

Sinecología de la regeneración natural del Raulí (*Nothofagus alpina*) Fagaceae, Magnoliopsida

Synecology of natural regeneration in Raulí (*Nothofagus alpina*)
Fagaceae, Magnoliopsida

PETER WEINBERGER Y CARLOS RAMIREZ¹

Instituto de Botánica, Facultad de Ciencias
Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile
E-mail: ¹cramirez@valdivia.uca.uach.cl

RESUMEN

En el centro del área chilena de distribución del Raulí (Bío-Bío, Malleco, Cautín) se investigó la reproducción y regeneración natural de *Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*. Con 74 inventarios fitosociológicos se analizaron las interrelaciones de estas especies con factores ambientales, utilizando como criterio indicador la variación vegetacional. A través de análisis multivariados y del empleo adicional, de datos de correlación χ^2 , se obtuvo una diferenciación de ocho tipos de hábitats caracterizados por altitud, cobertura arbórea (luminosidad), humedad y vegetación, donde las especies mencionadas se reproducen a partir de semillas. Las comunidades vegetales en las cuales regeneran *N. alpina* y *N. dombeyi* están conectadas espacialmente a través de una transición gradual, en cambio las con propagación de *N. obliqua*, se separan claramente. Esta última comunidad, se presenta generalmente en hábitats abiertos, mientras que fases juveniles de *N. alpina* sólo se establecen en condiciones de luminosidad reducida (cobertura arbórea-arbustiva > 40%). Estos dos tipos contrastantes de hábitats/comunidades están vinculados por una transición temporal (sucesión). Mediante el análisis de datos ambientales, se postula que la relación entre luminosidad y la capacidad de reproducción en el centro del área de *N. alpina*, es diferente de la que se observa en el sur de su distribución.

Palabras clave: *Nothofagus*, regeneración, requerimientos de sitio, ordenación, Chile.

ABSTRACT

The reproductive behaviour of *Nothofagus alpina*, *N. obliqua* and *N. dombeyi* was investigated within the central part of the distribution of *N. alpina* (Provinces of Bio-bio, Malleco and Cautín, Chile). Relationships with environmental factors were analyzed using vegetational variation as an indicative criterion. Derivation of habitat types was achieved by means of multivariate analyses combined with correlation data (χ^2). Eight types could be distinguished where above mentioned species reached regeneration from seeds and these were characterized by altitude, canopy cover, general humidity and vegetation. Plant communities with reproduction of *N. alpina* or *N. dombeyi* formed a gradual transition zone (ecotone) whereas those with *N. obliqua* were clearly separated. The latter ones appeared generally in open habitats, on the other hand juvenile stages of *N. alpina* established only in shady conditions (with cover > 40%). These contrasting types of habitats/communities were connected by means of a transition in time (succession). It is explained that relationships between illumination and reproduction of *N. alpina* were different in the studied region from those observed in more southerly parts of its distribution, and environmental data are given to elucidate this.

Key words: *Nothofagus*, site requirements, regeneration, ordination, Chile.

INTRODUCCION

Aunque el desarrollo de la silvicultura en Chile se limita casi exclusivamente a la plantación de especies introducidas, en años recientes, se observa una política de recuperación del bosque nativo, mediante la ejecución de programas de reforestación

con especies autóctonas (CONAF 1986, Burschel et al. 1991, Ormazábal 1993, Armesto & Smith 1994, Merino 1994, Lara et al. 1996). Particularmente, *Nothofagus alpina* (P. et E.) Oerst., el Raulí podría ser clave para un desarrollo silvícola con especies nativas del país, ya que junto con una madera de excelente calidad tiene también

un crecimiento relativamente rápido (Wadsworth 1976, Espinosa et al. 1988, Avilés 1993).

Tradicionalmente, la explotación a tala rasa del Raulí, era seguida por roce a fuego, luego siembra y por último, abandono. En la actualidad, en cambio se incorporan formas de ganadería. El resultado es un mosaico de formaciones secundarias cuya composición florística depende de factores tales como, altitud, exposición, tipo de explotación y modo de manejo, entre otros (Donoso 1983, Ramírez et al. 1993). En muchas áreas explotadas se han formado renovales de Raulí originados por retoños de tocón, los de mayor extensión se encuentran en Malleco y Cautín, constituyendo un recurso sobre cuya base podría desarrollarse un potencial económico de considerable valor (Avilés 1993, Pokorny 1995).

La distribución andina de *N. alpina* se extiende desde la latitud 35°11' S (Río Teno) hasta la latitud 40°22' S (Lago Maihue) (San Martín & Troncoso 1993). Además, hay áreas discontinuas pero ya muy reducidas, en la cordillera costera, en Nahuelbuta (Ormazábal & Benoit 1987), en Cordillera Pelada (Ramírez et al. 1996) y en Hueyusca (Martínez 1993). En los 700 km de extensión de esta área, varían naturalmente las condiciones climáticas y, con ellas, las formaciones boscosas donde participa el Raulí (Ramírez & Figueroa 1987, San Martín & Ramírez 1987). La tipología forestal considera dos unidades que incluyen Raulí, los tipos "Roble-Raulí-Coigüe" y "Coigüe-Raulí-Tepa", existiendo varias asociaciones vegetales con especies del género *Nothofagus* (Donoso et al. 1986). En el sector sur de su área de distribución el Raulí se encuentra fuertemente asociado con *N. Dombeyi* (Mirb.) Oerst., el Coigüe (Donoso 1995). Hacia el norte, el último va desapareciendo paulatinamente, siendo reemplazado por *N. Obliqua* (Mirb.) Oerst., el Roble. El cambio constituye un importante elemento en la diferenciación de las respectivas comunidades (San Martín & Ramírez 1987).

Para una conversión de los renovales de Raulí en rodales bien manejados aún faltan las técnicas apropiadas (Avilés 1993). Entre otras, se ha propuesto la plantación o

siembra de enriquecimiento en rodales deficitarios (Pokorny 1995). Para que ello sea exitoso postulamos que es indispensable conocer los requerimientos de sitio de la especie durante su fase juvenil, la que decide la sobrevivencia de la especie. Por ello, es necesario investigar la reproducción natural del Raulí. De acuerdo a esto, el presente estudio está limitado a los sitios donde abundan fases juveniles de *N. alpina* (Raulí) y/o de las dos especies parientes, pero al mismo tiempo competidoras de él, *N. obliqua* (Roble) y *N. dombeyi* (Coigüe) en las VIII y IX regiones de Chile. Para ello en la presente investigación se caracterizarán primero los hábitats donde Raulí, Coigüe y Roble presentan regeneración a partir de semillas. Luego se analizan las variaciones florísticas de las comunidades vegetales que ocupan dichos hábitats, para detectar finalmente, especies posibles de utilizar como indicadoras de las condiciones ambientales apropiadas para la regeneración por semillas del Raulí.

Datos microclimáticos y edáficos requeridos habitualmente por el silvicultor son escasos. En cambio, parámetros como topografía, altitud, exposición, composición florística y cobertura arbórea, que pueden ser medidos con relativa facilidad y rapidez, son útiles para evaluar en terreno las condiciones de sitio y seleccionar aquellos lugares con aptitud para la siembra y plantación de especies forestales.

MATERIALES Y METODOS

Inventarios

En la parte central del área de distribución del Raulí (provincias de Bío-Bío, Malleco y Cautín) se estudiaron 11 lugares, la mayoría situados en parques nacionales o reservas forestales administrados por CONAF. Además, se incluyeron rodales de algunos fundos (Fig. 1). En cada lugar se seleccionaron sitios donde *N. alpina* presentaba abundante y exitosa regeneración, es decir, con plántulas que sobrevivían por lo menos un invierno y que ocupaban al menos un 3% de la cobertura de la parcela con vástagos de entre 0,25 - 1,25 m de alto.

No se consideraron para la selección de sitios, plántulas nacidas en el período trabajado. Siguiendo criterios idénticos se seleccionaron los sitios con regeneración natural de Roble y Coigüe, pero siempre que existiera Raulí en los alrededores (no

más allá de 1000 m), especie considerada objetivo central del trabajo.

Todos los sitios presentaban diferentes grados de intensidad de explotación, integrando bosques residuales de primero y segundo crecimiento, renovales de diferente estructura y matorrales secundarios. Como los factores ambientales pueden cambiar fuertemente en cortas distancias, debido principalmente a la variable intensidad de luz que se filtra a través de claros en el dosel (Espinosa 1972, Müller-Using 1973), se redujo la superficie de las parcelas muestreadas a 30 m² en promedio (entre 15 - 50 m²).

Durante los meses estivales del período comprendido entre los años 1995 - 97 se levantaron 74 inventarios de vegetación, empleando el método desarrollado por la escuela europea (Müller-Dombois & Ellenberg 1974, Dierschke 1994). En primer lugar se inventariaron las especies presentes en los estratos herbáceo y arbustivo bajo (< 1,5 m), usando la escala de Braun-Blanquet (1964) de 5 tramos (1 a 5) más los signos "+" y "r" (cruz y erre) con su significado tradicional (Knapp 1984). Estos datos constituyeron el material para el estudio fitosociológico. En segundo lugar se registró la cobertura de los arbustos altos y árboles (> 1,5 m) con el propósito de establecer su influencia en el microclima del sitio. Estos datos de cobertura se utilizaron como parámetros ambientales indirectos para caracterizar la luminosidad a través del porcentaje sombreado (Steubing et al. 1979).

