

**ALTERACION NATURAL Y DINAMICA REGENERATIVA DE LAS ESPECIES CHILENAS DE
NOTHOFAGUS DE LA REGION DE LOS LAGOS**

Natural Disturbance and Regeneration of *Nothofagus* species in the Chilean Lake District

C.D.O.: 231

Thomas T. VEBLEN¹ Claudio DONOSO²

¹ Department of Geography, University of Colorado, Boulder, Co 80304, EE.UU.

² Instituto de Silvicultura, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile.

SUMMARY

Although natural disturbances play important roles in the regeneration of the common *Nothofagus* species of the Chilean Lake District (*N. dombeyi*, *N. obliqua*, *N. alpina*, and *N. pumilio*), significant differences exist among these species in regard to regeneration patterns. For each species, modes of regeneration are interpreted from the evidence of population age structure, tree spatial patterns, and other attributes of stand structure. Differences in modes of regeneration are discussed in relation to differences in the ecophysiological characteristics of the *Nothofagus* spp. and variation in the role of competition from associated tree species and bamboos. For the *Nothofagus* species occurring at low to mid-elevations, abundant regeneration is dependent on large-scale disturbances such as volcanic ash deposition, landslides, fire, and windstorms which devastate entire stands. In contrast, *N. pumilio* regenerates abundantly following both large-scale disturbances and small-scale disturbance in the form of individual treefalls. The need for quantifying the disturbance regimes of the habitats in which these species occur is emphasized.

RESUMEN

Aunque las alteraciones naturales juegan importantes roles en la regeneración de las especies de *Nothofagus* más comunes, especialmente en relación con aquellas de la Región de Los Lagos (*N. dombeyi*, *N. obliqua*, *N. alpina* y *N. pumilio*), existen diferencias significativas entre ellas en cuanto a estrategias de regeneración. Para cada especie, las formas de regeneración

se interpretan mediante la estructura de edades de la población, el tipo de distribución espacial de los árboles y otras características de la estructura del rodal. Se discuten las diferencias entre las estrategias regenerativas de las especies, en relación con diferencias en las características ecofisiológicas de las especies de *Nothofagus* y con variaciones en el rol de la competencia ejercida por especies arbóreas asociadas a los bambúes. Para las especies de *Nothofagus* de áreas bajas y de media latitud, la regeneración en abundancia depende de alteraciones a gran escala, tales como depositación de ceniza volcánica, deslizamientos de tierra, incendios y tormentas de viento que destruyen rodales completos. En contraste, *N. pumilio* regenera abundantemente tanto después de alteraciones a gran escala, como a pequeña escala en la forma de caídas de árboles individuales. Se enfatiza la necesidad de cuantificar el régimen de alteración de los hábitats en que crecen estas especies.

INTRODUCCION

El énfasis de esta revisión será puesto en la dinámica de los bosques nativos con *Nothofagus*, de la X Región. Sin embargo, es conveniente echar una mirada en esta introducción a los esfuerzos realizados para obtener este tipo de información en los bosques chilenos con *Nothofagus* en general.

Antes de 1975, la investigación ecológica en los bosques nativos se concentraba en su fitosociología y clasificación (Schmithüsen, 1956; Oberdorfer, 1960). Otro tipo de investigación ecológica fue aquel realizado por Weimberger

(1973), sobre distribución de las especies en relación con las variables climáticas, y el trabajo de Müller-Using (1973) sobre estructura y luminosidad de rodales vírgenes y explotados. El primer trabajo publicado sobre una interpretación de la dinámica regenerativa de bosques, en este caso de la Región de los Lagos, fue aquel de Brun (1975) basado en un inventario forestal de la provincia de Valdivia, realizado en 1952. También durante 1975, Urzúa publica una tesis de grado en que interpreta la dinámica regenerativa del bosque andino mediterráneo de *N. glauca*, a través del esquema de etapas o fases de desarrollo cíclicas definidas originalmente por Watt (1947).

Burschel *et al.* (1976), analizan la regeneración de bosques del tipo Coigüe - Raulí - Tepa estudiando su estructura y la producción de semillas y establecimiento de plantas. Schmidt (1977), efectuó indirectamente un análisis de la regeneración de *N. pumilio*, al estudiar los bosques de *Araucaria araucana*, empleando el modelo cíclico señalado anteriormente; más tarde Schmidt y Urzúa (1982) publican un trabajo bajo el mismo modelo en cuanto a la regeneración de Lenga en Magallanes.

