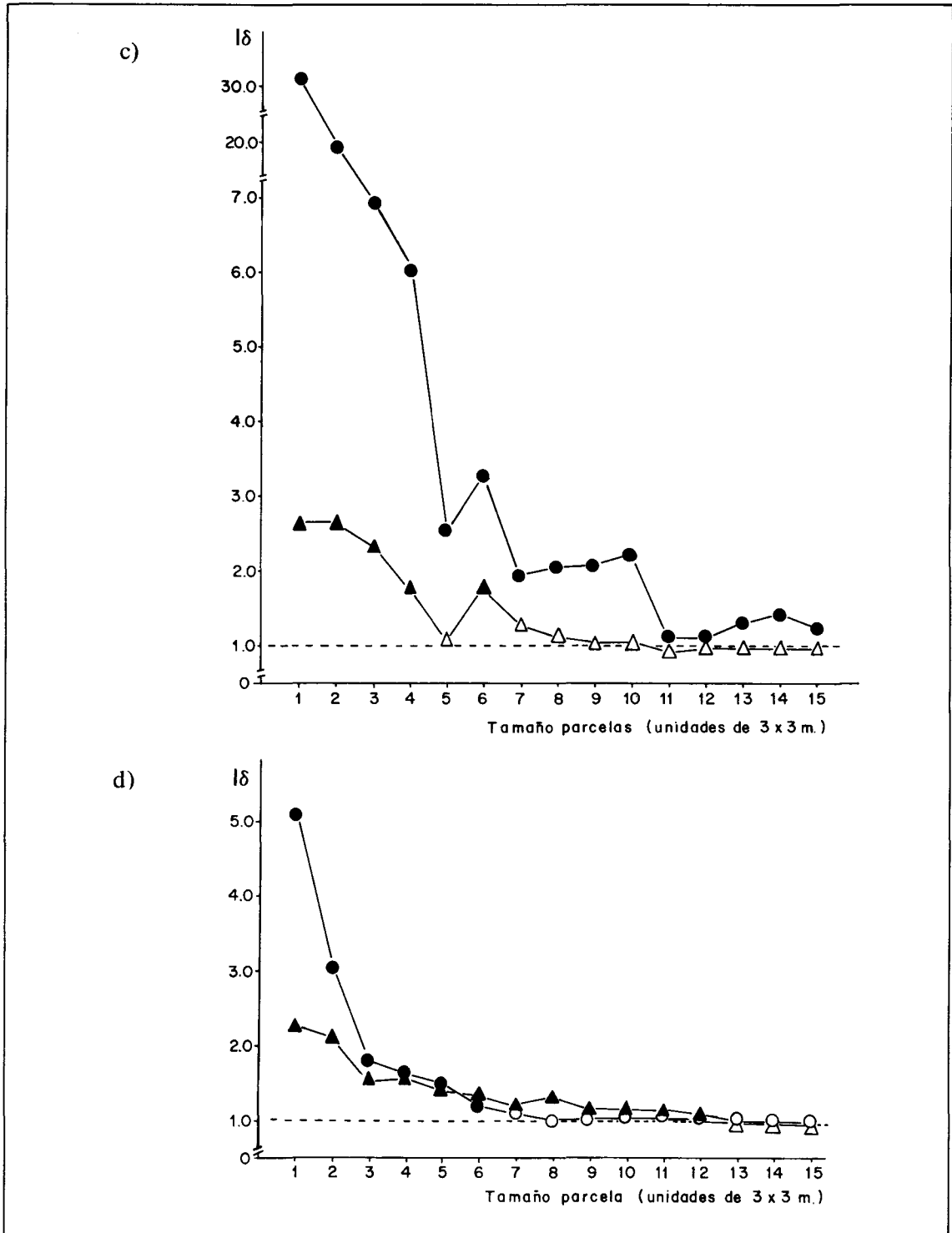


Fig. 3: Valores del índice de Morisita ($I\delta$) a diferentes tamaños de subparcela para: *Amomyrtus luma* (Mol.) Legr. et Kaus (a), *Myrceugenia planipes* (H. et A) Berg. (b), *Laurelia philippiana* (Phil.) Looser (c), *Eucryphia cordifolia* Cav. (d).

Para Luma, Picha y Tepa representa el modelo de distribución normal de brinzales y adultos en este bosque.

Individuos < 5 cm DAP (\bullet y \circ) y ≥ 5 cm DAP (\blacktriangle , \triangle).

Los símbolos negros corresponden a valores de $I\delta$ significativamente mayores que 1,0 ($P < 0,05$), de



acuerdo a una prueba F de Morisita (1959). La línea punteada a nivel de $I\delta = 1,0$ corresponde a una distribución al azar.

Values of Morisita Index ($I\delta$), at different quadrat sizes for: *Amomyrtus luma* (Mol.) Legr. et Kaus (a), *Myrceugenia planipes* (H et A) Berg (b), *Laurelia philippiana* (Phil.) Looser (c), *Eucryphia cordifolia* Cav. (d).