Transformación de datos

Para el análisis computacional se transformó la escala de cobertura-densidad de Braun-Blanquet (1964) a la de tipo ordinal con 8 tramos (0 a 7) de Reichelt y Wilmanns (Knapp 1984). Además, los grados de cobertura de los estratos altos se transformaron a porcentajes promedios de acuerdo a Knapp (1958), para utilizarlos como parámetros de sombra. Los porcentajes de cobertura individuales sumados dan un valor característico del sitio que, en rodales muy densos y estratificados puede sobre-



Fig. 1: Ubicación de los sitios de estudio: A = Parque Nacional Laguna del Laja (2 parcelas), B = Cortico en Parque Nacional Nahuelbuta (7 parcelas), C = Fundo Lleu-Leu en Nahuelbuta (5 parcelas), D = Ralco en Alto Bio-Bio (8 parcelas), E = Parque Nacional Tolhuaca y Fundo Bella Vista (10 parcelas), F = Reserva Forestal Malalcahuello y Manzanar (9 parcelas), G = Volcán Llaima en Parque Nacional Los Paraguas y Fundos Venecia y Laguna Quepe (8 parcelas), H = Reserva Forestal China Muerta y Melipeuco (7 parcelas), I = Parque Nacional Huerquehue (4 parcelas), J = Palguín en Parque Nacional Villarrica (4 parcelas), K = Puesco en Parque Nacional Villarrica (7 parcelas).

Location of the study sites: A = Parque Nacional Laguna del Laja (2 plots), B = Cortico in Parque Nacional Nahuelbuta (7 plots), C = Fundo Lleu-Leu in Nahuelbuta (5 plots), D = Ralco in Alto Bio-Bio (8 plots), E = Parque Nacional Tolhuaca and Fundo Bella Vista (10 plots), F = Reserva Forestal Malalcahuello and Manzanar (9 plots), G = Volcán Llaima in Parque Nacional Los Paraguas and Fundos Venecia and Laguna Quepe (8 plots), H = Reserva Forestal China Muerta and Melipeuco (7 plots), I = Parque Nacional Huerquehue (4 plots), J = Palguín in Parque Nacional Villarrica (4 plots), K = Puesco in Parque Nacional Villarrica (7 plots).

pasar el 100 % (en este trabajo hasta un máximo de 135 %), debido a la sobreposición del follaje.

Análisis estadísticos multivariados

Los datos se analizaron empleando el paquete de programas computacionales CANOCO (Ter Braak 1986, 1987, Ter Braak & Prentice 1988), aplicando, técnicas basadas en el análisis de correspondencia (Gauch 1982, Digby & Kempton 1987).

Con un análisis indirecto se establecieron gradientes a partir de la variación florística, los que después se interpretaron basándose en el conocimiento general de la vegetación (Whittaker 1967, Gauch 1982, Figueroa et al. 1986, Weinberger 1997). Además, se usó un análisis multivariado

directo, sobre la base de dos juegos de datos ambientales de carácter complejo (altitud y cobertura arbórea) determinando así dos gradientes. Este análisis directo combina propiedades de la ordenación usual con aquellas del análisis indirecto de gradiente que al igual que las ordenaciones convencionales, visualiza la variación florística, pero la relaciona directa y simultáneamente con la variación de los factores ambientales.

En cada análisis CANOCO produce numerosos ejes con sus correspondientes valores propios, de los cuales aquí sólo se analizarán los dos más significativos. CANOCO calcula las coordenadas de especies y sitios, basándose normalmente en las primeras, es decir, la posición de un sitio en el espacio abstracto de la ordenación se deriva de las abundancias ponderadas de

TABLA 1

Listado de especies vegetales estudiadas y abreviaturas (a) usadas en las figuras

List of studied species and abbreviations (a) used in the figures

Nombre	a	Nombre	a	Nombre	a
<i>Acaena argentea</i>	A ar	<i>Dactylis glomerata</i>	D gl	<i>Nassella chilensis</i>	N ch
<i>Alstroemeria aurantiaca</i>	A au	<i>Digitalis purpurea</i>	D pu	<i>Nothofagus dombeyi</i>	N do
<i>Agrostis capillaris</i>	A ca	<i>Drimys andina</i>	D wi	<i>Nertera granadensis</i>	N gr
<i>Aristotelia chilensis</i>	A ch	<i>Elytropus chilensis</i>	E ch	<i>Nothofagus obliqua</i>	N ob
<i>Adenocaulon chilense</i>	A cs	<i>Embothrium coccineum</i>	E co	<i>Osmorhiza chilensis</i>	O ch
<i>Arrhenatherum elatius</i>	A el	<i>Elymus gayanus</i>	E ga	<i>Plantago lanceolata</i>	P la
<i>Adesmia emarginata</i>	A em	<i>Eryngium paniculatum</i>	E pa	<i>Persea lingue</i>	P li
<i>Alstroemeria haemantha</i>	A ha	<i>Fragaria chiloensis</i>	F ch	<i>Pseudopanax laetevirens</i>	P lv
<i>Azara lanceolata</i>	A la	<i>Fuchsia magellanica</i>	F ma	<i>Pernettya myrtilloides</i>	P my
<i>Azara microphylla</i>	A mi	<i>Festuca thermarum</i>	F th	<i>Podocarpus saligna</i>	P sa
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	A od	<i>Gevuina avellana</i>	G av	<i>Prunella vulgaris</i>	P vu
<i>Acaena ovalifolia</i>	A ov	<i>Geranium commutatum</i>	G co	<i>Rumex acetosella</i>	R ac
<i>Acaena pinnatifida</i>	A pi	<i>Gaultheria phillyreaefolia</i>	G ph	<i>Rubus constrictus</i>	R co
<i>Arachnitis uniflora</i>	A un	<i>Hippeastrum sp.</i>	H cf	<i>Relbunium hypocarpium</i>	R hy
<i>Berberis buxifolia</i>	B bu	<i>Holcus lanatus</i>	H la	<i>Ribes integrifolium</i>	R in
<i>Berberis darwinii</i>	B da	<i>Hypericum perforatum</i>	H pe	<i>Ribes magellanicum</i>	R ma
<i>Blechnum hastatum</i>	B ha	<i>Hypochaeris radicata</i>	H ra	<i>Ribes punctatum</i>	R pu
<i>Berberis linearifolia</i>	B li	<i>Luma apiculata</i>	L ap	<i>Rosa rubiginosa</i>	R ru
<i>Baccharis obovata</i>	B ob	<i>Lomatia dentata</i>	L de	<i>Ribes valdivianum</i>	R va
<i>Baccharis racemosa</i>	B ra	<i>Lomatia hirsuta</i>	L hi	<i>Solidago chilensis</i>	S ch
<i>Baccharis rhomboidalis</i>	B rh	<i>Lagenophora hirsuta</i>	L hs	<i>Solanum cyrtopodium</i>	S cy
<i>Boquila trifoliolata</i>	B tr	<i>Lactuca serriola</i>	L se	<i>Stipa duriuscula</i>	S du
<i>Bromus catharticus</i>	B un	<i>Lotus uliginosus</i>	L ul	<i>Sophora macrocarpa</i>	S ma
<i>Chusquea culeou</i>	C co	<i>Maytenus disticha</i>	M di	<i>Schinus patagonicus</i>	S pa
<i>Cynosurus echinatus</i>	C ec	<i>Maytenus magellanica</i>	M ma	<i>Triptilion benaventii</i>	T be
<i>Cynanchum pachyphyllum</i>	C pa	<i>Myoschilos oblonga</i>	M ob	<i>Taraxacum officinale</i>	T of
<i>Colletia spinosa</i>	C sp	<i>Myrc. ovata/nannophylla</i>	M ov	<i>Trifolium repens</i>	T re
<i>Cirsium vulgare</i>	C vu	<i>Mutisia spinosa</i>	M sp	<i>Viola maculata</i>	V ma
<i>Dioscorea brachybothrya</i>	D br	<i>Nothofagus alpina</i>	N al	<i>Vicia nigricans</i>	V ni
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	D di	<i>Nothofagus antarctica</i>	N an	<i>Valeriana virescens</i>	V vi

las especies presentes en él. Esto hace que la dispersión de sitios sea más estrecha que la de las especies, lo que menoscaba la comparabilidad de los diagramas resultantes. Para remediar esta distorsión, CANOCO ofrece una escala simétrica que se ha utilizado en este trabajo, para que las ordenaciones de especies y sitios sean directamente comparables. Aunque en el total de inventarios (74) se registraron 211 especies vegetales, para el análisis solamente se consideraron 90 especies que a lo menos estaban presentes en 4 de ellos (Tabla 1). Para esta reducción se consideraron tres causas: Primero, el análisis de correspondencia coloca especies de baja frecuencia en el borde de la ordenación, lo que hace dudosa su interpretación, pero su eliminación casi no influye en el resultado global (Ter Braak & Prentice 1988). Segundo, un objetivo esencial de los resultados es su aplicabilidad práctica, de ahí que en el contexto interesaban preferentemente, los elementos dominantes en la vegetación. En tercer lugar, el análisis multivariado determina correlaciones mutuas entre las especies, proceso para el cual se requiere una cierta frecuencia mínima.

