

INFLUENCIA DEL ESTRATO ARBOREO SOBRE LOS ESTRATOS INFERIORES EN UN BOSQUE, MIXTO, PERENNI - CADUCIFOLIO DE ANTILLANCA, OSORNO, CHILE

C. D. Oxf.: 182.4

T. T. Veblen(*); D. H. Ashton(**); F. M. Schlegel(***); A. T. Veblen(****)

Este artículo ha sido publicado en "J. I. Ecology 65 (3) : 815-30" bajo el título "Distribution and dominance of species in the understorey of an mixed evergreen deciduous *Nothofagus* forest in south-central Chile". Se presenta el texto modificado, dando los autores realce a los aspectos fitosociológicos de la región estudiada, por ser este de gran interés para el ámbito científico nacional. Este hecho alentó la publicación en esta revista, del escrito modificado.

RESUMEN

Se estudió un área de bosque mixto deciduo y siempreverde de *Nothofagus* a 1000-1050 m cerca del límite altitudinal forestal en la zona sur de Chile para determinar la influencia de los árboles dominantes sobre la distribución y dominancia de las plantas en el sotobosque. Se encontró que la especie dominante del sotobosque, la bambúcea *Chusquea tenuiflora* era más frecuente y de mayor tamaño bajo *Nothofagus betuloides* siempreverde. Casi todas las otras especies del sotobosque eran más abundantes y de mayor tamaño bajo *Nothofagus pumilio* caducifolio. La persistencia de la cubierta de nieve es menor bajo *N. betuloides* lo que se traduce en un período vegetativo efectivamente más prolongado bajo los árboles siempreverdes. *Ch. tenuiflora* se vuelve a su posición erecta inmediatamente después del derretimiento adelantado de la nieve. Su crecimiento vigoroso suprime además a los otros componentes del sotobosque. En la tendencia para un cambio sucesional desde bosques mixtos de *Nothofagus* hacia bosques siempreverdes, se podría esperar que *Ch. tenuiflora* incremente tanto en tamaño como en abundancia y desem-

peñe un papel de control creciente en el proceso de regeneración forestal.

ABSTRACT

An area of mixed deciduous and evergreen *Nothofagus* forest at 1000-1050 m near timberline in South-central Chile was studied to determine the influence of the tree dominants on the distribution and dominance of plants in the understorey, the bamboo *Chusquea tenuiflora* was found to be more frequent and taller under the evergreen *Nothofagus betuloides*. Nearly all other species were more abundant and larger under the deciduous *Nothofagus pumilio*. The persistence of the snow cover is less under *N. betuloides* which results in an effectively longer vegetative period under the evergreen trees. *C. tenuiflora* is well adapted by its capacity to immediately spring into an erect position to take advantage of the earlier snowmelt, and its vigorous growth suppresses the other understorey components. In the successional trend from mixed *Nothofagus* forest towards evergreen forest, *C. tenuiflora* would be expected to increase in size and abundance and play an increasingly controlling role in the process of forest regeneration.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Kleinen Süden Chiles wurde in der Nähe der Waldgrenze in Höhe 1000-1050 m ein sommer- und immergrüner *Nothofagus* Mischwald untersucht, um den Einfluss der herrschenden Bäume auf die Verbreitung und Dominanz der Pflanzen in Unterholz festzustellen. Die vorherrschende Art im Unterholz, der Bambus

(*) Ph. D., Profesor huésped Depto. de Silvicultura, Universidad Austral, Smithsonian-Peace Corps Environmental Program.

(**) Ph. D., School of Botany, University of Melbourne, Australia, Huésped del Depto. de Silvicultura en 1975.

(***) Dr. For., Catedrático del Depto. de Silvicultura, Universidad Austral.

(****) B.A., Smithsonian-Peace Corps Environmental Program, Depto. de Silvicultura, Facultad de Ingeniería Forestal, Casilla 567, Valdivia, CHILE.

Chusquea tenuiflora wies eine höhere Frequenz und Grosse unter den immergrünen **Nothofagus betuloides** auf. Fast alle anderen Unterholzarten waren häufiger und grösser unter den sommergrünen **Nothofagus pumilio**. Die Dauer der Schneedecke ist geringer unter **N. betuloides**, was sich in einer effektiv längeren Vegetationsperiode unter den immergrünen Bäumen auswirkt. **C. tenuiflora** ist gut angepasst durch ihre Fähigkeit sofort zur aufrechten Stellung zurückzuschleunigen, die frühere Schneeschmelze ausnutzend und durch ihren intensiven Zuwachs die anderen Komponenten des Unterholzes zu unterdrücken. In der successionalen Richtung vom **Nothofagus** Mischwald zum immergrünen Wald ist bei **C. tenuiflora** mit einer Zunahme an Grösse und Häufigkeit und mit einer verstärkten kontrollierenden Rolle auf den Naturverjüngungsprozess zu rechnen.

INTRODUCCION

El estudio del efecto del bosque sobre el microambiente y la vegetación que bajo su influencia se desarrolla, es una importante línea de investigación en el ambiente científico fitoecológico internacional.

En Chile existe un creciente interés por el estudio ecológico del bosque nativo. Estas investigaciones son fundamentales para los planes de manejo de este importante recurso natural. Los bosques de alta montaña cubren considerables extensiones en la mayoría de los Parques Nacionales y son básicos para la protección efectiva de todas las cuencas de captación de extensas hoyas hidrográficas en la Zona Sur. La obtención y valoración de informaciones sobre la composición de estas comunidades y su ecología vendría a constituir la primera etapa en una secuencia de estudios que pretende llegar a la comprensión del funcionamiento básico de los ecosistemas forestales y su dinámica regenerativa, creando el fundamento para investigaciones aplicadas en el campo de la conservación, recreación o utilización de recursos vegetales. Por otra parte, en el contexto del manejo de los Parques Nacionales este tipo de estudios es útil para una objetiva toma de decisiones sobre su conservación y uso recreativo-educativo y científico.

Las interrogantes especiales que se analizarán se refieren a la distribución de las especies en el sotobosque, su posible aplicación en otras comunidades chilenas y su comparación con situaciones semejantes en otras partes del mundo.

La periodicidad del follaje de un árbol influye fuertemente en el hábitat subyacente. El

microclima y las propiedades del suelo bajo árboles siempreverdes y caducifolios pueden variar con la estación, la densidad del dosel y la especie. En especies perennifolias, se produce un paulatino reemplazo de las hojas, mientras que en las especies deciduas el color y la densidad del dosel cambian drásticamente al término del período vegetativo. En general, bajo copas siempreverdes, se reduce considerablemente la amplitud de las temperaturas, la velocidad del viento y la precipitación de lluvias leves o nieve (Geiger, 1965). La variación de la intensidad luminosa —desde quizás 80% a 2% de la luminosidad total— con la progresiva foliación del dosel es uno de los cambios microambientales más importantes. Evans (1956) y Anderson (1964 a) indicaron la necesidad de evaluar las condiciones de luminosidad forestal en relación a la proporción espectral y las variaciones a corto plazo y estacionales. En estado de pleno follaje puede ser que existan solo pequeñas diferencias entre la luminosidad bajo los dos tipos de copas (perenne y caduca), pero según indicó Coombe (1957), la calidad de ella puede diferir en rangos importantes.

El aprovechamiento de la luminosidad durante el inicio del período vegetativo en el bosque será más marcado donde las temperaturas sean favorables para el crecimiento de las especies del sotobosque, mientras la brotación del dosel se encuentre limitada por el control fotoperiódico.

En la mayor parte de las zonas templadas de Europa la cubierta de nieve desaparece mucho antes de que los árboles caducifolios inicien su brotación (Anderson, 1964b) desarrollándose así una sinusia muy llamativa de geófitas y hemicriptófitas en floración por un período de pocas semanas (Tansley, 1949). En Inglaterra en bosques de **Quercus-Carpinus**, se produce una secuencia en la floración de **Ranunculus ficaria** L., **Anemone nemorosa** L., **Endymion non-scriptus** (L.) Garcke y **Conopodium majus** (Gouan) Lor. En el sur de Alemania una secuencia similar en la plenitud herbácea se correlaciona con la tolerancia a la sombra (Lieth y Ashton, 1961).