For a), b) and c) the values represent the common type of diameter distribution of saplings and adult trees. Trees < 5 cm d b h (\bullet and \circ) and 5 cm d b h (\blacktriangle , \triangle). Filled symbols are $I\delta$ values significantly $> 1,0$ ($P < 0.05$) according to an F test of Morisita (1959). Dotted line at $I\delta = 1.0$ implies a random distribution.

pacio en el bosque (Fig. 4). El Índice de Morisita (Fig. 3) muestra que los brinzales se agrupan en los pequeños tamaños de parcelas con valores significativos del índice, mientras que en los adultos se producen agrupaciones significativas hasta tamaños de parcelas de 6x6 unidades, equivalentes a 324 m². Esta tendencia de los individuos de *E. cordifolia* a concentrarse en lo que sin duda fue un claro derivado de la caída de un árbol se aprecia con claridad en las figuras 4 y 5.



Fig. 4: Ulmos (*E. cordifolia*) de gran tamaño agrupados en un área del bosque que probablemente fue originalmente un claro derivado de caída de árboles.

Large *Eucryphia cordifolia* Cav. trees groups in a small area in the forest which probably was in the origin a tree-fall gap.

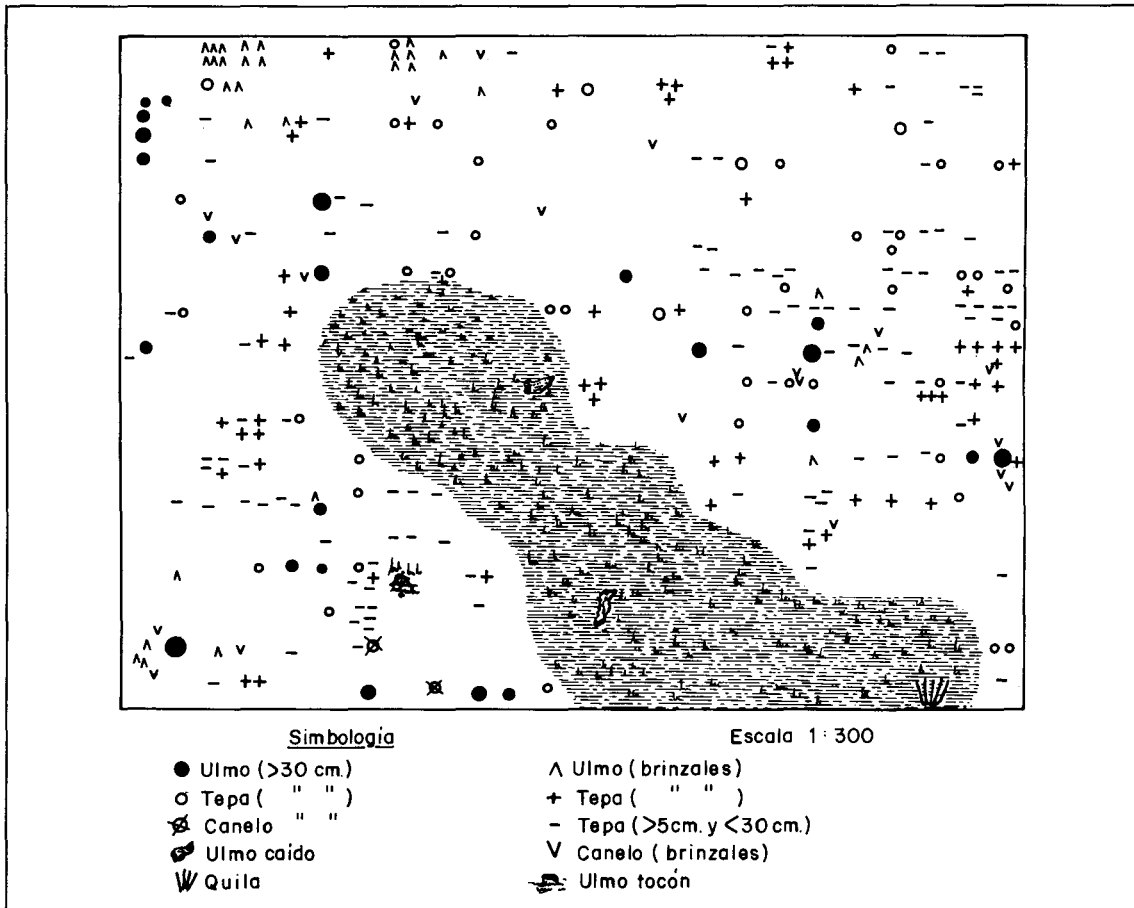


Fig. 5: Parcela II que muestra la ubicación de un hualve y su vegetación y la distribución horizontal de adultos y brinzales de *E. cordifolia*, *L. philippiana* y *D. winteri* mostrando las tendencias de distribución y de asociatividad y las estrategias de cada especie.