Correlación entre especies

CANOCO determina en cada eje las posiciones de las especies. La posición de una especie en una gradiente corresponde al vértice de su curva de distribución, es decir, a su óptimo. Los óptimos en los dos ejes de cualquier especie determinan sus coordenadas en el respectivo diagrama y, el punto resultante, puede interpretarse como centro distribucional de ella. Sin embargo, la posición de una especie no dice nada respecto de su rango de tolerancia, frente a los factores ambientales, como lo explica el siguiente ejemplo: En las ordenaciones aparece *Ribes valdivianum* Phil. (Parrilla) siempre próxima a *Nothofagus alpina*, y en realidad frecuentemente crecen juntas, pero la amplitud ecológica de *R. valdivianum* es mucho mayor, ya que actúa como una especie ubicua, que también se asocia con *N. dombeyi* y *N. obliqua*. La vecindad de la Parrilla con el Raulí en los

diagramas, resulta sólo del hecho circunstancial que el último ecológicamente, ocupa una posición intermedia. Esto es importante cuando se desea establecer asociaciones estrechas, por ello para distinguir entre especies indicadores y plantas ubicuas, se empleó la prueba χ^2 , comprobando la correlación de cada planta, con las especies estudiadas del género *Nothofagus*. En adelante, correlaciones positivas se señalan con mayúsculas : A = con *N. alpina*, D = con *N. dombeyi*, O = con *N. obliqua*. Las letras AD y AO juntas indican correlaciones hacia dos especies de *Nothofagus*.

RESULTADOS Y DISCUSION

Todos los hábitats

El análisis de ordenación directa efectuado a los 74 censos fitosociológicos entregó un valor propio de 4,56, del cual el primer eje presentó 0,32 (11,4%) y el segundo, un 0,20 (7,1%). Estos ejes pueden asimilarse a gradientes de altitud y cobertura arbórea-arbustiva.

En la Fig. 2 aparecen aquellas especies que de acuerdo con la prueba χ^2 tienen asociaciones fuertes entre sí ($P < 1,0$). CANOCO determina la dirección (indicada por flechas en las figuras) en que las variables ambientales influyen en la distribución de las especies.

La regeneración de *N. obliqua* (N ob) se encuentra comúnmente en comunidades separadas del resto (Fig. 2). En ellas se presentan, aparte de especies nativas como *Berberis buxifolia* Lam. (B bu) y *Pernettya myrtilloides* Zucc. Ex Steud. (P my), numerosas especies introducidas (*Rosa rubiginosa* L. R ru, *Agrostis capillaris* L. A ca, *Hypochaeris radicata* L. H ra), las dos últimas frecuentemente utilizadas como recursos para actividades pecuarias extensivas (Ramírez et al. 1995).

En la parte izquierda de la misma figura se observa otro complejo principal, que muestra una secuencia ecotonal determinada esencialmente por la altitud. En la parte baja de ella se ubica un grupo de especies asociadas con el Raulí, destacando con correlaciones positivas significativas, las

lianas *Elytropus chilensis* (A. DC.) Muel-Arg. (E ch) y *Dioscorea brachybothrya* Poepp. (D br). En altitudes mas elevadas, se presentan especies que se asocian frecuentemente con fases juveniles del Coigüe antes que con las del Raulí (*Ribes magellanicum* Poir. R ma, *Solanum cyrtopodium* Dunal S cy). Mas arriba, siguen comunidades donde prácticamente no participa *N. alpina*, con especies como *Berberis linearifolia* Phil. (B li) y *Maytenus magellanica* (Lam.) Hook. (M ma).

En la parte baja de la Fig. 2 se observa una agrupación de especies que conecta a los ya mencionados complejos principales, donde dominan *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (A ch), *Gevuina avellana* Mol. (G av) y *Lomatia dentata* (R. Et P.) R. Br. (L de). La palabra "Sucesión" escrita dentro de una flecha en la misma figura indica la dirección de una progresión temporal que se analizará detalladamente más adelante.

La Fig. 3 muestra la ordenación de los 74 sitios. Sobre las coordenadas rectilíneas

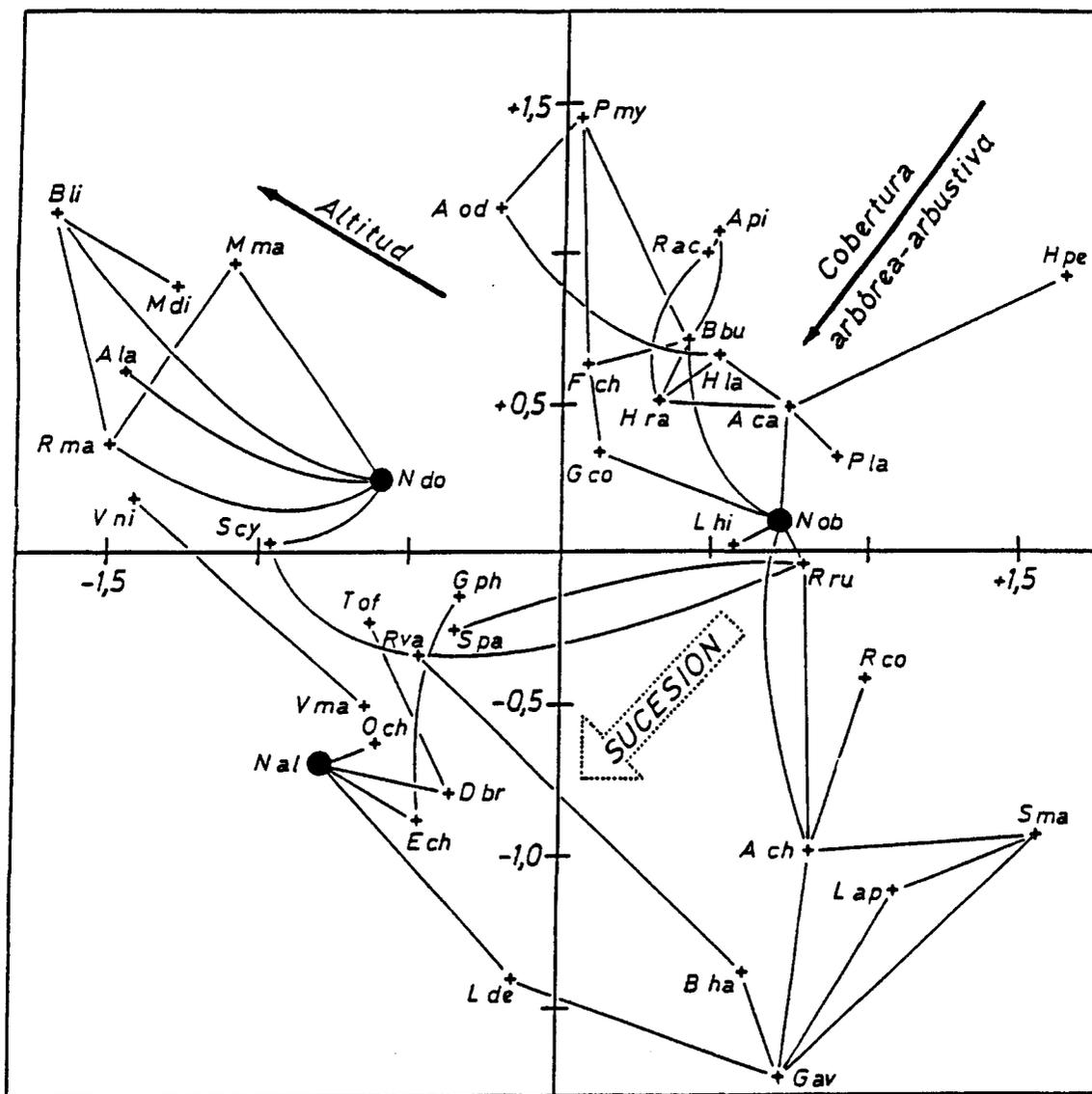


Fig. 2: Ordenación CANOCO de especies (+) que tienen correlaciones positivas entre sí y con las especies de *Nothofagus* (L.=●). Las más significativas (c^2 , $p\% < 1.0$) están unidas por líneas. Abreviaturas de las especies en la Tabla 1.

CANOCO ordination of species (+) that have some highly significant positive correlations (c^2 , $p\% < 1.0$) with *Nothofagus* (L.=●); these are marked by lines. For abbreviations see Table 1.