La influencia de especies arbóreas sobre las características del suelo puede ser atribuida a la cantidad y calidad de la hojarasca, la tasa de descomposición y los efectos de podzolización o de aleopatía que se pueden presentar (Bray y Gorham, 1964; Kittredge, 1948). En las inmediaciones de árboles muy longevos los efectos locales pueden intensificarse (Zinke, 1962; Crocker, 1952). También se pueden desarrollar diferentes horizontes húmicos bajo idénticas especies en sitios distintos o bajo dife-

rentes especies en un mismo sitio. Es así como en Inglaterra se desarrolla un Mull bajo *Fagus sylvatica* L. en pendientes de suelo calcáreo mientras que en planicies de suelos ácidos se forma un Moder (Watts, 1934). En la Colombia Británica, Canadá se puede acumular humus Mull bajo *Alnus rubra* Bong, que fija nitrógeno; en el caso de *Thuja plicata* Donn ex D. Don, que es exigente en nutrientes, se acumula Moder y bajo *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg en suelo pobre en nutrientes se desarrolla un Mor (Krajina, 1969). Las especies del estrato arbustivo de muchos bosques también pueden modificar las propiedades del suelo. *Calluna vulgaris* (L.) Hull a través de su influencia degradadora (Grubb, Creen, & Merrifield, 1969) o sus efectos alelopáticos (Robinson, 1972) puede afectar el suelo y por ende al dosel. En el sureste de Australia, *Pomaderris aspera* Sieber ex DC. puede aumentar significativamente el nivel del calcio del horizonte A en bosques de *Eucalyptus regnans* F. Muell. (Ashton, 1975).

Con excepción de algunas áreas ecotonaes y sitios rocosos expuestos en las partes elevadas de Tasmania (Sutton, 1928), los únicos bosques mixtos siempreverdes y caducifolios de *Nothofagus* spp. del mundo se encuentran en la parte sur y andina de Chile y Argentina. Estos bosques ofrecen una excelente oportunidad para el análisis de la influencia de especies perennifolias y caducifolias de *Nothofagus* sobre la distribución y dominancia de plantas en la vegetación del sotobosque. Estos contrastes relacionados con diferencias microambientales no solamente interesan para explicar la agrupación vegetacional del sotobosque, sino que también pueden aportar informaciones fundamentales para la comprensión del proceso de regeneración forestal y de la distribución de las especies siempreverdes y deciduas de *Nothofagus*. Frecuentemente el estrato arbustivo de bosques de *Nothofagus* en la zona sur de Chile (aprox. latitud 38-42° S) está dominado por *Chusquea* spp., bambúceas de rápido crecimiento que pueden alcanzar alturas superiores a los 7 m. La densidad y cobertura de *Chusquea* a menudo es tan alta que restringe la regeneración arbórea (Rosenfeld, 1972; Muller-Using, 1973; y Burschel, Gallegos, Martínez y Moll, 1976). La comprensión de algunas influencias de *Nothofagus* deciduos y siempreverdes sobre la distribución y tamaño de *Chusquea* es decisiva para el entendimiento del proceso de regeneración arbórea en esos bosques.

En la zona sur de Chile la mezcla de especies siempreverdes y caducifolias de *Nothofagus* comunmente se encuentran en dos tipos forestales extensivos. El primero es el tipo fo-

restal *N. alpina-N. dombeyi* (*) que se distribuye en la Cordillera de la Costa y de los Andes en altitudes de 700 a 1100 m, desde la latitud 36° 45' a 40° 15' S, aproximadamente (Anon., 1966). Este tipo fue descartado para esta investigación debido a la presencia de un estrato arbóreo intermedio constituido por otras especies distintas a *Nothofagus*. El segundo tipo forestal es el *N. betuloides-N. pumilio* que se ubica en la Cordillera de los Andes en las proximidades del límite del bosque desde aproximadamente la latitud 40° 30' S. hasta el extremo sur de la vegetación arbórea en Tierra del Fuego (54° S.). En la parte sur de su área de distribución este tipo forestal ha sido descrito por Písano (1973). Una de las avanzadas de distribución más septentrionales de este tipo forestal fue investigado en 1975-1976 para probar la hipótesis, que las copas de árboles caduci- y perennifolios causarían una diferenciación de la flora y del vigor en los sotobosques respectivos. Debido a la ausencia de especies arbóreas distintas a *Nothofagus*, el tipo forestal *N. betuloides-N. pumilio* fue apropiado para este tipo de investigación. Los sitios bajo *N. pumilio* caducifolio supuestamente recibirían mucho más luminosidad al comienzo del período vegetativo que aquellos sitios bajo las copas siempreverdes de *N. betuloides*. Por otra parte, se podría esperar que la diferente caída de hojas y acumulación de hojarasca daría como resultado diferencias significativas en las propiedades del suelo bajo las dos especies.

Area del Estudio

El área estudiada abarca las laderas y el fondo de la cuenca superior final del valle de Antillanca (latitud 40° 47' S, longitud 72° 47' 0) y se encuentra en el Parque Nacional de Puyehue, provincia de Osorno. El valle de Antillanca constituye el área de captación superior del río Chanleufú que fluye hacía el Oeste. El fondo de la cuenca se encuentra a una altitud de 1000 m s.n.m. y las laderas circundantes exceden los 1500 m s.n.m.

A pesar de que toda la región fue glaciada durante el Pleistoceno y de que el valle de Antillanca presenta una forma glacial, el volcanismo reciente ha borrado casi totalmente la influencia de esos procesos glaciológicos anteriores. Durante el siglo actual los volcanes cer-

(*) Salvo en los casos que se indique la nomenclatura se basa en Muñoz (1966); especies de herbario se encuentran en el herbario particular de los autores en Valdivia y en el Herbario de la Universidad de Concepción (CONC).

canos depositaron pequeñas cantidades de cenizas en el valle de Antillanca (Wright y Mella, 1963), y es probable que a lo largo de los dos o tres últimos siglos la caída de cenizas ha sido lo suficientemente significativa para afectar la estructura forestal en el valle (Casertano, 1963). El material generador formador de suelo es primariamente toba y escoria andesítica y basáltica y, secundariamente ceniza arenosa o de menor tamaño (Peralta, 1975). La escoria abunda especialmente en las partes Nor-este y Este del valle (en las proximidades del cerro Haique), donde existen suelos muy delgados.

El clima de Antillanca es frío y extremadamente húmedo. Existen datos de dos años, 1965-1966, sobre la temperatura y la precipitación, provenientes de una estación meteorológica que estaba ubicada en el extremo Este del valle. La precipitación media anual alcanzó 5.633 mm y la temperatura media anual máxima y mínima fue de 9.6 y 3.3°C, respectivamente (Putney, 1970). Las temperaturas medias, máximas y mínimas del mes más frío (agosto) fueron 4.8 y -0.4°C respectivamente; las del mes más cálido (enero) indicaron 15.3 y 6.7 respectivamente. Los habitantes del área señalan una alta frecuencia de neblina. El fondo del valle se encuentra cubierto por nieve desde mayo a comienzos de diciembre, mientras que las altitudes mayores de 1300 m s.n.m., presentan nieve hasta mediados de enero, conservándose a mayores elevaciones pequeñas superficies con nieve durante el resto del año. Preferentemente durante los meses de verano (enero hasta marzo), cuando se localizan centros de alta presión en el sur de Argentina, se producen fuertes vientos cálidos y secos. Estos vientos denominados Puelches, tienen fuerza suficiente como para destruir ocasionalmente las ventanas de los refugios situados en el extremo Este del valle.

MÉTODOS

Se establecieron transectos permanentes de 3-5 m de ancho y largo variable entre 34-45 m en seis rodales de bosque mixto de *Nothofagus*. En cinco de estos rodales se midieron los diámetros a altura pecho (DAP) de todos los árboles mayores de 3 m en parcelas de una longitud igual a la de los transectos permanentes y de un ancho suficiente para incluir un mínimo de sesenta árboles en cada rodal. A comienzos del período vegetativo, cuando la nieve se estaba derritiendo, fue muestreado el estrato arbustivo y herbáceo ubicando al azar siete parcelas de 1 x 2 m en cuatro de los

rodales. En este muestreo se determinó la cobertura de todas las especies vasculares, briófitas y líquenes mediante las siguientes categorías: menor de 1, 1-5, 6-25, 26-50, 51-75 y 76-100 por ciento. Todas las parcelas fueron ubicadas al azar bajo las copas ya sea de árboles caducifolios o perennifolios. Veinte de ellas fueron instaladas en forma permanente para posibilitar la remediación periódica a lo largo del período vegetativo, asegurando de este modo la inclusión de cualquier especie anual o geófitas que apareciera posteriormente.