Plot II showing a hualve and distribution pattern of *E. cordifolia* Cav., *L. philippiana* (Phil.) Looser and *D. winteri* R. et Forst. Regenerative strategies can be interpreted from this figure.

TABLA 4

Composición florística de la vegetación de sotobosque en las parcelas del bosque virgen de Alcaldeo de Llao-Llao. (Frecuencia expresada como porcentaje de ocurrencia en subparcelas de 1 x 2 m; + indica presencia de la especie en el sitio).

Floristic composition of understory vegetation in plots of a virgin forest at Alcaldeo de Llao-Llao. (Frequency is expressed as % occurrence in 1 x 2 m plots; + means species presence in the site).

ESPECIE	SITIO 1 (40)	SITIO 2 (30)	SITIO 3 (40)
PLANTULAS ARBOLES (2 m/alt)			
<i>Eucryphia cordifolia</i>	12,5	+	17,5
<i>Laurelia philippiana</i>	25,0	6,7	35,0
<i>Drimys winteri</i>	2,5	10,0	2,5
<i>Weinmannia trichosperma</i>	—	+	5,0
<i>Gevuina avellana</i>	—	+	5,0
<i>Amomyrtus luma</i>	50,0	46,7	70,0
<i>Myrceugenia planipes</i>	42,5	13,5	62,5
<i>Myrceugenia ovata</i> var. <i>ovata</i>	7,5	3,3	+
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	5,0	+	7,5
EPIFITOS Y ENREDADERAS			
<i>Mitraria coccinea</i>	12,5	16,7	24,5
<i>Sarmienta repens</i>	2,5	6,7	—
<i>Campsidium valdivianum</i>	—	6,7	—
<i>Elytropus chilensis</i>	—	—	10,0
<i>Hydrangea integerrima</i>	7,5	—	10,0
<i>Luzuriaga radicans</i>	47,5	83,3	62,5
<i>Luzuriaga erecta</i>	57,5	26,7	60,0
<i>Griselinia racemosa</i>	62,5	10,0	20,0
ARBUSTOS			
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	—	—	2,5
<i>Greigia landbeckii</i>	—	3,3	—
HIERBAS Y HELECHOS			
<i>Dysopsis blechmoides</i>	7,5	—	20,0
<i>Codonorchis lessonii</i>	—	—	2,5
<i>Uncinia</i> spp.	2,5	—	—
<i>Hypolepis rugosula</i> var. <i>poepigii</i>	2,5	—	15,0
MUSGOS			
<i>Dendrologotrichum dendroides</i>	10,0	6,7	7,5
<i>Ridodium</i> sp.	+	+	+

Estrategias regenerativas en relación con la variación de la humedad en el suelo

La estructura espacial y vertical descrita representa la situación más frecuente en bosques, con suelos húmedos, de profundidad media y drenaje normal.

El análisis de terreno y de la información obtenida muestra que la variación en la estructura de la vegetación está claramente relacionada con variaciones en la humedad del suelo.

En bosques de Chiloé y de la Cordillera de la Costa occidental se había observado que, más allá de cierta edad y tamaño de

individuos de *E. cordifolia*, particularmente en terrenos planos con algunas deficiencias de drenaje, se produce un aumento de la humedad del suelo alrededor del árbol. Este fenómeno es evidente a simple vista y se puede explicar por un desequilibrio en la relación absorción/transpiración, o por un exceso de escurrimiento fustal que sobrepasa la capacidad de absorción de las raíces del árbol a cierta edad o condición fisiológica (Donoso *et al.* 1984a). Bajo esas condiciones frecuentes en el bosque bajo estudio, aumenta el número de brinzales de Canelo, aun cuando Canelo no es una especie frecuente en este bosque (Ta-

blas 1, 2 y 3). El desarrollo de grandes árboles de *E. cordifolia* y *Laurelia philippiana* con considerable área basal producirá un desecamiento del suelo que inhibirá el establecimiento y desarrollo de *Drimys winteri* en este bosque hasta que los grandes árboles entren a la edad de senescencia y se produzca el fenómeno ya señalado. Esta última especie tiende a regenerar asociada a individuos de *E. cordifolia* viejos como se aprecia en la Fig. 5, y como lo demuestra la existencia de una asociación significativa entre las dos especies ($X^2 = 11,56; P < 0,05$).