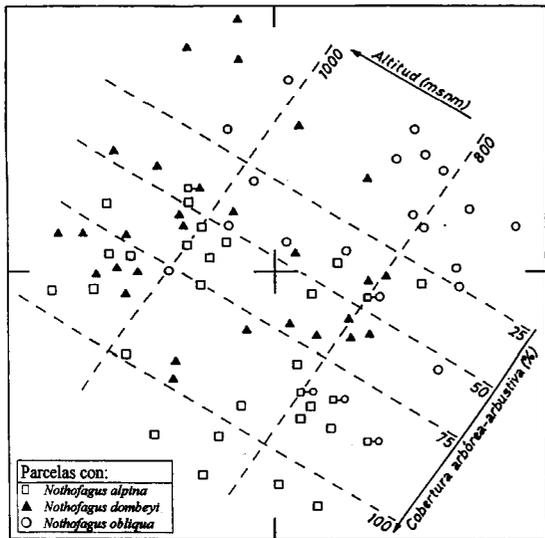


Fig. 3: Ordenación CANOCO de la totalidad de las parcelas. Relaciones entre factores ambientales (altitud, cobertura arbórea) y regeneración natural de Raulí, Roble o Coigüe.

CANOCO ordination of all 74 sites: Relationships between environmental variables (altitude, tree cover) and regeneration of *Nothofagus alpina*, *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus dombeyi*.

primarias se puso una ordenación secundaria que es determinada por la dirección de las variables ambientales (altitud, cubierta vegetal). En esta figura las distancias de clases de cobertura (25, 50 % etc.) son desiguales debido a la transformación de los datos. La Fig. 3 sugiere que la presencia de plántulas de *Nothofagus* es determinada específicamente por las variables ambientales altitud y cobertura del dosel. El sitio mas alto corresponde a los alrededores de la Laguna de la Laja, es decir, en el área mas septentrional del estudio. La mayoría de los hallazgos se encuentran por encima de 800 m de altitud. La especie regenera bien en altitudes más bajas, siempre que encuentre una cubierta arbórea superior al 75%.

Hacia el norte, la regeneración se retira cada vez mas a las faldas de exposición sur (Medina & Ojeda 1972, Donoso et al. 1986, San Martín & Ramírez 1987), donde la radiación potencial es marcadamente menor que aquella de exposiciones ecuatoriales (70 % de radiación con inclinación de 45% según Huber 1975). Los datos (Fig. 4) demuestran que hay abundante regenera-

ción no sólo en laderas de exposición sur, sino también en aquellas expuestas al SE. Al respecto, Geiger (1961, 1969) señala que las vertientes oeste y este, no tienen microclimas simétricos. Debido a una diferente distribución diaria de la radiación solar, los promedios térmicos son considerablemente mas altos y las condiciones hídricas más bajas, en la exposición oeste. No se registraron fases juveniles en sitios de exposición norte, pero sí en algunos de exposición NE y NO (Fig. 4), en los cuales, algunos árboles daban una efectiva protección contra la insolación.

El Raulí se distribuye a lo largo de dos zonas climáticas cuyo límite se ubica entre los volcanes Llaima y Villarrica (Amigo & Ramírez 1998). Hacia el sur los veranos son más nubosos y más húmedos (Huber 1975, Romero 1985) y por ello la regeneración del Raulí no está restringida a los hábitats más favorables, de laderas con exposición polar.

Hacia el norte, las fases juveniles del Coigüe se encuentran en condiciones más húmedas, como quebradas, altitudes elevadas y suelos pantanosos (San Martín et al. 1992). Aunque el Coigüe es exigente en

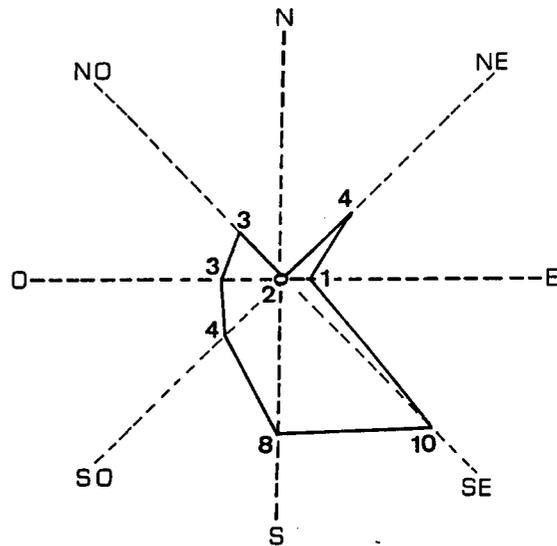


Fig. 4: Exposición de las parcelas con regeneración natural de *Nothofagus alpina*. Los números indican la cantidad de parcelas en cada exposición. Dos parcelas en terreno plano.

Aspect of the plots with natural regeneration of *Nothofagus alpina*. The numbers indicated the quantity of plots in each adjust. Two plots are located on flat land.

cuanto a la luminosidad, también germina y alcanza un primer desarrollo juvenil, en bosques densos de Raulí, donde las plántulas sobreviven por algunos años. Si un árbol viejo cae pueden seguir desarrollándose, en caso contrario, mueren. Con ello el Coigüe demuestra su plasticidad ecofisiológica (Weinberger 1973, Alberdi 1987, Ramírez et al. 1997).

El Roble crece generalmente por debajo de los 1000 m. Sus exigencias de luz son mayores que las del Raulí, ya que sólo

regenera donde el dosel cubre menos de un 40 %. Los resultados presentados en la Fig. 3 coinciden con los patrones de regeneración obtenidos por Müller-Using & Schlegel (1981) en forma experimental.

Hábitats sombríos

El análisis parcial de ordenación híbrida realizado a 49 censos de hábitats sombríos (cobertura arbórea/arbustiva > 40%) entre-

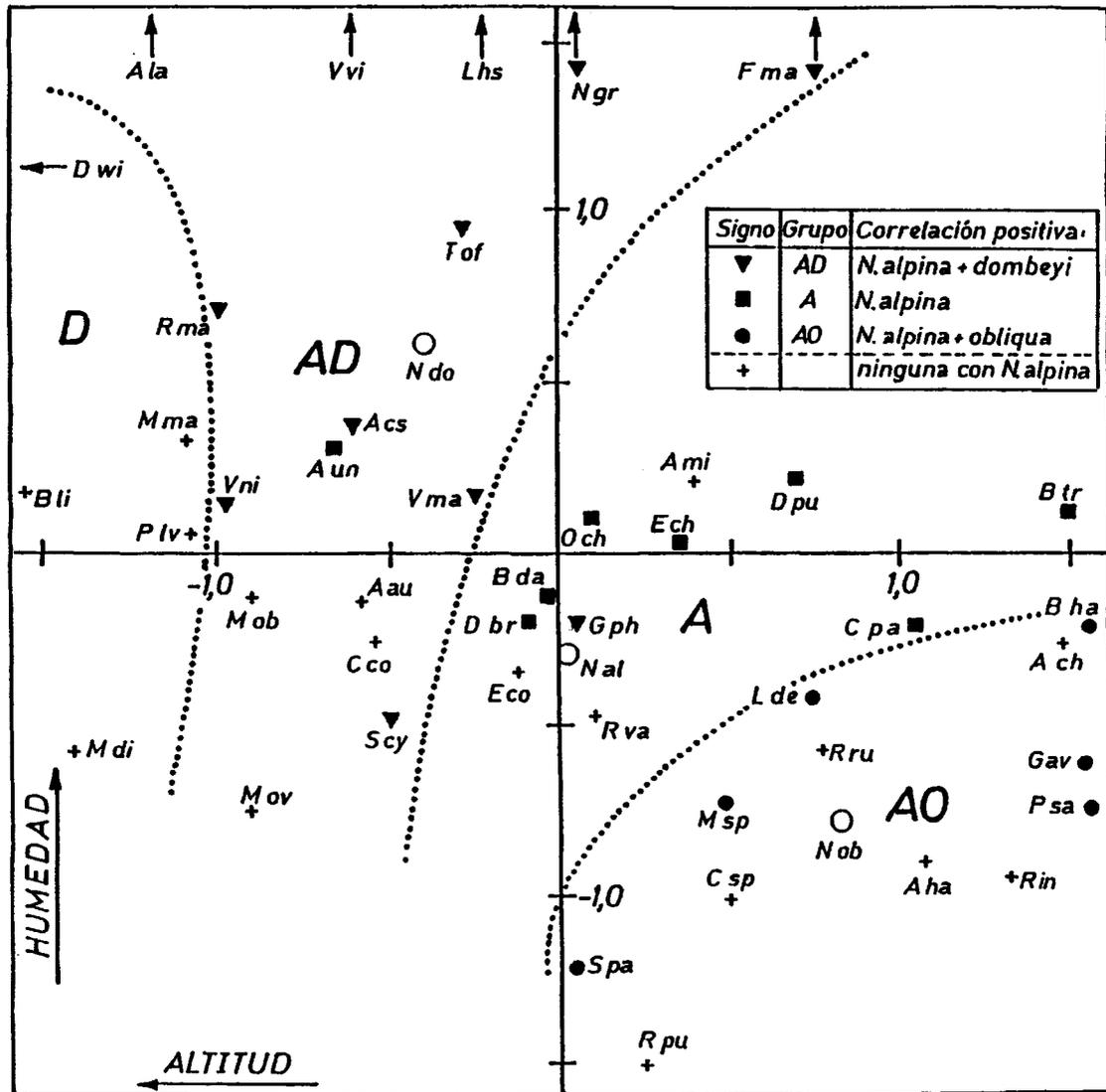


Fig. 5: Análisis de los censos provenientes de sitios sombríos (cobertura > 40 %): Distribución de especies presentes en el sotobosque determinada por gradientes de altitud y humedad. Clasificación de acuerdo con asociación positiva hacia las especies de *Nothofagus*. Abreviaturas en Tabla 1.