Para comparar la composición florística y dominancia (cobertura y altura) Daubenmire, (1968) en el sotobosque bajo árboles deciduos con aquellas bajo árboles siempreverdes, se emplearon adicionalmente parcelas circulares como también parcelas de 1 x 2 m. Las parcelas circulares fueron necesarias al iniciar el muestreo a mediados de noviembre, cuando las únicas partes libres de nieve las constituían superficies circulares alrededor de los fustes de los árboles. Se determinó en ese caso la cobertura para cada especie en anillos de 30 cm alrededor de los troncos de noventa *Nothofagus* elegidos al azar, en el bosque mixto. Cerca del término del período vegetativo se establecieron adicionalmente 130 parcelas de 1 x 2 m directamente bajo las copas de árboles siempreverdes y deciduos elegidos al azar (65 bajo cada tipo). En ellas se determinó la presencia y altura máxima de cada una de las especies arbustivas y arbóreas.

A fin de comparar los hábitats bajo especies perennifolias y caducifolias se investigaron las propiedades del suelo, cobertura de copas, y permanencia de la nieve. Se colectaron muestras de suelo y hojarasca a una profundidad de 0-10 cm en 16 sitios bajo *N. pumilio* y *N. betuloides* respectivamente. Por razones económicas, estas muestras fueron reunidas para el análisis de sus propiedades químicas, en cuatro categorías: hojarasca y suelo de bosque decíduo y hojarasca y suelo de bosque siempreverde. A pesar de que no existía duda alguna de que los niveles de luminosidad eran mayores bajo *N. pumilio* que bajo *N. betuloides*, durante el período invernal, se requería de información cuantitativa sobre las diferencias de coberturas producidas por estas dos especies a lo largo del período vegetativo. Por esta razón se midió periódicamente la cobertura de copa usando un periscopio de espejo similar al descrito por Daubenmire (1968). En cinco rodales, y a lo largo de transectos permanentes se hicieron un mínimo de 100 observaciones de intercepción a la distancia de un paso. Las observaciones de intercepción se cla-

sificaban en las siguientes categorías: (1) hoja, (2) rama, (3) espacio abierto en el interior de la copa de un árbol individual, y (4) cielo abierto. Como era necesario establecer todas las diferencias posibles de la longitud del período vegetativo en relación a la permanencia de la cubierta de nieve se midieron en noviembre los diámetros de las superficies circulares libres de nieve en la base de los fustes de veintidós *N. betuloides* y veintidós *N. pumilio*, elegidos al azar. Además, se midió en noviembre, la profundidad y porcentaje de cobertura de la nieve a lo largo de transectos de línea en dos rodales adyacentes, en los cuales los árboles recién mencionados eran dominantes.

RESULTADOS Y SU INTERPRETACION

La Vegetación

La vegetación de la zona Sur de Chile ha sido descrita por Oberdorfer (1960), Thomasson (1963) y Heusser (1966). Hasta una altitud de 900 m s.n.m., inmediatamente al oeste del valle de Antillanca dominan en el bosque siempreverde *N. dombeyi*, *Sexegothaea conspicua* y *Laurelia philippiana* lo que corresponde aproximadamente a la asociación **Cryosplenio-Nothofagus** (Oberdorfer, 1960), Bosque de Coigue Norandino. La mayor parte del fondo del valle de Antillanca y de las bases de las pendientes están cubiertas por un bosque mixto de *N. betuloides* — *N. pumilio*. En laderas Suroeste abunda *N. dombeyi* que también aparece en forma esporádica en el área de estudio en la parte Este, terminal del valle. A mayor elevación que el bosque mixto de *Nothofagus* mencionado anteriormente se sitúa un bosque puro de *N. pumilio*, que puede asimilarse a la asociación **Anemone - Nothofagetum pumilionis** (Oberdorfer, 1960), Bosque de Lengua Norandi-

no, que constituye el límite altitudinal forestal entre 1120-1320 m s.n.m. según el grado de alteración causado por actividad volcánica. Cabe mencionar que aunque el bosque puro de *N. pumilio* es parecido a la vegetación descrita por Oberdorfer como la asociación **Anemone-Nothofagus pumilionis**, en Antillanca no se encuentra la especie característica **Anemone antucensis** Poepp. A mayores altitudes domina un krummholz (bosque achaparrado) de *N. pumilio* con participación ocasional de *N. antarctica*, especie que también se encuentra en el fondo Sureste del valle, debido a la acumulación de masas de aire frío. Apparentemente esta asociación fue confundida por Oberdorfer (1960) en la zona Sur con **Nothofagetum antarcticae** (Skottsberg, 1916), el krummholz de Nirre puro.

El krummholz de *Nothofagus* se transforma gradualmente a mayor elevación en una vegetación de menor tamaño dominada por los subarborescentes **Empetrum rubrum**, **Pemettya pumilla** (L. f.) Hook., **Baccharis magellanica** (Lam.) Persoon, **Escallonia alpina** var **alpina** Sleumer, **Maytenus disticha** (Hook. f.) Urban, **Embothrium coccineum**, y **Berberis** spp. y por gramináceas cespitosas — **Hierochloa utriculata**. Las altitudes más elevadas presentan una escasa cubierta de especies herbáceas generalmente pulvinadas como **Azorella incisa** (Griseb.) Wedd., **Adesmia longipes** Phil., **Nassauvia ramosissima** DC, **N. revoluta**, **Senecio subdiscoideus**, **S. julietti** Phil. y **Poa** sp.

El bosque de *N. betuloides* - *N. pumilio* asciende desde el fondo del valle hasta altitudes de 1040-1100 m s.n.m. en las laderas Norte y Este mientras que en las laderas Sur llega hasta aproximadamente 1200 m s.n.m., *N. betuloides* alcanza alturas de 24-26 m. Los ejemplares más grandes de *N. pumilio* son menores en 2-4 m (Fig. 1).

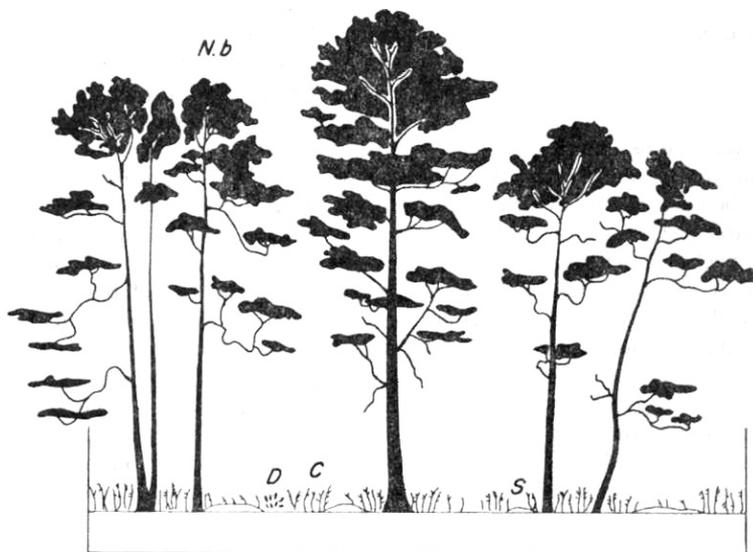


Fig. 1 A.