Sin embargo, previamente, Veblén y colaboradores habían analizado la dinámica de bosques de *N. pumilio* puros y mixtos, desde un punto de vista diferente, en que se consideran los factores alogénicos en interacción con los autogénicos. (Veblén *et al.*, 1977. 1979a y 1979b; Veblén, 1979; Veblén *et al.*, 1981).

Como primer producto de investigaciones iniciadas en 1975 en la dinámica de los bosques de la Región de los Lagos surge la publicación de Veblén y Ashton (1978) en que se presenta la hipótesis que relaciona la regeneración de los *Nothofagus* a alteraciones o perturbaciones periódicas naturales a gran escala.

Después de 10 años de trabajo en esta línea, deseamos presentar una revisión del estado actual de la hipótesis tras dos objetivos específicos: 1) explicar y clarificar la hipótesis indicando sus limitaciones, y 2) describir el marco conceptual apropiado para futuros estudios en dinámica de bosques del sur de Chile. El término dinámica de bosque debe entenderse tanto como el proceso de cambios de la composición y estructura del rodal en una sucesión, como el proceso de regeneración en bosques en equilibrio donde está operando el autoreemplazo de

las especies (Oliver, 1982).

LA HIPOTESIS

La hipótesis establecida por Veblén y Ashton (1978) señala que en las altitudes medias y bajas de la Cordillera de Los Andes Sur Central de Chile, es decir, bajo los 1.000 m.s.n.m., las asociaciones forestales dominadas por *Nothofagus* representan etapas sucesionales derivadas de una larga historia de fenómenos catastróficos, los que impiden el reemplazo de los *Nothofagus* por especies tolerantes, tales como *Aextoxicon punctatum* en las áreas de bajas altitudes y *Laurelia philippiana* en las altitudes medias; en ausencia de tales alteraciones exógenas a gran escala las especies tolerantes reemplazarían finalmente a las especies relativamente intolerantes *Nothofagus obliqua*, *N. dombeyi* y *N. alpina*. La hipótesis se formuló para los tipos forestales Roble-Raulí-Tepa que se desarrollan principalmente en las bajas y medias altitudes de la Cordillera de Los Andes (Donoso, 1981). Las especies de *Nothofagus* alcanzan generalmente edades sobre 400 años y las alteraciones a gran escala son frecuentes en la región, razón por la que no ha habido suficiente tiempo para que las especies tolerantes alcancen a constituir comunidades climax en áreas extensas.

El término "alteración" o "perturbación" se refiere, en nuestra terminología, a cualquier suceso discreto que destruye a todas o parte de las plantas que ocupan el sitio, liberando como consecuencia de ello recursos del medio como nutrientes, luz y humedad, que pueden ser utilizados por las plantas sobrevivientes o por nuevos colonizadores. Ello es particularmente cierto en las condiciones de suelos ricos originados en trumaos, como es el caso de la Región de los Lagos andina.

El término "fenómeno catastrófico" se refiere a alteraciones de origen exógeno derivadas de factores alogénicos, tales como deslizamientos de tierra o erupciones volcánicas, que afectan por lo menos a un cuarto de hectárea, independientemente de la frecuencia con que puedan ocurrir (Harper, 1977). En contraste, las alteraciones endógenas, derivadas de factores autogénicos, es decir, originados internamente en la comunidad vegetal, tales como la formación de claros por caída de árboles senescentes, se producen en superficies reducidas, generalmente en bosques maduros.

Las caídas de los árboles se producen frecuentemente en los bosques maduros, mientras que las caídas masivas por temporales o golpes de viento son sucesos poco frecuentes. Sin embargo, existe una clase de alteración endógena a gran escala potencialmente importante, cual es la floración sincrónica seguida de muerte masiva de las especies de sotobosque *Chusquea spp.* (Veblen, 1982).