Analysis of relevés coming from shaded sites (Cover > 40 %): Distribution of understory species as determined by gradients of altitude and humidity. Classification of plants according to their positive associations with *Nothofagus* species. For abbreviations see Table 1.

gó un valor propio de 2,68, del cual el primer eje, que puede asimilarse a un gradiente de altitud, presentó 0,28 (20,5%) y el segundo eje 0,27 (10,1%). *N. alpina* manifiesta una correlación muy clara con esta variable. Como los valores propios se basan en la totalidad de las especies y tienen el carácter de promedio, la mayoría de las especies no responden a la variable cobertura siendo otros factores los que influyen la distribución vegetacional (Ramírez & Figueroa 1985). Para aclarar esto se consideró sólo aquellos sitios clasificables como "moderado a fuertemente sombríos", acortando de esta manera, considerablemente el gradiente de cobertura.

Con estos datos parciales se realizó un análisis del primer eje (eje horizontal) considerando un gradiente directo de altitud (Fig. 5). El segundo eje (eje vertical) tuvo que interpretarse indirectamente. La parte superior del eje vertical esta ocupada por representantes del clima oceánico norpatagónico (*Azara lanceolata* Hook. f. A la, *Nertera granadensis* (Mutis ex L. F) Druce N gr, *Fuchsia magellanica* Lam. F ma); en la parte baja, en cambio, se observan plantas de hábitats seco-continuales (*Schinus patagonicus* (Phil.) Johnst. S pa, *Colletia spinosa* Lam. C sp). De acuerdo a la distribución de estas especies se interpreta el eje vertical como expresión del factor humedad.

La secuencia de hábitats que a continuación se describe coincide bien con resultados anteriores obtenidos en Malalcahuello por Landrum & Nimlos (1975). Arriba y a la izquierda de la Fig. 5 se encuentran las especies propias del cinturón alto donde sólo el Coigüe regenera, entre ellos *Berberis linearifolia* (B li), *Drimys andina* (J. R. et G. Forster) Rodríguez y Quezada (D wi) y *Maytenus magellanica* (M ma).

Abajo hacia la derecha (Fig. 5) sigue una transición donde *N. dombeyi* y *N. alpina* se reúnen frecuentemente, con especies asociadas, tales como, *Ribes magellanicum* (R ma), *Adenocaulon chilense* Less. (A cs), *Vicia nigricans* H. et A. (V ni) y *Solanum cyrtopodium* (S cy) (comparar también Fig. 2). La distribución de éstas especies sugiere que se trata de un ecotono. Se observa una transición entre las comunidades ca-

racterizadas por regeneración abundante del Coigüe y aquellas preferidas por el Raulí. Mediante el empleo de la prueba χ^2 se visualiza mas claramente la secuencia de estructuras vegetacionales contenidas en este continuo y, con ello, se aclara la secuencia de cinturones y la adscripción de especies a ellos.

Por el hábitat y la composición florística las comunidades discutidas pertenecen al tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa (Donoso et al. 1986), sin embargo, fases juveniles de *Laureliopsis philippiana* (Looser) Schodde (Tepa) aparecen tan escasamente, que la especie no forma parte del conjunto analizado.

Desde un punto de vista silvicultural el género *Chusquea* requiere una consideración particular. *Chusquea quila* Kunth. (Quila), temida por los silvicultores, no se encontró, y la única especie del género presente en los inventarios realizados en terreno fue *Chusquea culeou* Desv. (C co). Las fases juveniles de esta última están comúnmente ausentes en rodales con un dosel mas cerrado, sin embargo, las matas adultas casi siempre forman parte del estrato arbustivo alto. De acuerdo con Müller-Using (1973) los Colihues crean un microclima favorable, es decir, entregan la protección lateral sin la cual *N. alpina* no puede establecerse. Pokorny (1995) estima que para un manejo forestal de los bosques de raulí las especies del género *Chusquea* no constituyen un elemento competidor serio y, que por lo tanto, su eliminación, no parece necesaria.

Por debajo de los 900 m el Coigüe reduce su presencia. En los hábitats del tipo "A" los climas son mas secos y calientes ofreciendo mejores condiciones para la regeneración natural del Raulí, siempre que exista la indicada protección y exposición. Aparte de las dos lianas ya mencionadas (E ch, D br), especies acompañantes constantes son *Berberis darwinii* Hook. (B da), *Osmorhiza chilensis* H. et A. (O ch) y *Digitalis purpurea* L. (D pu).

Más abajo en la Fig. 5 la distribución vegetacional muestra una interrupción, ya que hacia el grupo señalado como "AO" se produce una separación que se confirma con otros análisis (Véase Fig. 7). Sin embargo, ella no está relacionada con la presencia o

ausencia de *N. alpina* que se encuentra en ambos grupos. El salto indica un cambio en el conjunto de especies asociadas. Junto a la regeneración de *N. obliqua* aparecen especies más termófilas, mientras que las andinas, se hacen raras y desaparecen.

Hábitats de bajas altitudes

El análisis parcial de ordenación indirecta realizado a los 51 censos de altitudes bajas

(< 1000 msnm) entregó un valor propio de 3,96 del cual el primer eje presentó un 0,46 (19,5%) y el segundo 0,32 (11,55%).

La distribución de especies en el eje vertical (Fig. 6) corresponde a la transición desde climas locales calientes (arriba) hacia los fríos, cordilleranos (abajo). El eje horizontal, refleja la transición entre comunidades abiertas (izquierda) y boscosas, más densas (derecha). La mitad izquierda está ocupada por especies relacionadas con *N. obliqua*. Plántulas y juveniles de Roble

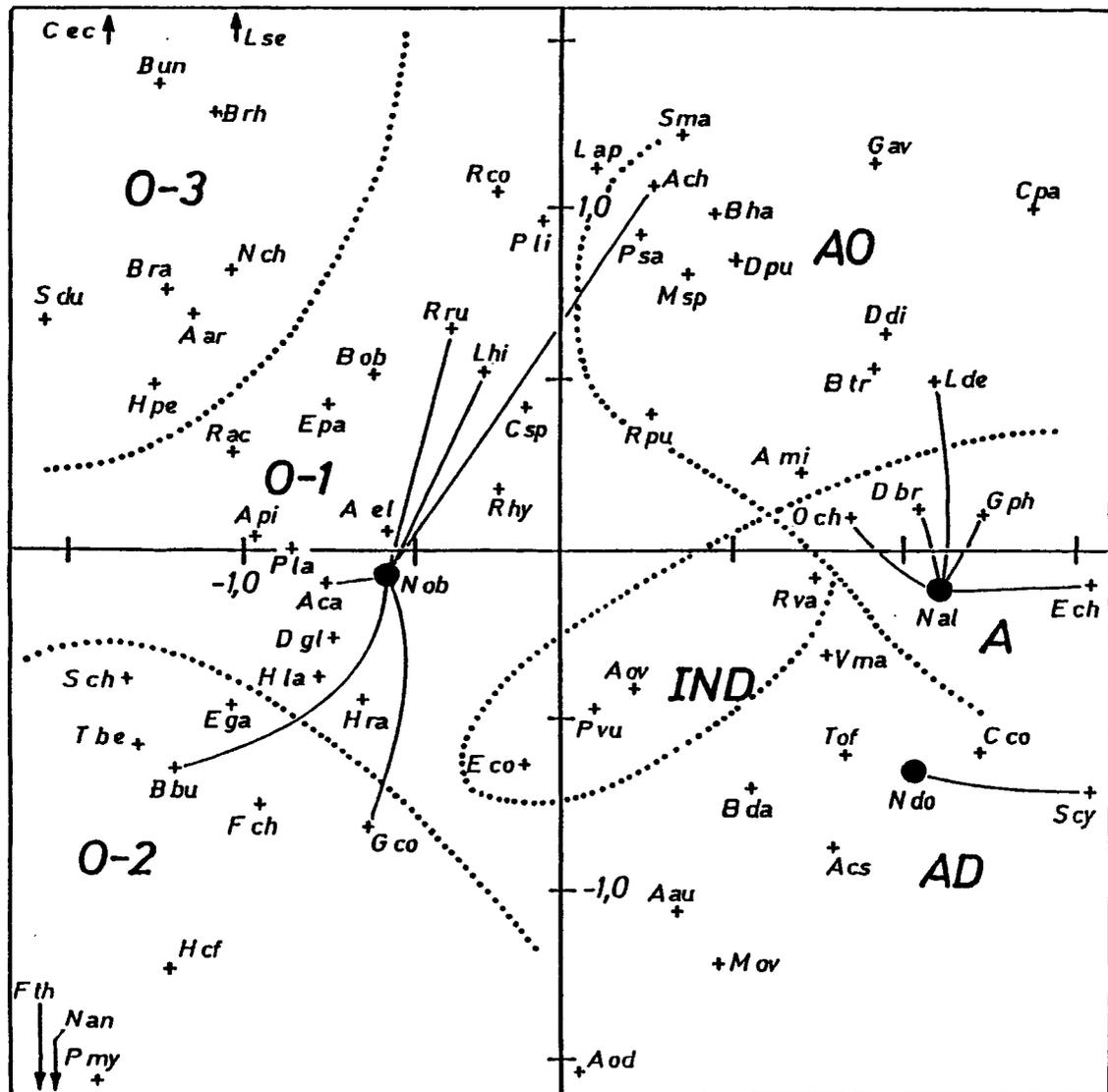


Fig. 6: Análisis de censos provenientes de sitios ubicados por debajo de los 1000 msnm: Distribución de especies (+) determinada por gradientes de clima altitudinal (eje vertical) y cobertura arbórea (eje horizontal) relacionadas con la regeneración natural de Roble y Raulí. Abreviaturas en Tabla 1.