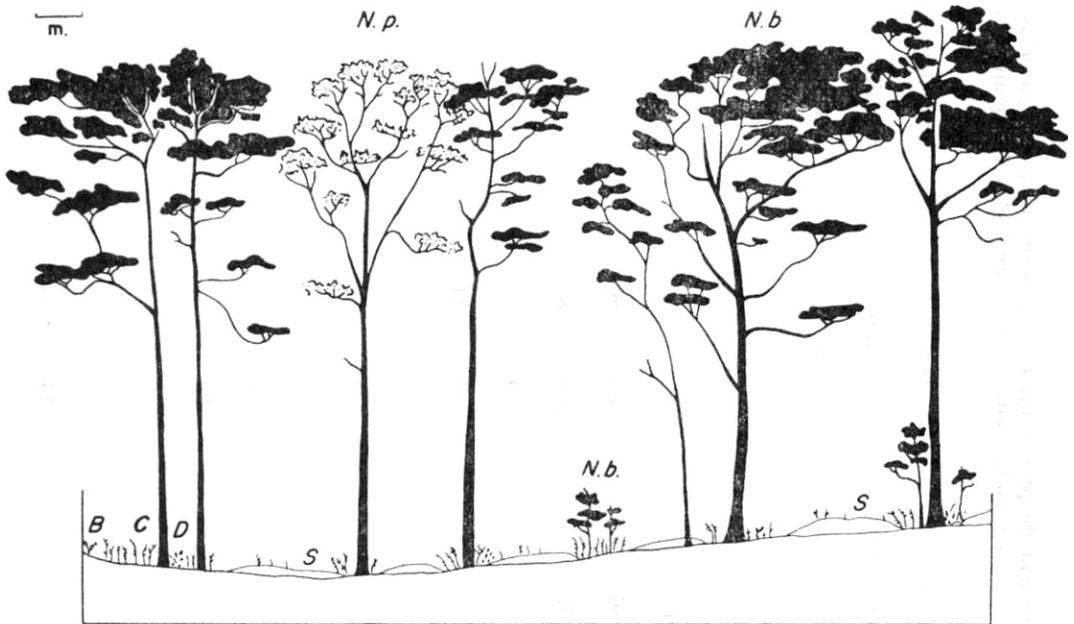


Fig. 1 B.

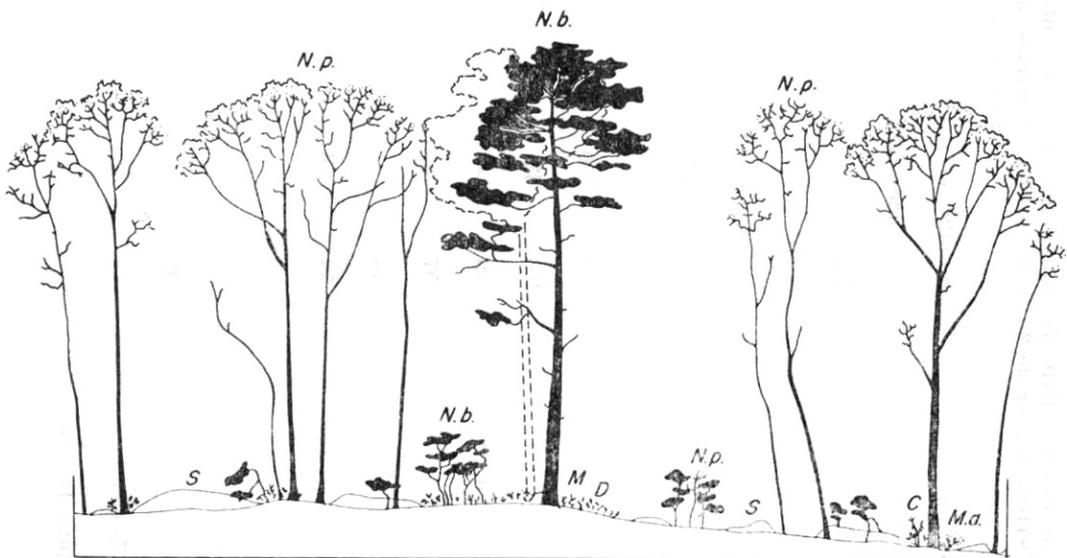


Fig. 1 C.

Fig. 1 A, B, C.- — Perfiles de vegetación del bosque mixto de *Nothofagus* a mediados de noviembre cuando la cubierta de nieve abarcaba aproximadamente un 60 por ciento.

Nb = *Nothofagus betuloides*; Np = *Nothofagus pumilio*;
 D = *Drimys winteri* var *andina*; C = *Chusquea tenuiflora*;
 B = *Blechnum chilense*; G = *Gaultheria* sp.; M = *Myoschilos oblonga*;
 Ma = *Maytenus disticha*; y S = Nieve.

TABLA 1

El sotobosque de 4 rodales de bosque mixto de *Nothofagus*. F = porcentaje de frecuencia de presencia; C = porcentaje de las parcelas en que la especie tiene una cobertura mayor de 25%. Se usaron 7 parcelas de 1 x 2 m en cada rodal para muestrear todas las plantas menores de 3 m.

Arboles dominantes y porcentaje	N. pumilio (77)		N. pumilio (52)		N. betuloides (77)		N. betuloides (76)	
Area basal total	N. betuloides (23)		N. betuloides (48)		N. pumilio (24)		N. pumilio (24)	
Altitud	1020 m		1040 m		1020 m		1040 m	
Exposición	S 50° W		S 70° W		—		S 70°W	
Pendiente	5%		10%		—		10%	
Arboles y arbustos	F	C	F	C	F	C	F	C
<i>Chusquea tenuiflora</i>	—	—	100	86	100	86	100	100
<i>Drimys winteri</i> var. <i>andina</i>	100	100	100	57	100	86	71	—
<i>Maytenus disticha</i>	100	43	100	—	100	—	43	—
<i>Pernettya poeppigii</i> (DC.) Klotzch	29	—	—	—	43	14	14	—
<i>Nothofagus pumilio</i>	57	—	71	—	57	—	14	—
<i>Nothofagus betuloides</i>	14	—	—	—	29	—	43	—
<i>Gaultheria</i> sp.	14	14	—	—	14	—	—	—
<i>Pernettya pumila</i>	—	—	—	—	43	—	—	—
<i>Nothofagus dombeyi</i>	—	—	—	—	29	—	—	—
<i>Berberis</i> sp.	29	—	—	—	—	—	—	—
<i>Berberis serrato-dentata</i> Lechler	14	—	—	—	—	—	—	—
<i>Escallonia alpina</i> var. <i>alpina</i> Poepp. ex. DC.	—	—	—	—	14	—	—	—

Hierbas

<i>Viola reichei</i> Skottsbg.	57	—	57	—	29	—	14	—
<i>Valeriana lapathifolia</i> Vahl.	57	—	86	—	57	—		
<i>Macrachaenium gracile</i> Hook. f.	71	—	14	—	14	—		
<i>Adenocaulon chilense</i> Less.	57	—	71	—				
<i>Rubus geoides</i>	29	—						
<i>Codonorchis lessonii</i>	43	—						
<i>Lagenophora hirsuta</i> Less.					14	—		

Helechos

<i>Hymenophyllum</i> spp.	28	—						
---------------------------	----	---	--	--	--	--	--	--

Briófitas

<i>Platyneurum laticostatum</i> cf.	43	—			14	—	29	—
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	29	—	57	—				
<i>Rigodium</i> sp.			14	—				
<i>Lembophyllum</i> sp.					14	—		
<i>Adelanthus lindenberglanus</i> cf.	14	—						
<i>Ptychomitrium</i> sp.			14	—				
Musci sp.	14	—	14	—				

En el sotobosque domina **Chusquea tenuiflora** Phil., una bambucea en cierto modo similar pero de menor tamaño que **Chusquea culeou** Desv., alcanzando a menudo una altura superior a 2 m, **Drimys winteri** var. **andina** y **Maytenus disticha** (Tabla 1). El estrato herbáceo está dominado por las especies **Valeriana lapathifolia**, **Adenocaulon chilense** y **Viola reichei** y el estrato muscinal por **Hypnum cupressiforme** y **Platyneurum laticostatum** cf. Los suelos bajo el bosque mixto de **Nothofagus** son muy delgados (10-20 cm) en las pendientes y ligeramente más profundos en el fondo del valle. Ellos son de textura limo-arenosa y tienen un alto contenido de materia orgánica.