El aumento de la humedad en el suelo, cuyo máximo se encuentra en la condición de los hualves (Ferriere 1982), que se desarrollan en bosques de topografía plana, induce naturalmente un cambio sustancial en la composición de especies. En los hualves desaparecen las especies *E. cordifolia* y *L. philippiana*, características de este bosque, y se produce una concentración de *Amomyrtus luma* y, en menor grado,

Myrceugenia planipes (Fig. 5). En estas condiciones de extrema humedad la mayor parte de los individuos de *A. luma* y algunos de *M. planipes* se desarrollan bajo la forma que se ha denominado reptante (Donoso et al. 1984a). Esta consiste en el desarrollo del tronco en forma paralela al suelo, a veces incluso de manera sinuosa, y el desarrollo de ramas erectas sobre él, las que finalmente se transforman en troncos y, eventualmente, individuos aparentemente independientes (Fig. 6). Con frecuencia esta estrategia de crecimientos se encuentra también en *Tiaca* (*Caldcluvia puniculata* (Cav.) D. Don) y, ocasionalmente, en *L. philippiana* y *Weinmannia trichosperma*. Como se aprecia en la Fig. 5, *L. philippiana* logra establecerse y crecer en los márgenes del hualve y sólo brinzales o individuos muy jóvenes logran sobrevivir en el interior por tiempos relativamente cortos.

La presencia de *E. cordifolia* muertos caídos en el interior del hualve indicaría

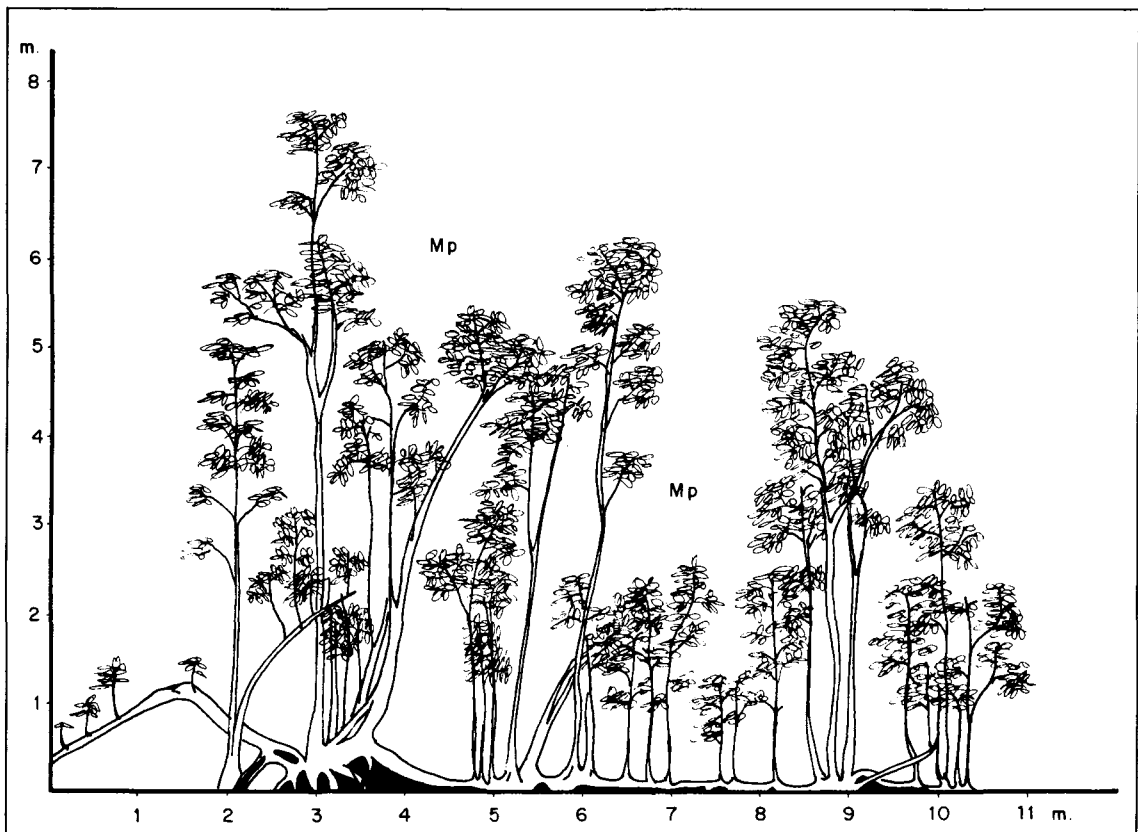


Fig. 6: Perfil vertical que muestra la estrategia reptante de adaptación a la humedad, en este caso de Picha (*Myrceugenia planipes*). Más comúnmente se presenta en *Amomyrtus luma*.

Vertical profile showing the creeping strategy of *Myrceugenia planipes* (H et H) Berg for growing in very wet sites. This strategy is also very common in *Amomyrtus luma* (Mol.) Legr. et Kaus.