Analysis of relevés coming from sites below 1000 m: Distribution of species as determined by gradients of altitude (vertical axis) and arboreal cover (horizontal axis). Separation of zones according to positive associations with *Nothofagus obliqua* and *Nothofagus alpina*. For abbreviations see Table 1.

se encuentran en comunidades antropizadas propias del paisaje artificial y, a veces, totalmente desprovistas de vegetación arbórea (San Martín et al. 1991). El Roble se regenera vigorosamente en el paisaje alterado por el hombre. Se puede reconocer tres grupos (Fig. 6). Al lado de *N. obliqua* se agrupan varias especies conocidas como elementos frecuentes de pastizales manejados en forma extensiva ("O-1"), muchas de origen europeo, forman el núcleo de un complejo asociativo descrito como *Agrostidion chilensis* (Oberdorfer 1960, Ramírez et al. 1988).

La agrupación señalada como "O-2" está ampliamente distribuida en las precordilleras chilenas y argentinas y contiene especies que forman comunidades bajas pero densas, bien consolidadas, y que son usualmente, dominadas por arbustos enanos (*Pernettya myrtilloides* P my) o coirones (*Festuca thermarum* Phil. F th). Los terófitos son escasos. No sólo *N. obliqua* manifiesta fuerte regeneración en tales comunidades, también lo hace *N. antarctica* (G. Forster) Oerst. (N an), aunque a veces el ganado sólo le permite un crecimiento achaparrado (Ramírez et al. 1985). Estas condiciones son desfavorables para *N. alpina* debido a la fuerte insolación y a las grandes fluctuaciones térmicas diarias y estacionales (Weinberger 1973).

Arriba a la izquierda aparece una agrupación termófila ("O-3"). Exposición norte, fuerte erosión y características ruderales condicionan un alto porcentaje de terófitos en los respectivos sitios (Ramírez et al. 1991). Numerosos de ellos provienen de la región mediterránea (p.e. *Cynosurus echinatus* L. C ec, *Lactuca serriola* L. L se). Supuestamente, como lo indica la composición florística de los inventarios, la sucesión natural conduciría a bosques de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizz., aún cuando también se encuentra regeneración de *N. obliqua*. Raulí y Coigüe no pueden prosperar ahí, ya que la alta temperatura y baja humedad lo impiden.

De acuerdo con cada situación particular (clima local, intensidad de pastoreo) los elementos de los grupos "O-2" y "O-3", se asocian con aquellos del grupo central ("O-1"). En condiciones microclimáticas seme-

jantes a las de la zona central de Chile (arriba en la Fig. 6) aparecen *Stipa duriuscula* Phil. (S du), *Nassella chilensis* (Trin.) Desv. (N ch), y *Acaena argentea* R. et P. (A ar) y en sitios térmicamente más adversos, especialmente más fríos (abajo en la Fig. 6), lo hacen *Berberis buxifolia* (B bu), *Elymus gayanus* Desv. (E ga) y *Solidago chilensis* Meyen (S ch). Todas las comunidades, que integran estas especies, constituyen un importante recurso para actividades ganaderas extensivas en toda la zona austral (Ramírez et al. 1994). Este conglomerado asociativo es el punto de partida para diversas sucesiones (Montaldo 1990), una de ellas que está relacionada con el Raulí, se explica a continuación.

Un manejo pastoril sin control del ganado lleva a la formación de un mosaico compuesto de lugares pastoreados y otros que los animales evitan. Allí donde disminuye la presión animal o donde arbustos espinosos como *Colletia spinosa* (C sp) y *Rubus constrictus* Muell. et Lef. (R co) ofrecen cierta protección, se inicia una sucesión en la cual primero arriban hierbas y pastos poco resistentes al pisoteo y/o pastoreo, tales como, *Acaena pinnatifida* R. et P. (A pi) y *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. et K. Presl. (A el) y luego siguen especies leñosas (Montaldo 1977, 1990). En esta ordenación es importante la afinidad entre *N. obliqua* (N ob), *Lomatia hirsuta* (Lam.) Diels ex Macbr. (L hs) y *Rosa rubiginosa* (R ru). *Persea lingue* (R. et P.) Nees ex Kopp. (P li) planta no palatable, con sus hojas relativamente grandes, desempeña un papel importante como protector, ya que a su alrededor se establecen subarbustos del género *Baccharis* y arbustos tales como *Aristotelia chilensis* (A ch), *Gevuina avellana* (G av), entre otros, formando rápidamente un matorral (San Martín et al. 1991).

Con un clima local moderado, preferentemente en faldeos de exposición sur o sureste, la sucesión progresa en una dirección que permite la regeneración espontánea del Raulí. Un buen indicador de esta situación es *Lomatia hirsuta* (Radal), el cual aparece como plántula en el estrato herbáceo, mientras el dosel superior está todavía muy abierto para el establecimien-

to de *N. alpina*. Pero tan pronto como el Radal avanza al estado adulto, ofrece el grado de cubierta requerida por el Raulí. En estas condiciones, es *Lomatia dentata* (L de) la que comúnmente ocupa una considerable proporción del dosel bajo. Dependiente de la situación particular esa fase sucesional se alcanza entre los 10 y 15 años después de la tala rasa o el fuego.

En las ordenaciones (Figs. 6 y 7) se destaca arriba a la derecha, el tipo "AO" de comunidades que alojan fases juveniles tan-

to de *N. obliqua* (preferentemente como brinzales de poca altura) como de *N. alpina*. Las distintas etapas sucesionales se detectaron en terreno y su dirección la indica la flecha en la Fig. 7.

Especies asociadas son *Podocarpus saligna* D. Don (P sa), *Schinus patagonicus* (S pa), y *Mutisia spinosa* R. et P. (M sp). Este grupo de especies recuerda las formaciones secundarias que se observan en la variante norteña del bosque siempreverde (Weinberger 1997), ya que se registraron