A una profundidad de aproximadamente 20-30 cm en el suelo bajo el bosque mixto del fondo del valle ocurre un estrato de escoria gruesa (diámetro medio de 1 cm), que proviene posiblemente de una erupción del cer-

cano volcán Haique. A profundidades mayores de 30 cm el sustrato está compuesto de toba. En las pendientes circundantes, el suelo bajo bosque mixto es similar y contiene en los 10 cm superiores numerosos fragmentos rocosos, que parecen ser de origen colluvial-volcánico. Su presencia indica una considerable inestabilidad de las pendientes durante el proceso de génesis del suelo. En este suelo muy delgado, la extensión lateral y la densidad de raíces de **Nothofagus** es muy grande por no poder penetrar en el estrato de escoria que se encuentra a una profundidad de 20-30 cm.

La Distribución y Dominancia de Especies en el Sotobosque

Bajo **N. pumilio** ocurre un mayor número de especies con altas frecuencias en comparación con sitios bajo **N. betuloides** (Tabla 2).

TABLA 2

La distribución de especies comunes bajo N. pumilio y N. betuloides. Solamente se encuentran en la lista especies con una frecuencia total 10; los niveles de significancia fueron determinados por el test Chi cuadrado usando las frecuencias absolutas y aplicando la corrección de Yates (Greig-Schmith, 1964).

	Nothofagus pumilio		Nothofagus betuloides		Niveles de significancia
Nº de anillos de 30 cm y plots de 1 x 2 m	104		116		
Regeneración arbórea y arbustos	Frec.	% Frec.	Frec.	% Frec.	
Chusquea tenuiflora	65	62.5	99	85.3	P < 0.001
Drimys winteri var andina	100	96.2	106	91.4	P > 0.05
Maytenus disticha	89	85.6	75	64.7	P < 0.001
N. betuloides	18	17.3	18	15.5	P > 0.05
N. pumilio	44	42.3	13	11.2	P < 0.001
Gaultheria sp.	2	1.9	10	8.6	P > 0.05
Berberis linearifolia	6	5.8	6	5.2	P > 0.05
Pernettya poeppigii	6	5.8	8	6.9	P > 0.05
P. pumila	3	2.9	7	6.0	P > 0.05
Hierbas					
Adenocaulon chilense	26	25.0	4	3.4	P < 0.001
Valeriana lapathifolia	49	47.1	14	12.0	P < 0.001
Macrachaenium gracile	27	30.0	7	6.0	P < 0.001
Viola reichei	43	41.3	14	12.0	P < 0.001
Rubus geoides	9	8.7	4	3.4	P > 0.05
Musgos					
Hypnum cupressiforme	24	23.1	13	11.2	P < 0.05
Dicranoloma sp.	13	12.5	—	—	P ^ 0.001
Musci sp.	14	13.5	4	3.4	P < 0.05
Platyneurum laticostatum cf.	11	10.6	12	10.3	P > 0.05
Total especies (*)	55		39		P < 0.001

(*) Incluye 37 especies adicionales que presentaban frecuencias totales menores a 10.

La diferencia más marcada se produce en los estratos herbáceos y muscinal en los cuales se encuentran frecuencias más altas y significativas bajo *N. pumilio* para *Adenocaulon chilense*, *Valeriana lapathifolia*, *Macrachaenium gracile*, *Viola reichei*, *Hypnum cupressiforme*, *Dicranoloma* sp., y un musgo no identificado. En el estrato arbustivo esta relación no es tan marcada y sólo *Maytenus disticha* tiene una frecuencia significativamente mayor bajo *N. pumilio*. En contraste a esto, *Ch. tenuiflora* es estadísticamente más frecuente bajo *N. betuloides*. De las cincuenta y cinco especies halladas bajo *N. betuloides*, treinta y nueve se encuentran presentes también bajo *N. pumilio*. No obstante, las dieciséis especies restantes son

también muy poco frecuentes bajo *N. betuloides*. El índice de similaridad de Sorensen para los sitios bajo las dos especies arbóreas es de 83 (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). En remediciones realizadas en enero y marzo aparecieron muy pocas especies adicionales en el sotobosque. Así, las diferencias florísticas principales entre *N. pumilio* y *N. betuloides* incluyen: (1) una frecuencia mucho mayor de hierbas y briófitas bajo los árboles deciduos; y (2) una mayor frecuencia de *Ch. tenuiflora* bajo los árboles siempreverdes.

Las diferencias en los tamaños de los arbustos dominantes, son más pronunciadas (Tabla 3). La altura media de *Ch. tenuiflora* es 50 cm mayor bajo *N. betuloides* que bajo *N. pumilio*.

TABLA 3

Alturas máximas medias en cm (\pm E.S.) de las especies dominantes en el sotobosque bajo *N. pumilio* y *N. betuloides*; n es la frecuencia absoluta. Las alturas máximas fueron medidas en 130 parcelas de 1 x 2 m ubicados al azar.

	N. pumilio		N. betuloides		Niveles de significancia (*)
	altura media \pm E.S.	n	altura media \pm E.S.	n	
<i>Drimys winteri</i> var. andina	82.9 \pm 3.51	64	53.6 \pm 3.65	59	P < 0.001
<i>Maytenus disticha</i>	55.3 \pm 1.89	55	36.8 \pm 2.51	31	P < 0.001
<i>N. betuloides</i> (regeneración)	76.7 \pm 11.29	15	31.5 \pm 13.82	10	P < 0.02
<i>Chusquea tenuiflora</i>	143.0 \pm 5.14	43	197.4 \pm 4.35	60	P < 0.001

(*) El nivel de significancia se basa en el test de los errores estándar de las medias.

Las alturas medias de las demás especies arbustivas y arbóreas son en promedio un 43% inferiores bajo los árboles siempreverdes. Es digno de atención que incluso plántulas de *N. betuloides* tienen mayor tamaño bajo *N. pumilio*. En el bosque mixto y donde ocurren grupos más extensos de *N. betuloides* el sotobosque está dominado por *Ch. tenuiflora* mientras que bajo *N. pumilio* la cobertura combinada de otras especies excede ocasionalmente la de esta especie. La distribución de *Ch. tenuiflora* es muy irregular, dominando en extensas superficies o estando ausente en áreas de hasta 0,25 há. En el bosque mixto los únicos lugares totalmente libres de *Ch. tenuiflora* se encuentran en rodales donde domina *N. pumilio*.

La frecuencia y tamaño de las plantas en el sotobosque está fuertemente influenciada por *Ch. tenuiflora* que a menudo cubre un

75% del suelo en superficies del tamaño de 1 há. De este modo cualquier efecto de la cobertura arbórea sobre el sotobosque se encuentra determinado por su influencia en el tamaño y la distribución de *Ch. tenuiflora*.

Análisis de Suelos

Se investigó la posible influencia del tipo de cobertura arbórea sobre las propiedades químicas del suelo y de este modo sobre la frecuencia y dominancia de *Ch. tenuiflora*. En un comienzo se había planteado la hipótesis, que la caída otoñal del follaje produciría una relación C/N temporalmente desfavorable. Sin embargo, las relaciones C/N (Tabla 4) bajo ambas especies arbóreas fueron prácticamente idénticas y se mantuvieron dentro del rango general favorable para el crecimiento arbóreo

TABLA 4

Suelos y hojarasca bajo *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus betuloides*

	pH (*)	%C	%N	C/N	P	Na+	K+	Ca++	Mg++	Mn++
							— mg por 100 g de suelo seco (**)			
Suelos										
N. pumilio	4.5	15.46	0.94	16.4	17.6	3.6	30.4	37.5	13.7	
N. betuloides	4.4	15.78	0.97	16.3	14.0	3.1	31.4	63.8	17.4	
Hojarasca arbórea										
N. pumilio	4.1	32.17	0.99	32.5	115.3	6.2	26.2	622.5	58.8	45.0
N. betuloides	4.2	37.41	0.78	48.0	92.0	4.2	22.8	622.5	36.2	77.5

(*) KCl 0.1 N (1:2)

(**) Extraído de muestra de suelo tamizada (0,2 mm malla) en ácido cítrico al 1%; extraído de cenizas de hojarasca en 10% HCl.