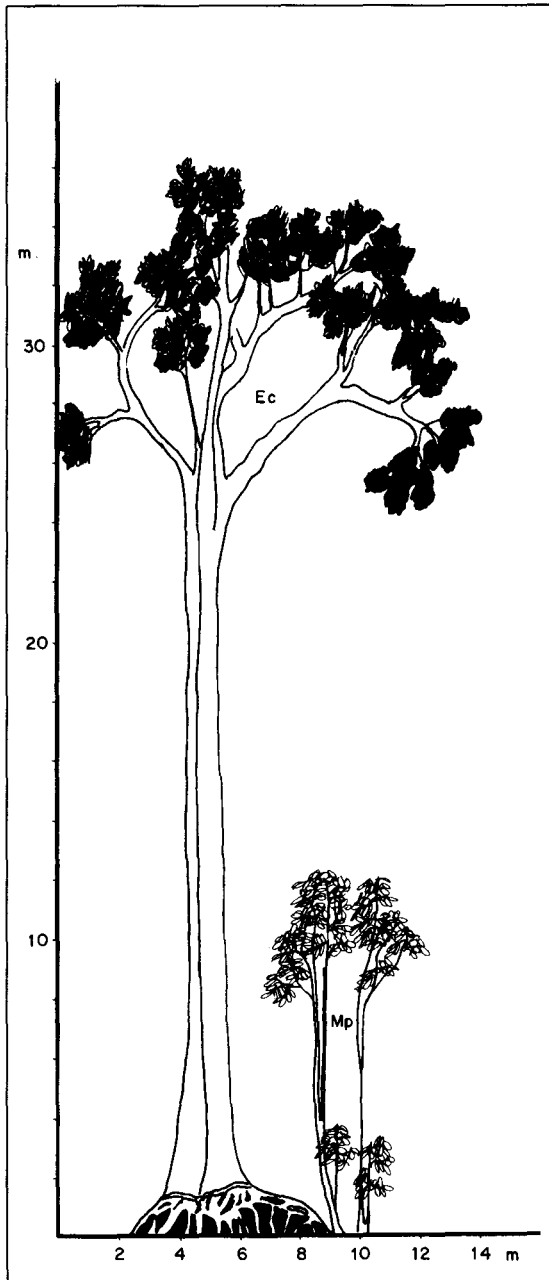


Fig. 7: Raíces zancos en *E. cordifolia*, estrategia adaptativa a condiciones de alta humedad en esta especie. La materia orgánica se acumula cubriendo las raíces.

E. cordifolia Cav. showing its tilt-rooting strategy for growing in wet sites. Organic matter accumulates covering the roots.

que o esta especie es capaz de crecer en áreas con exceso de humedad o se ha producido un proceso de aumento del contenido de agua en el suelo del bosque que ha afectado negativamente el funcionamiento del árbol, produciéndose su deterioro y muerte. Es evidente que *E. cordifolia* se desarrolla en forma óptima en condiciones de buen drenaje (Tabla 1, Figs. 2 y 5), pero observaciones de terreno ponen también en evidencia que es capaz de establecerse en áreas con exceso de humedad. Ello lo logra germinando sobre troncos caídos o sobre *A. luma* o *M. planipes* reptantes, en forma similar a la estrategia regenerativa de Coigüe (*Nothofagus dombeiyi* (Mirb.) Oerst) en los Andes de Valdivia (Veblen *et al.* 1981) y en Chiloé (observación personal del autor principal) y eventualmente desarrollando "raíces zancos" que alcanzan el suelo y permiten el crecimiento posterior del árbol (Fig. 7). Sobre estas "raíces zancos" se acumula materia orgánica, formando una masa basal cónica que las cubre.

En contraste con la dinámica de las especies arbóreas en los sectores donde el contenido de humedad del suelo depende únicamente del drenaje interno, se observa una tendencia distinta en los sectores de mayor pendiente (Fig. 8). La pendiente permite el escurrimiento del agua lluvia y, por consiguiente, evita los efectos de mal drenaje. Bajo estas condiciones aumenta ostensiblemente la presencia de *W. trichosperma* que, junto con *E. cordifolia* y algunos ejemplares de *L. philippiana*, pasan a ocupar una posición emergente con árboles de grandes diámetros (Fig. 2c y Tablas 1 y 2). En estas condiciones se encuentra regeneración de *W. trichosperma* que está ausente en las parcelas 1 y 2 (Tabla 3). Lo mismo ocurre con Avellano (*Gevuina avellana* Mol.) (Fig. 2c y Tablas 1, 2 y 3), en tanto que *D. winteri* tiende a disminuir o a desaparecer (Tablas 1 y 2). En esta situación *E. cordifolia* mantiene su importancia como en el plano, aun cuando se aprecia un efecto de mortalidad por caída de árboles derivada de la pendiente (Fig. 8).