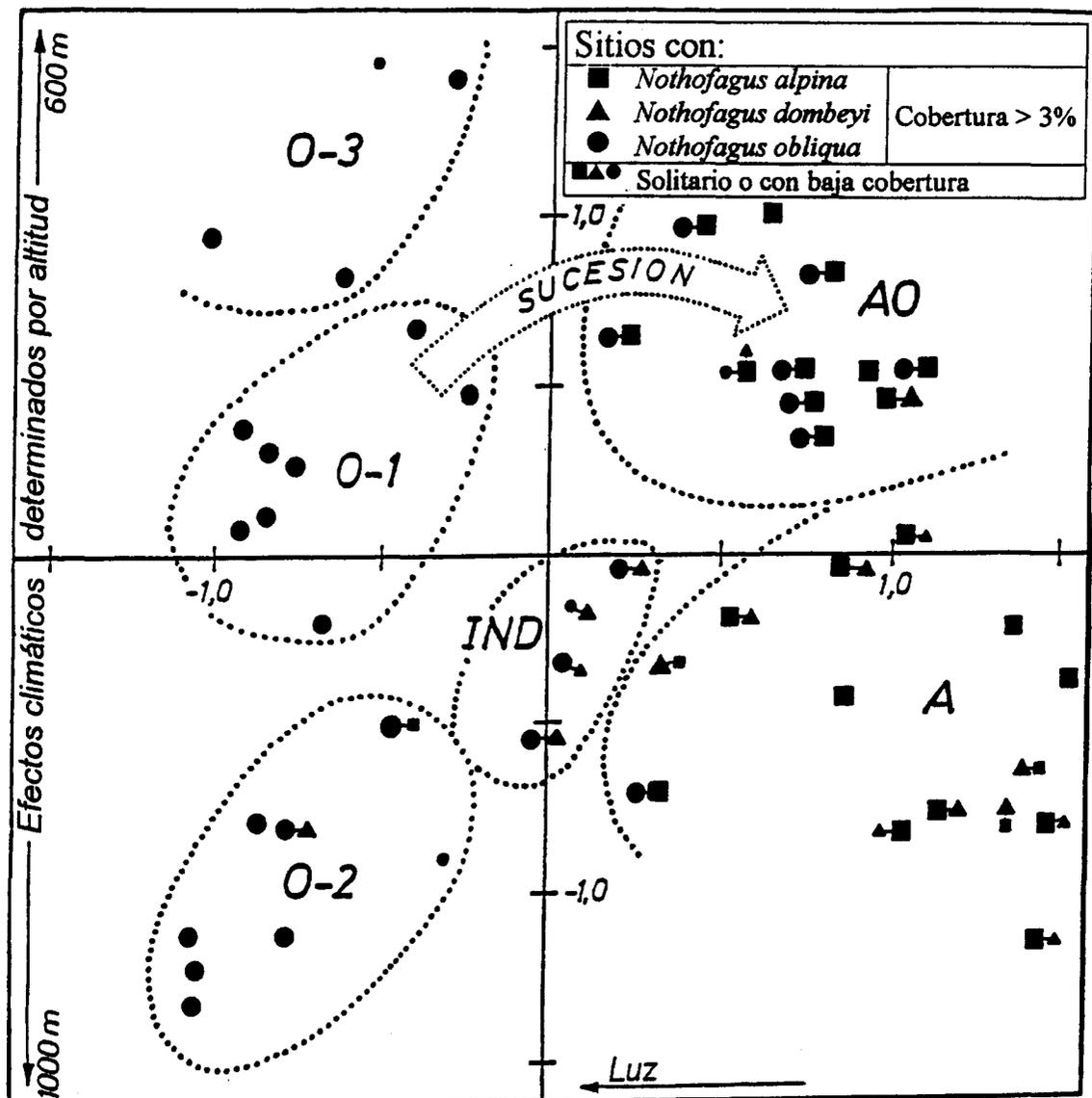


Fig. 7: Ordenación de sitios ubicados por debajo de los 1000 msnm. Clasificación de acuerdo con la existencia de regeneración abundante o insignificante, de las especies de *Nothofagus*. La flecha indica la dirección de la sucesión desde sitios abiertos a bosques cerrados.

Ordination of sites coming from places below 1000 m altitude. Classification in accordance with abundant or scarce reproduction of *Nothofagus* species. The arrow indicates a succession from open sites to closed forests.

repetidas veces *Rhaphithamnus spinosus* (A. L. Juss.) Mold. y *Luzuriaga radicans* R. et P. Están completamente ausentes los elementos que tienen fuerte afinidad con el clima oceánico, tales como, *Eucryphia cordifolia* Cav. y *Rhamnus diffusus* Clos. (Steubing et al. 1979).

Ciertos rodales de Raulí presentan una fuerte participación de *Aextoxicon punctatum* R. et P. (Olivillo) como subdominante, que desempeña un papel semejante al de la Tapa en los bosques australes (Nublinto, 38°10' S; Parral, 36°15' S) (Müller-Using 1973). Por el contrario, en los 74 censos aquí levantados no se constató presencia de Olivillo, como árbol remanente ni menos en estado juvenil. La ausencia de esta especie siempreverde en los renovales no puede ser consecuencia del clima, ya que ella, al igual que *Lomatia hirsuta*, *Persea lingue* y *Podocarpus saligna* (presentes en comunidades del tipo "AO") es sumamente resistente a la sequía (Pérez 1994, Alberdi 1996). Se supone que una causa de esta ausencia es la forma de propagación. El fruto del Olivillo es una drupa carnosa, relativamente pesada, y tal vez su diseminación depende de la actividad de determinadas aves frugívoras (Armesto et al. 1987). Sin embargo, *N. alpina* se mantiene en el paisaje alterado. Ello comprueba que la especie posee una resistencia a condiciones adversas, lo que puede ser otro argumento para su empleo silvicultural. Sin embargo, la regeneración del Raulí es menor que la del Coigüe o la del Roble. Como se expuso al describir la Fig. 3 una masiva aparición de plántulas de cualquiera de las tres especies de *Nothofagus* estudiadas, tiene una clara dependencia ambiental. Con pocas excepciones, sólo una especie por sitio alcanza la abundancia mínima de 3 % exigida para ser representada en la Fig. 2. Casi en todos los sitios donde el Raulí presenta numerosa regeneración, también aparecen uno o varios individuos de las otras dos especies, las que demuestran así una mayor plasticidad que el Raulí.

En sitios abandonados por el hombre, las comunidades formadas se caracterizan por una baja diversidad florística. Como pioneros se establecen frecuentemente y con-

forme con el clima local, los "oportunistas" *N. dombeyi* y/o *N. obliqua* (Veblen et al. 1981). Los acompañantes son plantas con gran amplitud ecológica, como *Embothrium coccineum* J. R. et G. Forster (E co), *Ribes valdivianum* Phil. (R va) y *Acaena ovalifolia* R. et P. (A ov), que en la región investigada manifiestan propiedades ubicuas, siendo relativamente indiferentes e independientes de los factores ambientales considerados, y por ello recibieron la denominación "IND" (Fig. 6).

De acuerdo a los resultados el Raulí se regenera por semillas sólo bajo un dosel protector. En la región investigada este árbol se comporta como la Tapa en la zona austral, ya que su regeneración espontánea está limitada a la sombra. Este resultado sugiere la necesidad de modificar el concepto preexistente en lo que se refiere a las estrategias de regeneración del Raulí (Veblen et al. 1981, Donoso 1995).

La cobertura arbórea, es un parámetro indirecto, que se usa porque la información respecto de la luminosidad aceptada por fases juveniles de la especie en cuestión es escasa (Medina & Ojeda 1972, Müller-Using 1973). Puede suponerse, sin embargo, que la luminosidad tiene efectos múltiples e influye en casi todos los parámetros microclimáticos, que además, varían también según latitud, exposición, topografía, etc. Para obtener una caracterización mas completa del rango ecológico se requieren mediciones de otras variables, sobre todo de la temperatura que en climas templados tiene importancia destacada para el desarrollo y la fenología de las especies vegetales presentes en el estrato herbáceo (Daubenmire 1974, Rosenberg et al. 1983).

AGRADECIMIENTOS

Por su valiosa cooperación se agradece a todo el personal regional de CONAF; especialmente a los señores Iván Bolívar (Administrador) y Oscar Vásquez (Guardabosque) quienes con su generosa hospitalidad permitieron estancias prolongadas en las áreas remotas que cubrió la investigación. También agradecemos a la Dirección de Investigación y Desarrollo de la Universi-

dad Austral de Chile (Proyecto DID-UACH N° S-97-05).