(Brady, 1974). La única diferencia posiblemente importante, señalada por los análisis de suelo y hojarasca es la menor cantidad de Calcio bajo *N. pumilio* en comparación con aquellos bajo *N. betuloides*. Esto puede ser el resultado de la liberación de una mayor cantidad de Calcio en la descomposición de la hojarasca durante la defoliación otoñal bajo *N. pumilio* que la que puedan absorber las partículas del suelo. La elevada precipitación en el valle de Antillanca proporciona un alto potencial de lixiviación para cationes que no han sido absorbidos por partículas de suelo. La lixiviación de Calcio bajo *N. betuloides* se podría suponer sería menor debido a la gradual descomposición de las hojas desprendidas a lo largo del año. Para establecer la posible importancia de esta diferencia en Calcio para el crecimiento vegetal, se efectuó un bioensayo consistente en doce repeticiones de los dos suelos y usando *N. dombeyi* como especie de estudio. El ensayo fue desarrollado en el Vivero Experimental de la Facultad de Ingeniería Forestal de la Universidad Austral en Valdivia (20 m s.n.m.). Después de un período de 5 meses no se encontraron diferencias significativas entre las alturas de las plántulas de *N. dombeyi* de los dos suelos ($P = 0,2$). Parece poco probable que las distintas propiedades químicas del suelo sean responsables de las leves diferencias florísticas y más acentuadas en tamaños encontradas bajo *N. pumilio* y *N. betuloides*. No obstante, es posible que *Ch. tenuiflora* tenga una mayor capacidad de crecimiento bajo mayores concentraciones de Ca que otras especies. Así puede ser, que esas diferencias contribuyan a una mayor dominancia de *Ch. tenuiflora* en el sotobosque bajo *N. betuloides*.

Mediciones de Copa

Las mediciones de copa se realizaron para posibilitar una comparación de la variación estacional en la cobertura de ellas en rodales predominantemente deciduos y siempreverdes. Como se había esperado, la densidad de copa de *N. betuloides* mostró solamente un leve cambio estacional, mientras que la de *N. pumilio*, medida a mediados de noviembre, mostraba un promedio de 53% que aumentó a 80% a comienzos de diciembre y a 90% en enero (Tabla 5). A mediados de noviembre *N. betuloides* tenía una cobertura mucho mayor que *N. pumilio*; esta diferencia se redujo radicalmente a comienzos de diciembre y desapareció durante el mes de enero. A mediados de noviembre cerca de un 30% de *N. pumilio* estaba brotado.

los árboles más grandes habían brotado en un tercio. En los árboles menores a 5 cm DAP y en aquellos que crecían a una altitud mayor se observó una brotación menor. Esta brotación se encontraba bien avanzada a pesar de que en el mes de noviembre la vegetación herbácea arbustiva todavía estaban sepultadas bajo la nieve.

A mediados de diciembre, cuando la mayor parte del suelo estaba libre de nieve, las diferencias entre las coberturas de *N. pumilio* y *N. betuloides* habían disminuido fuertemente. El precoz desarrollo del follaje en *N. pumilio* y el derretimiento relativamente tardío de la nieve minimizan las diferencias en las condiciones de luminosidad entre rodales siempreverdes y rodales deciduos. Esta parece ser la razón principal de las diferencias florísticas relativamente pequeñas bajo las dos especies arbóreas estudiadas en comparación con los contrastes más extremos encontrados en Europa, donde se produce una secuencia primaveral de geófitas y hemicriptófitas en estrecha relación con la brotación de las copas (Lieth & Ashton, 1961).

Mediciones de Nieve

Las mediciones del espesor de la nieve y círculos de deshielos que se realizaron a mediados de noviembre indicaron que la persistencia de la nieve bajo *N. pumilio* es significativamente mayor. Los porcentajes de superficie cubierta de nieve a lo largo de transectos de línea en un rodal predominantemente deciduo y en uno predominantemente siempreverde fueron de 72% y 57% respectivamente; el espesor de la capa de nieve fueron de 55 cm y 23 cm respectivamente.

Al considerar los diámetros de los círculos de deshielos medidos alrededor de 22 *N. pumilio* y 21 *N. betuloides*, elegidos al azar en relación a las circunferencias medidas a altura pecho, resulta evidente un área libre de nieve claramente mayor bajo los árboles siempreverdes (Fig. 2). La persistencia de la nieve es substancialmente menor bajo *N. betuloides*, lo que puede ser el resultado de la intercepción de la nieve por el follaje y de este modo una mayor exposición al derretimiento y remoción por el viento mientras permanezca en la copa. En bosques europeos deciduos de Haya (*Fagus* spp.), 60-90% de la nieve cae al suelo en contraste con un 25-56% para bosques siempreverdes de coníferas (Geiger, 1965). De este modo, puede considerarse que el período vegetativo es más prolongado bajo *N. betuloides* debido al derretimiento más temprano de la

T A B L A 5

Cobertura de copas medida en 5 rodales de bosque mixto. Cobertura = $\frac{L + B}{n} \times 100$ y área = $\frac{L + B + S}{n} \times 100$; L es la frecuencia (de intercepciones) de hojas, B es la frecuencia de ramas, S es la frecuencia de espacios abiertos en el interior de la copa de un árbol individual, y n es el número total de mediciones. Densidad de cobertura = $\frac{\text{cobertura}}{\text{área}} \times 100$.

	Rodal 4			Rodal 5		Rodal 1		Rodal 2		Rodal 3		
	10 Nov.	23 Dic	6 En	10 Nov	6 En	10 Nov	6 En	10 Nov	6 En	10 Nov	23 Dic	6 En
N. pumilio												
Cobertura %	49	66	89	39	76	39	60	13	28	—	—	2
Area %	85	83	92	84	94	69	72	24	29	—	—	2
Densidad de cobertura %	57	80	97	47	81	56	83	52	97	—	—	100
N. betuloides												
Cobertura %	—	2	4	4	—	21	19	45	48	78	78	94
Area	—	2	4	5	—	25	20	55	51	92	95	97
Densidad de cobertura %	—	100	100	80	—	84	95	82	94	85	82	97
Total												
Cobertura %	49	68	93	44	76	60	78	58	76	78	78	93
Area %	85	85	95	90	94	93	92	79	80	92	95	95

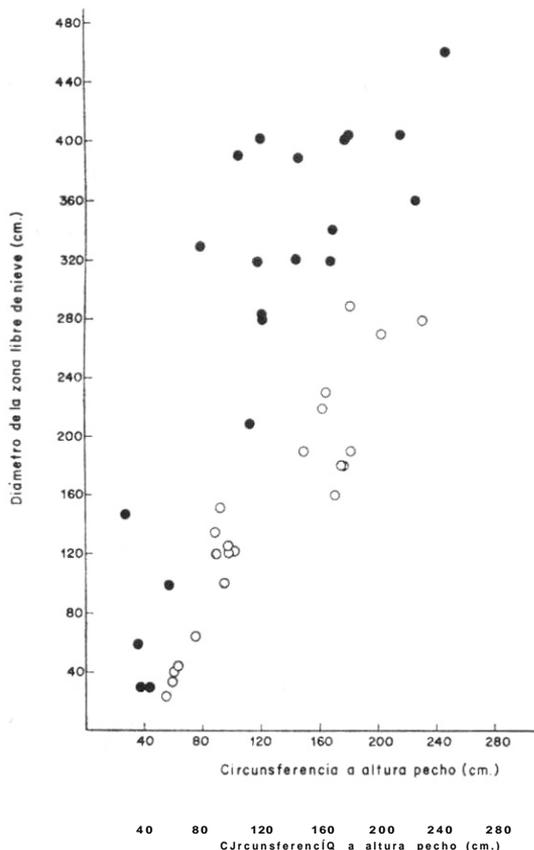


Fig. 2.— Diámetro de los círculos de deshielo alrededor de la base de los fustes de *N. pumilio* (o) y *N. betuloides* (•) a mediados de noviembre, 1975. La regresión de y sobre x (método de los mínimos cuadrados) es $y = 1.82x + 57.5$ para *N. betuloides*, e $y = 1.34x - 22.1$ para *N. pumilio*. Los errores estándar de las líneas de regresión son ± 30.4 cm y ± 73.4 cm respectivamente.

nieve *N. pumilio* pierde el follaje mucho antes de la primera nevada a fines de otoño; así el período vegetativo bajo las especies deciduas posiblemente se reduce aún más por una temprana acumulación de nieve.