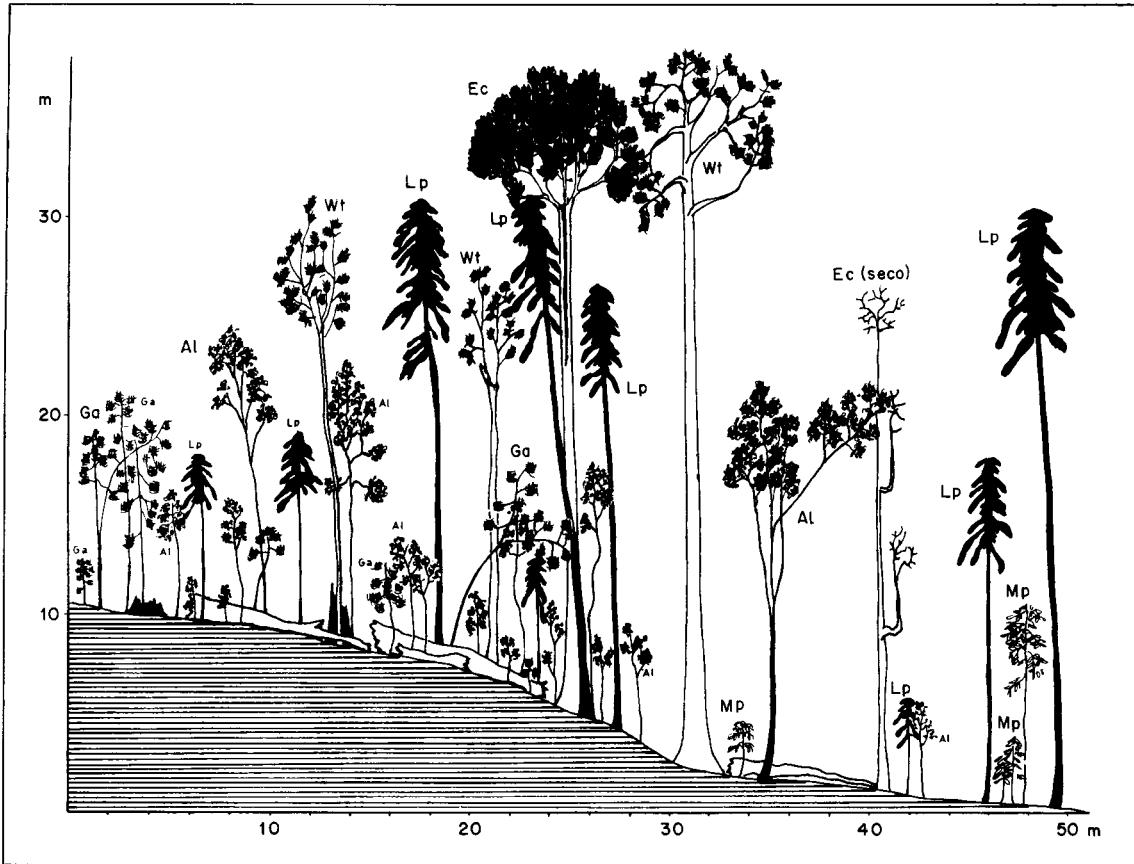


Fig. 8: Perfil vertical de la condición transicional hacia la pendiente del bosque de *E. cordifolia*, *L. philippiana*, donde *W. trichosperma* y *G. avellana* pasan a formar parte de la estructura del bosque. Vegetation profile showing the transition from flat areas to the slope, where *Weinmannia trichosperma* Cav. and *Gevuina avellana* (Mol.) become elements of the forest composition and structure.

DISCUSION

El estudio de un bosque virgen constituido principalmente por *Eucryphia cordifolia* y *Laurelia philippiana* en los estratos superiores, y por *Amomyrtus luma* y *Myrceugenia planipes* en los inferiores, sirve para corroborar algunas sugerencias avanzadas de un trabajo anterior realizado en un sector al norte de Chiloé (Donoso *et al.* 1984a). Aun cuando el bosque en estudio es de mayor desarrollo y más simple que sus similares de Chepu, estos bosques mantienen la característica estructural definida por grandes y escasos árboles emergentes de *E. cordifolia* por sobre un dosel donde dominan *L. philippiana* y Mirtáceas, entre las cuales *A. luma* es la especie más común.

La estructura de las poblaciones de *E. cordifolia*, *L. philippiana* y las Mirtáceas confirma que estas comunidades no se en-

cuentran en un perfecto estado de equilibrio dinámico, y que *L. philippiana* y las Mirtáceas (en este caso *A. luma* y *M. planipes*) reemplazarán a los grandes ejemplares de *E. cordifolia* una vez que éstos mueran, siempre que no actúen factores que produzcan grandes claros donde *E. cordifolia* sea capaz de establecerse.