LITERATURA CITADA

- ALBERDI M (1987) Ecofisiología de especies chilenas del género *Nothofagus*. Bosque 8 (Chile): 77-84.
- ALBERDI M (1996) Ecofisiología de especies leñosas de los bosques higrófilos templados de Chile: Resistencia a la sequía y bajas temperaturas. En: Armesto, J.J., Villagrán, C. & Arroyo, M. (eds.), Ecología de los bosques nativos de Chile. pp 279-299. Santiago, Editorial Universitaria.
- AMIGO J & C RAMIREZ (1998) A bioclimatic classification of Chile: woodland communities in the temperate zone. *Plant Ecology* 136: 9-26.
- ARMESTO J & C SMITH (1994) Propuesta de la Sociedad de Ecología de Chile respecto al proyecto de ley: "Recuperación del bosque nativo y de fomento forestal". *Noticiero de Biología* 2: 2-8.
- ARMESTO J, R ROZZI, P MIRANDA & C SABAG (1987) Plant/frugivore interactions in South American temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 321-336.
- AVILES B (1993) Untersuchungen zur waldbaulichen Behandlung und Bewirtschaftung von Renovales-Beständen in Mittelchile. Tesis Universidad de Freiburg. 175 pp.
- BRAUN-BLANQUET J (1964) Pflanzensoziologie - Grundzüge der Vegetationskunde. Springer Verlag, Wien. 865 pp.
- BURSCHEL P, J EDENS & J MORELLO (1991) Informe Técnico: Política de Manejo del Bosque Nativo en Chile. Programa de Cooperación Técnica sobre Política de Explotación del Bosque Nativo, FAO:TCP/CHI/0052(A). 115 pp.
- CORPORACION NACIONAL FORESTAL (1986) Surge una esperanza para Raulí. *Chile Forestal* 136: 19-21.
- DAUBENMIRE RF (1974) *Plant and environment*. John Wiley & Sons. New York. 422 pp.
- DIERSCHKE H (1994) *Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden*. Eugen Ulmer, Stuttgart. 683 pp.
- DIGBY PGN & RA KEMPTON (1987) *Multivariate analysis of ecological communities*. London, New York. 206 pp.
- DONOSO C (1983) Modificaciones del paisaje chileno a lo largo de la historia. *Actas Simposio Desarrollo y Perspectivas de las disciplinas forestales en Universidad Austral de Chile (Valdivia)* 1: 365-438.
- DONOSO C (1995) *Bosques templados de Chile y Argentina*. Editorial Universitaria, Santiago. 484 pp.
- DONOSO C, R DEUS, JC COCKBAINE & H CASTILLO (1986) Variaciones estructurales del tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa. *Bosque* 7 (Chile): 17-35.
- ESPINOSA M (1972) Alcances sobre las condiciones de luz como factor importante en la regeneración natural del bosque tipo Raulí (*Nothofagus alpina*) y *Coigüe* (*Nothofagus dombeyi*). Tesis, UACH, Valdivia.
- ESPINOSA M, J GARCÍA & E PEÑA (1988) Evaluación del crecimiento de una plantación de Raulí (*Nothofagus alpina*) a los 34 años de edad. *Agrociencia* 4(Chile): 67-74.
- FIGUEROA H, MA OTEY & C RAMIREZ (1986) Un método para la ordenación de gradientes vegetacionales. *Revista Sociedad Chilena de Estadística* 3: 105-119.
- GAUCH HG (1982) *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press. Cambridge. 297 pp.
- GEIGER R (1961) *Das Klima der bodennahen Luftschicht*. Braunschweig. 646 pp.
- GEIGER R (1969) Topoclimates. En: Flohn, H. (ed.) *General Climatology 2. World Survey of Climatology Vol. 2: 105-138*. Amsterdam, London, New York.
- HUBER A (1975) *Beitrag zur Klimatologie von Chile*. Tesis Universidad de Munich, Tomo I y II.
- KNAPP R (1958) *Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie und Eigenschaften der Pflanzengesellschaften*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart. 112 pp.
- KNAPP R (1984) *Sampling methods and taxon analysis in vegetation science*. Dr. W. Junk Pub., The Hague. 370 pp.
- LANDRUM L & TJ NIMLOS (1975) Gradientes florales y morfología asociada del suelo en la Reserva Forestal de Malalcahuello/Chile. Facultad de Ciencias Forestales Universidad de Chile. *Boletín Técnico* 35: 59 pp.
- LARA A, C DONOSO & JC ARAVENA (1996) La conservación del bosque nativo en Chile: Problemas y desafíos. En: Armesto, J.J., Villagrán, C. & Arroyo, M. (ed.) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 335-362. Santiago, Editorial Universitaria.
- MARTINEZ O (1993) Nuevo límite sur del área de distribución de *Nothofagus alpina* (Phil.) Dim. et Mil., Fagaceae. *Bosque* 14 (Chile): 73-74.
- MEDINA G & F OJEDA (1972) Alcances sobre el comportamiento regenerativo del Raulí y sus principales especies asociadas. Tesis, UACH, Valdivia.
- MERINO R (1994) Recuperación del bosque nativo: un imperativo ético y técnico. *Chile Forestal* 220: 14-15.
- MONTALDO P (1977) Diez años de una exclusión de ganado vacuno en pradera antropogénica en ñadi (1965-1975). *Agro Sur* 5 (Chile): 49-57.
- MONTALDO P (1990) Veinticinco años de una exclusión de ganado vacuno en pradera antropogénica en ñadi (1965-1990). *Agro Sur* 18 (Chile): 113-118.
- MÜLLER-DOMBOIS D & H ELLENBERG (1974) *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons, New York, London, Sydney. 547 pp.
- MÜLLER-USING B (1973) Untersuchungen über die Verjüngung von *Nothofagus alpina* und ihrer wichtigsten Begleitbaumarten in der chilenischen Anden- und Küstenkordillere. Tesis Universidad de Munich.
- MÜLLER-USING B & F SCHLEGEL (1981) The development of seedlings in a shaded area. *Plant Research and Development* 13: 52-84.
- OBERDORFER E (1960) *Pflanzensoziologische Studien in Chile*. *Flora et Vegetatio Mundi*, Vol. II (Weinheim, Alemania). 208 pp.
- ORMAZABAL C (1993) The conservation of biodiversity in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 383-402.
- ORMAZABAL C & I BENOIT (1987) El estado de conservación del género *Nothofagus* en Chile. *Bosque* 8 (Chile): 109-120.
- PEREZ C (1994) Indices de esclerofilia en el bosque de *Aextoxicon punctatum* en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 101-109.

- POKORNY B (1995) Zur Überführung mittelchilenischer *Nothofagus*-Renovales in Wirtschaftswälder. Tesis Universidad de Freiburg.
- RAMIREZ C & H FIGUEROA (1985) Delimitación ecosociológica del bosque valdiviano (Chile) mediante análisis estadísticos multivariados. *Studia Botanica* 6: 105-124.
- RAMIREZ, C & H FIGUEROA (1987) Fitosociología de los *Nothofagus* de la zona higromórfica chilena. *Bosque* 8 (Chile): 127-132.
- RAMIREZ C, H FIGUEROA & J SAN MARTIN (1988) Comportamiento ecosociológico de los *Nothofagus* sudamericanos. Monografías Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Buenos Aires) 4: 55-61.
- RAMIREZ C, C SAN MARTIN & R VASQUEZ (1996) La vegetación potencial leñosa de la Cordillera Pelada (Valdivia, Chile). *Revista Geográfica de Valparaíso* 27: 233-250.
- RAMIREZ C, M CORREA, H FIGUEROA & J SAN MARTIN (1985) Variación del hábito y hábitat de *Nothofagus antarctica* en el Sur de Chile. *Bosque* 6 (Chile): 55-73.
- RAMIREZ C, V FINOT, C SAN MARTIN & A ELLIES (1991) El valor indicador ecológico de las malezas del centro-sur de Chile. *Agro Sur* 19 (Chile): 94-116.
- RAMIREZ C, C SAN MARTIN, A ELLIES & R MAC DONALD (1994) Cambios florísticos desde el bosque nativo a comunidades antropogénicas sometidas a diferentes manejos agropecuarios en un suelo trumao (Valdivia, Chile). *Agro Sur* 22 (Chile): 57-72.
- RAMIREZ C, C SAN MARTIN, V FINOT & A ELLIES (1995) Diferenciación de manejos agropecuarios en un suelo trumao (andisol) usando indicadores ecológicos. *Ciencia e Investigación Agraria* 22 (Chile): 3-14.
- RAMIREZ C, C SAN MARTIN, A OYARZUN & H FIGUEROA (1997) Morpho-ecological study on the South American species of the genus *Nothofagus*. *Plant Ecology* 130: 101-109.
- RAMIREZ C, C SAN MARTIN, A ELLIES, R MAC DONALD & H FIGUEROA (1993) Cambios florísticos y radicales en un suelo forestal sometido a diferentes manejos. *Boletín Sociedad Chilena de la Ciencia del Suelo* 10: 11-31.
- ROMERO H (1985) Geografía de Chile, Tomo 11: Geografía de los climas. Santiago, Instituto Geográfico Militar. 243 pp.
- ROSENBERG NJ, BL BLAD & SB VERMA (1983) Microclimate. The biological environment. John Wiley & Sons, New York. 495 pp.
- SAN MARTIN J & C RAMIREZ (1987) Fitosociología de los *Nothofagus* de la zona mesomórfica chilena. *Bosque* 8 (Chile): 121-125.
- SAN MARTIN J & A TRONCOSO (1993) Especies de *Nothofagus* (Fagaceae) en la depresión intermedia de la 7ª Región (Chile Central). *Bosque* 14 (Chile): 37-44
- SAN MARTIN C, C RAMIREZ, H FIGUEROA & N OJEDA (1991) Estudio sinecológico del bosque de roble-laurel-lingue del centro-sur de Chile. *Bosque* 12 (Chile): 11-27.
- SAN MARTIN J, J SOLERVICENS, C RAMIREZ, C SAN MARTIN & M ELGUETA (1992) Estudio fitosociológico de los bosques pantanosos de Mirtáceas de la Región del Maule, Chile. *Ciencias Forestales* (U. de Chile, Santiago) 8: 3-18.
- STUEBING L, C RAMIREZ & M ALBERDI (1979) Artenzusammensetzung, Lichtgenuss und Energiegehalt der Krautschicht des valdivianischen Regenwaldes bei St. Martín. *Vegetatio* 39: 25-33.
- TER BRAAK CJF (1986) Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- TER BRAAK CJF (1987) The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69: 69-77.
- TER BRAAK CJF & IC PRENTICE (1988) A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18: 271-313.
- VEBLEN TT, C DONOSO, F SCHLEGEL & B ESCOBAR (1981) Forest Dynamics in South Central Chile. *Journal of Biogeography* 8: 211-247.
- WADSWORTH RK (1976) Aspectos ecológicos y crecimiento del Raulí (*Nothofagus alpina*) y sus asociados en bosque de segundo crecimiento de las provincias de Bío-Bío, Malleco y Cautín. *Facultad Ciencias Forestales Universidad de Chile, Boletín Técnico* 37. 47 pp.
- WEINBERGER P (1973) Beziehungen zwischen mikro-klimatischen Faktoren und natürlicher Verjüngung araukano-patagonischer *Nothofagus*-Arten. *Flora* 162: 157-179.
- WEINBERGER P (1997) Definición de grupos ecológicos en formaciones boscosas siempreverdes de la zona austral de Chile. *Bosque* 18 (Chile): 29-41.
- WHITTAKER RH (1967) Gradient Analysis of Vegetation. *Biological Review* 42: 207-264.