En los meses de noviembre y diciembre se observó que *Ch. tenuiflora* era la primera especie en sobresalir de la nieve. Sus largos y elásticos culmos vuelven inmediatamente a una posición erecta al ser liberados del peso de la capa de nieve. Es así como *Ch. tenuiflora* se encuentra en una situación favorable para aprovechar el período vegetativo más prolongado en sitios dominados por *N. betuloides*. El menor espesor y persistencia de la nieve bajo árboles siempreverdes ofrecen a *Ch. tenuiflora* un período vegetativo más prolongado que le permite alcanzar alturas y densidades significativamente mayores bajo *N. betuloides* en comparación con

sitios bajo *N. pumilio*. La capacidad de crecimiento vigoroso en *Ch. tenuiflora* la demuestran los incrementos en alturas superiores a un metro medidos en parcelas permanentes, que se establecieron en el mes de noviembre y que se remidieron en el mes de abril. A su vez la mayor dominancia alcanzada por *Ch. tenuiflora* bajo *N. betuloides* explica el menor tamaño y frecuencia de prácticamente todas las otras especies del sotobosque en los sitios de árboles siempreverdes.

DISCUSION

En este bosque mixto de *Nothofagus* existe una mayor diversidad específica y altura de los arbustos distintos a *Ch. tenuiflora* en sitios dominados por la especie arbórea caducifolia *N. pumilio*. Como contraste a esto, los sitios bajo la especie siempreverde *N. betuloides* muestran una menor diversidad y son más dominados por *Ch. tenuiflora*. La mayor frecuencia y tamaño de *Ch. tenuiflora* se explica por el derretimiento más temprano de la nieve y por ende de un período vegetativo más prolongado bajo árboles siempreverdes. Los largos y flexibles culmos de esta bambúcea y su capacidad de rápido crecimiento le permite utilizar en forma más ventajosa este período vegetativo más prolongado que las otras especies de sotobosque. La influencia de la abundancia de *Ch. tenuiflora* sobre el proceso de regeneración del bosque es menos evidente.

En todos los rodales estudiados del bosque mixto, la estructura poblacional indica que *N. pumilio* probablemente sería reemplazado por *N. betuloides*. La distribución compuesta de clases de altura de los cinco rodales en los cuales se midieron los diámetros (DAP) señala una abundancia de la regeneración de *N. betuloides* y una escasez relativa de *N. pumilio* menor de 5 cm DAP. (Fig. 3).

No se observó regeneración satisfactoria de *N. pumilio* bajo copas densas de *N. betuloides*. Plántulas de *N. pumilio* de 2-5 cm de altura abundan en todas partes en el bosque mixto pero brinzales de 1-3 m de altura se encuentran confinados casi únicamente a sitios de tamaño apreciable abiertos en el dosel. A su vez la estructura poblacional de *N. betuloides* indica que regenera tanto bajo su propio dosel como también bajo el de *N. pumilio*. La agrupación de *N. pumilio* en las clases de diámetro 16-45 cm probablemente viene a reflejar el resultado de una erupción del Cerro Haique u otro cráter cercano hace 150 a 200 años, lo que produjo la consiguiente apertura del dosel del bosque mixto por efecto de la deposición de

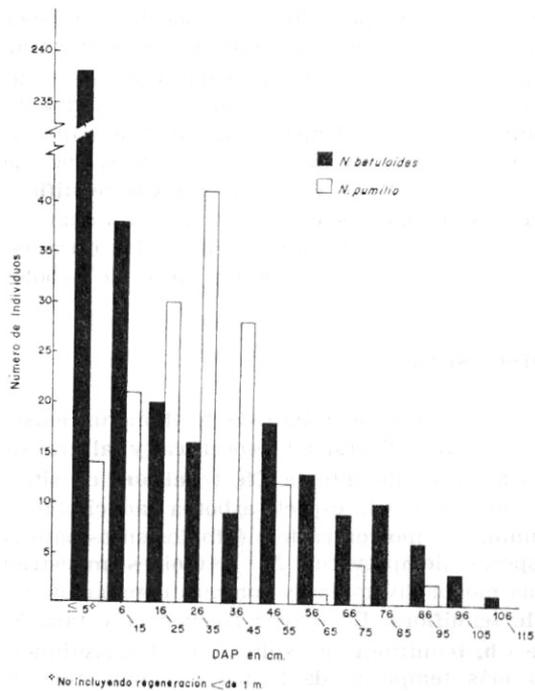


Fig. 3.— Número de árboles en diferentes clases diamétricas (DAP) en el bosque mixto de *Nothofagus*. Las mediciones se obtuvieron en cinco rodales; no se incluyeron las plantas menores de 1 m.

escoria y toba. Al no producirse alteraciones *N. betuloides* tiende a reemplazar al *N. pumilio*. La regeneración de los árboles caducifolios en el bosque mixto seguramente depende de la formación de espacios abiertos en el dosel por efecto del viento y hechos catastróficos como la acumulación de escoria volcánica, y devastación causada por avalanchas de nieve. La sucesión y regeneración forestal bajo la influencia de estos eventos catastróficos se discute en Veblen, Ashton, Schlegel, y Veblen (1977).

En el contexto de la sucesión desde un bosque mixto a uno predominantemente siempreverde, la dominancia de *Ch. tenuiflora* en el sotobosque debería incrementar a medida que la sucesión avanza. Puede ser que incremente hasta tal punto que la regeneración de *N. betuloides* se deteriore seriamente. Este impedimento a la regeneración arbórea continuaría hasta que *Ch. tenuiflora* florezca y muera. Lamentablemente no se conoce la edad a la cual *Ch. tenuiflora* florece aún cuando se supone que sea un período de por lo menos 10 años y probablemente mucho mayor. De este modo en sitios que no han sido mayormente afectados por catástrofes naturales, la regeneración del

bosque mixto de *Nothofagus* estaría estrechamente relacionado con el ciclo vital de *Ch. tenuiflora*.

Aún cuando el bosque mixto de *Nothofagus* de Antillanca comparte más de una docena de géneros y muchas especies con el bosque de *N. betuloides* - *N. pumilio* descrito por Pisano (1973) de lugares situados 1500 km más al sur, la ausencia de *Chusquea* spp. en esas latitudes australes indicaría que el sotobosque es bastante distinto. Por esta razón las conclusiones de este trabajo no pueden extenderse más allá de la distribución septentrional de los bosques mixtos de *N. betuloides* - *N. pumilio* (aproximadamente 40° 30' S a 45° S) en donde *Chusquea* spp. tiende a dominar en el sotobosque. Las relaciones encontradas en Antillanca entre cubiertas arbóreas deciduas y siempreverdes, longitud del período libre de cubierta de nieve, y la vegetación del sotobosque, probablemente son válidas para otros bosques mixtos de *Nothofagus* en la zona Sur de Chile o altitudes donde la persistencia de la cubierta de nieve es un factor ecológico importante.

Tales bosques mixtos incluyen las zonas de transición desde bosques dominados por *N. dombeyi* a bosques puros de *N. pumilio* en altitudes de 1000-1400 m desde aproximadamente la latitud 40° a 37° 30'. En esa zona de transición cerca del lago Nahuel Huapi, Argentina (a 70 km al este de Antillanca), Eskuche (1973) no observó nieve a mediados de noviembre bajo los rodales siempreverdes de *N. dombeyi*, mientras que los rodales adyacentes de *N. pumilio* todavía presentaban una gruesa capa de nieve. Lamentablemente no existe información accesible referente a la composición del sotobosque bajo esas dos especies en rodales mixtos. Al norte de la latitud 37° 30' S el límite superior del bosque se encuentra fuertemente afectado por la creciente aridez como también la temperatura y la longitud del período vegetativo (Schmithusen, 1960) lo cual probablemente alteraría las relaciones encontradas para el área de Antillanca. Desde 36° 45' a 40° 15' S el tipo forestal mixto de *Nothofagus* más extendido lo representa el de *N. dombeyi* y *N. alpina* ocurriendo a altitudes de 700-1100 m. Debido a la brevedad o ausencia de una cubierta de nieve a menos de 1000 m, las relaciones establecidas en Antillanca solamente tendrían validez cerca del límite altitudinal de este tipo. Además la presencia de un estrato arbóreo intermedio de *Laurelia philippiana* y *Saxegothea conspicua* tendería a opacar influencias que sobre el sotobosque ejercerían las especies de *Nothofagus* deciduas y siempreverdes.