La capacidad de *E. cordifolia* para regenerar en claros producidos por la caída de árboles ya ha sido destacada en otros trabajos (Veblen *et al.* 1979, Veblen *et al.* 1981, Donoso 1984a). Para sectores de mediana altitud, bajo los 600 m s.n.m., Veblen y Ashton (1978) señalan que *E. cordifolia* tiene un comportamiento de colonizador de áreas denudadas por deslizamientos de tierra, análogo al de *Nothofagus dombeyi*. En el bosque siempreverde de la Cordillera de la Costa, Veblen *et al.* (1981) sugieren que la falta de alteraciones masivas impediría la colonización por espe-

cies pioneras intolerantes, por lo que la regeneración de *E. cordifolia* en estos bosques sería dependiente de claros derivados de caídas de árboles. Donoso *et al.* (1984a) confirman que en la Isla Grande de Chiloé, donde no hay evidencia de catástrofes naturales que favorezcan la colonización por pioneros, esta especie también presenta una estrategia regenerativa en claros. Sin embargo, en Chiloé se estudió con más detalle la influencia de la humedad del suelo, lo que permite señalar que *E. cordifolia* es capaz de regenerar en condiciones de buen drenaje en áreas despejadas de un tamaño suficiente, hasta 400 m². En cambio, cuando las condiciones son de mayor humedad y mal drenaje *Drimys winteri*, junto a especies de Mirtáceas y en menor medida *L. philippiana*, se establecen más exitosamente que *E. cordifolia*.

La frecuente agrupación de grandes individuos de *E. cordifolia* en el bosque es consistente con su regeneración dependiente de claros. Sin embargo, la ausencia de individuos de la especie en clases intermedias de tamaño es común, lo que muestra su incapacidad para establecerse bajo el dosel, o donde el tamaño de los claros no es suficiente para asegurar la sobrevivencia de un individuo de *E. cordifolia*. Los brinzales de *E. cordifolia* tienden fuertemente a concentrarse en áreas próximas a las ocupadas por los grandes ejemplares adultos (Fig. 5), lo que permite predecir que podrían alcanzar el dosel superior cuando se produzca la caída de uno o algunos de ellos, garantizando así la presencia de *E. cordifolia* en el área durante mucho tiempo. Veblen (1985) en un análisis de la regeneración en claros del bosque en el área de estudio predice por diferentes métodos que la frecuencia y densidad relativas de *E. cordifolia* en este bosque disminuirán en porcentaje del orden de 20 a 1-7% mientras que *L. philippiana* tendería a mantener o disminuir ligeramente sus porcentajes de frecuencia y densidad relativas, y *A. luma* y *M. planipes* tenderían a aumentarlas significativamente. Estas predicciones de Veblen son consistentes con lo encontrado en este trabajo y también en el área de Chepu, Chiloé (Donoso *et al.* 1984a).

En el presente trabajo queda claro que el exceso de humedad es un factor negativo para la permanencia de *E. cordifolia*

en el área. A la inversa, se aprecia que al aumentar la humedad en el suelo *D. winteri* aumenta sus probabilidades de germinación y establecimiento, aun cuando no existe claridad en cuanto a cuáles son las condiciones de sombra y competencia bajo las cuales es capaz de llegar a los doseles superiores. En estos bosques de Chiloé se ha comprobado que en ciertas condiciones húmedas lo logra (Donoso 1981). Un equilibrio específico entre humedad del suelo y luminosidad aparece como el elemento clave para el éxito final de *D. winteri*. Por otra parte, se corrobora en este trabajo lo encontrado en Chepu por Donoso *et al.* (1984a), que en los sectores más húmedos las especies de mayor éxito son, principalmente, las Mirtáceas *A. luma*, Patagüilla (*Myrceugenia ovata*) y, en menor grado, *M. planipes*; *E. cordifolia* mantendría ciertas posibilidades de subsistir en las áreas medianamente húmedas aprovechando su capacidad de germinar y establecerse sobre troncos y extender sus raíces hacia el suelo, contribuyendo así a su desecamiento.

Las interrelaciones mostradas aquí entre la tolerancia de las especies a la sombra, la tolerancia a la humedad del suelo, las estrategias regenerativas de las especies y la dinámica regenerativa del bosque se ven reforzadas por el análisis palinológico de los cambios vegetacionales ocurridos en Chiloé en los períodos Tardiglacial y Postglacial (Villagrán 1985). En ese trabajo se puede observar que *E. cordifolia* tuvo su auge alrededor de los 7.000 años A.P. (9.590 a 3.020 A.P.) con un período cálido postglacial asociado a una baja en las precipitaciones (Heusser y Streeter 1981). En el mismo período se observa, en cambio, una disminución de *D. winteri* y del género *Myrceugenia* y especialmente *A. luma*. A partir de 3.000 A.P. se observa un aumento de las precipitaciones y una tendencia a enfriamiento, asociados a una disminución evidente de *E. cordifolia* y un aumento de *D. winteri*, *A. luma* y *Myrceugenia* spp. Este cambio de clima debería producir el desarrollo de áreas muy húmedas a anegadas, lo que estaría en concordancia con los procesos de gleización observados en Chepu (Donoso *et al.* 1984a) y con la dinámica regenerativa descrita en este trabajo.

Siguiendo siempre a Villagrán (1985), *Weinmannia trichosperma* aparece como

una especie con el mismo comportamiento de *E. cordifolia* frente a las fluctuaciones climáticas del Tardi y Postglacial. En el presente trabajo se observa que *W. trichosperma* se presenta y regenera principalmente en el sector con pendiente y, por lo tanto, mejor drenaje. Ello asociado a las simulaciones de Veblen (1985), que predicen una tendencia a la eliminación de la especie de los bosques de Chiloé, sugiere que *W. trichosperma*, más intolerante que *E. cordifolia* y con más dificultades de germinación y establecimiento derivados de las características de su semilla, requiere un equilibrio muy frágil entre los factores humedad en el suelo, luz y temperatura para establecerse, equilibró que probablemente ya no se produce en Chiloé debido a los cambios climáticos señalados.

AGRADECIMIENTOS

La ejecución de este trabajo fue patrocinada por el Proyecto Dinámica de Bosques de Chiloé de la Dirección de Investigación y Desarrollo de la Universidad Austral de Chile. Los autores agradecen la colaboración del señor Marco Cortés Bianchi por la confección de gráficos y el procesamiento de datos del Índice de Morisita en el computador de la Universidad Austral de Chile, así como los comentarios del señor Thomas T. Veblen, de la Universidad de Boulder, Colorado.

LITERATURA CITADA

- CRUZ D & A LARA (1979) Dinámica y consideraciones de manejo para un bosque de Ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uvifera*). Tesis Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Chile, Santiago.
- DAUBENMIRE R (1968) Plant communities: a textbook of synecology. Harper and Row, New York.
- DI CASTRI F & E HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. Editorial Universitaria U. Católica, Santiago.
- DONOSO C (1981) Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Documento de Trabajo N° 38 FAO-CONAF-Stgo. de Chile. FO: DP/CHI/76/003.
- DONOSO C, R GREZ, B ESCOBAR & P REAL (1984a) Estructura y dinámica de bosques del tipo forestal siempreverde de un sector de Chiloé insular. Bosque 5(2): 82-104.
- DONOSO C, P REAL, V SANDOVAL & V GERDING (1984b) Estudio de regeneración natural del tipo forestal siempreverde en el bosque nativo. Serie Técnica N° 70 Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- FERRIERE F (1982) Distribución, flora y ecología de los bosques pantanosos de Mirtáceas en la región de Los Lagos, Chile. Tesis Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- FUENZALIDA H (1964) Geografía económica de Chile (Clima). Texto refundido CORFO. Editorial Universitaria, Santiago.
- FUNDACION DIOCESANA PARA EL DESARROLLO DE CHILOE (1978) Debate en torno al proyecto Astillas-Chiloé. 3 tomos. FUNDECHI, Ancud.
- GODLEY EJ (1960) The botany of Southern Chile in relation to New Zealand and the subantarctic. Proceedings Royal Society Science (B) 152: 457-475.
- GODLEY EJ (1964) Contributions to the plant geography of Southern Chile. Revista Universitaria, Santiago, 48: 31-39.
- HETT JM & DL LOUCKS (1976) Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. Journal of Ecology 84: 1029-1044.
- HEUSSER CJ & SS STREETER (1980) A temperature and precipitation record of the past 16,000 years in Southern Chile. Science 210: 1344-1347.
- HOLDGATE M (1961) Vegetation and soils in the south Chilean islands. Journal of Ecology 49(3): 359-580.
- KERSHAW KA (1973) Quantitative and dynamic plant ecology. 2n ed. American Elsevier, New York.
- MORISITA M (1959) Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Memories of the Faculty of Science of Kyushu University, Series E, Biology, 2: 215-235.
- MUELLER-DOMBOIS D & H ELLENBERG (1974) Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York.
- SCHLATTER JE, R GREZ & V GERDING (1981) Manual para el reconocimiento de suelos. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- SKOTTSBERG C (1916) Die Vegetationsverhältnisse längs der Cordillera de los Andes s. von 41°S. Botanische Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907-1909, 5:1-366.
- VEBLEN TT (1985) Forest development in tree-fall gaps in the temperate rain forests of Chile. National Geographic Research, 1: 162-163.
- VEBLEN TT & DH ASHTON (1978) Catastrophic influences on the vegetation of the valdivian Andes, Chile. Vegetatio 36: 149-167.
- VEBLEN TT, DH ASHTON & F SCHLEGEL (1979) Tree regeneration strategies in a lowland *Nothofagus* dominated forest in south central Chile. Journal of Biogeography 6: 329-340.
- VEBLEN TT, C DONOSO, FM SCHLEGEL & B ESCOBAR (1981) Forest dynamics in South Central Chile. Journal of Biogeography 8: 211-247.
- VEBLEN TT & FM SCHLEGEL (1982) Reseña ecológica de los bosques del Sur de Chile. Bosque 4: 73-115.
- VILLAGRAN C (1985) Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 58: 57-69.
- WHITTAKER RH (1975) Communities and ecosystems. 2nd. Ed. McMillan, New York.
- WILLIAMSON GB (1975) Pattern and seral composition in an old-growth beech maple forest. Ecology 56: 727-731.