Al tomar en cuenta la escasez de investiga-

Ciones relacionadas con la ecología de los bosques sudamericanos de *Nothofagus*, la posibilidad de una aplicación general de las conclusiones de este estudio solamente puede ser sugerida en forma tentativa. Los aspectos dinámicos de la distribución del sotobosque en estos bosques y especialmente la influencia de *Chusquea spp.* sobre la regeneración arbórea, tendrían que constituir el objetivo de futuras investigaciones a largo plazo.

AGRADECIMIENTOS

Por los análisis de suelos y de las muestras de hojarasca expresamos nuestros agradecimientos a los Sres. Carlos Castillo y R. Villa-

nueva del Instituto de Suelos Forestales de la Facultad de Ingeniería Forestal de la Universidad Austral de Chile. Por la comprobación de las identificaciones iniciales de las especies, agradecemos a los Drs. O. Matthei, C. Marticorena, M. Salgado y R. Rodríguez (Instituto de Botánica, Universidad de Concepción), Carlos Ramírez (Inst. Botánica, Universidad Austral), J. Engel (Chicago Field Museum) y M. Crosby (Missouri Botanical Garden). Agradecemos a la Corporación Nacional Forestal la autorización de llevar a cabo este estudio en el Parque Nacional Puyehue. El trabajo de terreno fue posible gracias al financiamiento de la Facultad de Ingeniería Forestal de la Universidad Austral de Chile y el Programa del Medio Ambiente Smithsonian-Peace Corps.

R E F E R E N C I A S

- ANDERSON, M.C.; 1964 a. Light relations of terrestrial plant communities and their measurement. **Biol. Rev.** 39, 425-86.
- , 1964 b. Studies of the woodland light climate. II Seasonal variation in the light climate. **J. Ecol.** 52, 643-63.
- ANONIMO; 1966. Clasificación preliminar del bosque nativo de Chile. Instituto Forestal, Santiago. **Informe Técnico** 27, Stgo.
- ASHTON, D.H.; 1975. Studies of litter In *Eucalyptus regnans* forest. **Aust. J. Bot.** 23, 413-33.
- BRADY, N.C.; 1974. The Nature and Properties of Soils. 8^o ed. MacMillan, New York.
- BRAY, J.R. & GORHAM, E.; 1964. Litter production in forests of the world. **Adv. Ecol. Res.** 2, 101-57.
- BURSCHEL, P., GALLEGOS, C., MARTINEZ, O., y MOLL, W.; 1976. Composición y dinámica de un bosque virgen mixto de raulí y coigüe. **Bosque** 1, 55-74.
- CASERTANO, L.; 1963. General characteristics of active Andean volcanoes and a summary of their activities during recent centuries. **Bull. Seismol. Soc. Amer.** 53, 1415-33.
- COOMBE, D.E.; 1957. The spectral composition of shade-light in woodlands. **J. Ecol.** 45, 823-30.
- CROCKER, R.L.; 1952. Soil genesis and the pedogenic factors. **Quart. Rev. Biol.** 27, 130-68.
- DAUBENMIRE, R.; 1968. **Plant Communities; A Textbook of Synecology.** Harper & Row, New York.
- ESKUCHE, U.; 1973. Estudios fitosociológicos en el norte de Patagonia. I Investigación de algunos factores de ambiente en comunidades de bosque y chaparral. **Phytocoenología** 1, 64-113.
- EVANS, G.C.; 1956. An area survey method of investigating the distributions of light intensity in woodland, with particular reference to sunflecks. **J. Ecol.** 44, 391-428.
- GEIGER, R.; 1965. **The Climate Near the Ground.** Harv. Univ. Press, Cambridge, Mass.
- GREIG-SMITH, P.; 1964. **Quantitative Plant Ecology.** 2^o ed. Butterworths, London.
- GRUBB, P.J., GREEN, H.E. & MERRIFIELD, R.C.J.; 1969. The ecology of chalk heath; its relevance to the calcicole-calcifuge and soil acidification problems. **J. Ecol.** 57, 175-212.
- HEUSSER, C.J.; 1966. Late-Pleistocene pollen diagrams from the Province of Llanquihue, Southern Chile. **Proc Am. Phil. Soc.** 110, 269-305.
- KITTREDGE, J.; 1948. **Forest Influences.** McGraw-Hill, New York.
- KRAJINA, V.J.; 1969. Ecology of forest trees in British Colombia. **Ecology of Western North America** 2, 1-146.
- LIETH, H. & ASHTON, D.H.; 1961. The light compensation points of some herbaceous plants inside and outside deciduous woods in Germany. **Can. J. Bot.** 39, 1255-59.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H.; 1974. **Aims and Methods of Vegetation Ecology.** John Willey & Sons, New York.
- MUELLER-USING, B.; 1973. Untersuchungen ueber die Verjuengung von *Nothofa-*

- gus alpina** (Poepp et Endl). Oerst. und ihre wichtigsten Begleltbaumarten in der chilenischen Anden-und Kuestenkordillere Diss. Forst. Fak. Univ. Muenchen.
- MUÑOZ, P.C.; 1966. **Sinopsis de la Flora Chilena**. 2^a ed. Ediciones Univ. Chile, Santiago.
- OBERDORFER, E.; 1960. **Pflanzensoziologische Studien in Chile. Ein Vergleich mit Europa**. J. Cramer. Weinheim.
- PERALTA, P.M.; 1975. Tipificación de algunos suelos en algunas formaciones botánicas de la Cordillera de los Andes. **Fac. Ciencias Forestales U. Chile. Bol. Tecn.** 31, 44-50
- PISANO, E.V.; 1973. Fitogeografía de la península de Brunswick, Magallanes. **An. Inst. Patagonia** 4, 141-206.
- PUTNEY, A.D.; 1970. Plan de manejo y desarrollo del Parque Nacional Puyehue. No publicado, Corp. Nac. Forestal, Osorno.
- ROBINSON, R.K.; 1972. Importance of soil toxicity in relation to stability of plant communities. **The Scientific Management of Animal and Plant Communities**. (Ed. por E. Duffy & A.S. Watt), pp. 105-14. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- ROSENFELD S., J.; 1972. Desarrollo de la regeneración de raulí (**Nothofagus alpina**) y coigüe (**Notofagus dombeyi**) bajo diferentes grados de luminosidad. Tesis Univ. Austral de Chile. Valdivia.
- SCHMITHÜSEN, J.; 1960. Die Nadelholzer in den Waldgesellschaften der sudlichen Anden. **Vegetatio** 9, 313-27.
- SUTTON, C.S.; 1928. A sketch of the vegetation of the Cradle Mountains Tasmania. **Proc. Roy. Soc. Tasmania**, 132-59.
- TANSLEY, A.G.; 1948. **The British Islands and their Vegetation**. University Press. Cambridge.
- THOMASSON, K.; 1963. Araucarian Lakes. Plankton studies in north Patagonia, with notes on terrestrial vegetation. **Acta Phytogeogr. Suecica**. 47.
- VEBLEN, T.T., ASHTON, D.H., SCHLEGEL, F.M. & VEBLEN, A.T.; 1977. Plant succession in a timberline depressed by vulcanism in south-central Chile. **J. of Biogeography** 4, 275-294.
- WATT, A.S.; 1934. The vegetation of the Chiltern Hills with special reference to the beechwoods and their seral relationship. **J. Ecol.** 22, 230-70, 445-507.
- WRIGHT, C. & MELLA, A.; 1963. Modifications to the soil pattern of south-central Chile resulting from seismic and associated phenomena during the period May to August 1960. **Bull. Seismol. Soc. Amer.** 53, 1367-1402.
- ZINKE, P.J.; 1962. Pattern of influence of individual trees on soil properties. **Ecology** 43, 130-33.