ORIGEN DE LA HIPOTESIS Y SU APLICACION A LOS BOSQUES DE LOS TIPOS FORESTALES ROBLE - RAULI - COIGUE y COIGUE - RAULI - TEPA

La única interpretación de la dinámica regenerativa de los bosques de la Región de Los Lagos, al momento de iniciarse nuestro trabajo en 1975, fue aquella de Brun (1975) que sugiere que las especies de *Nothofagus* regeneran en los claros dejados por la muerte de las especies tolerantes de vida corta. Ello no es demostrado mediante ningún ejemplo de terreno y se deja de lado la importancia de las alteraciones exógenas.

Los elementos claves que condujeron a la formulación de nuestra hipótesis fueron: 1) La constatación en terreno y en los inventarios forestales de que las especies de *Nothofagus* estaban representadas generalmente por grandes árboles y que los árboles jóvenes o de diámetros pequeños eran muy escasos. 2) La verificación de la abundancia de plántulas y brinzales de *Nothofagus* en los deslizamientos de tierra originados por el terremoto de 1960 en la Cordillera de Los Andes. Estos elementos y los primeros viajes a terreno sirvieron para sustentar la hipótesis en 3 tipos de evidencia (Veblen y Ashton, 1978): 1) La frecuencia histórica de alteraciones exógenas de gran escala, derivadas de numerosos terremotos que desencadenaron extensos deslizamientos de tierra (1575, 1737, 1837, 1907, 1960), así como de lluvias de cenizas e incendios naturales asociados con erupciones volcánicas, y también tormentas de viento que de distintas maneras alteraron masivamente a la vegetación y que representan una frecuencia relativamente alta en relación con la longevidad de los *Nothofagus* (Veblen *et al.*, 1980, 1981). 2) La colonización de sitios alterados por deslizamientos de tierra efectuada con gran rapidez por *Nothofagus obliqua*, junta a *Eucryphia cordifolia* y *Weinmannia trichosperma* en áreas de altitudes bajas y por *N. alpina* y *N. dombeyi* en

áreas de altitudes medias. Por el contrario, las especies tolerantes generalmente no se encontraban presentes en estos sitios. 3) La verificación cuantitativa y gráfica de que la estructura típica de estos bosques estaba caracterizada por pocos individuos de grandes diámetros de las especies de *Nothofagus* y por abundantes individuos de todas las clases de tamaño de las especies tolerantes a la sombra.

El estudio en terreno en los distintos tipos de bosques, desde las altitudes bajas hasta los bosques subalpinos, se basó en el análisis de la estructura de edades y de tamaños de los árboles en los rodales, de la variación de la intensidad luminosa bajo el dosel de los árboles y en los claros del bosque, de la distribución espacial de los árboles y de su regeneración y de la estructura del sotobosque, especialmente de *Chusquea spp.* En los escasos bosques inalterados de baja altitud originados especialmente por incendios anteriores a la colonización europea (Donoso, 1983), *N. obliqua* y en menor grado *Eucryphia cordifolia* están representados principalmente por grandes y viejos árboles, asociados a poblaciones multietáneas de *Aextoxicon punctatum*, *Laurelia sempervirens* y *Persea lingue*, que regeneran especialmente bajo los claros creados por caídas de árboles viejos (Fig.1) (Veblen *et al.*, 1979).

En las altitudes medias los rodales inalterados maduros son más abundantes. Ellos se caracterizan por grandes individuos emergentes de *Nothofagus dombeyi* y de *N. alpina* con muy escasos o ningún individuo menor de 70 cm. de diámetro, especialmente de *N. dombeyi*, y por abundantes poblaciones de *Laurelia philipianna*, *Saxegothea conspicua* y *Dasyphyllum diacanthoides* (Fig. 2) (Veblen *et al.*, 1980, 1981). Particularmente *N. dombeyi* es incapaz de alcanzar los doseles superiores debido a que, aun en claros tan amplios como 1000m², el desarrollo de sus plántulas es inhibido por *Chusquea culeou* y por retoños de *Laurelia philipianna* (Veblen *et al.*, 1981).

Con baja frecuencia *N. dombeyi* alcanza mayores alturas en el dosel del bosque inalterado cuando sus plántulas logran establecerse en claros provocados por caída de árboles y, especialmente sobre los troncos caídos, donde evitan la competencia de Colihue y *Laurelia philipianna* (Veblen *et al.*, 1981). Veblen (1985) mostró a través de un inventario de claros en el bosque

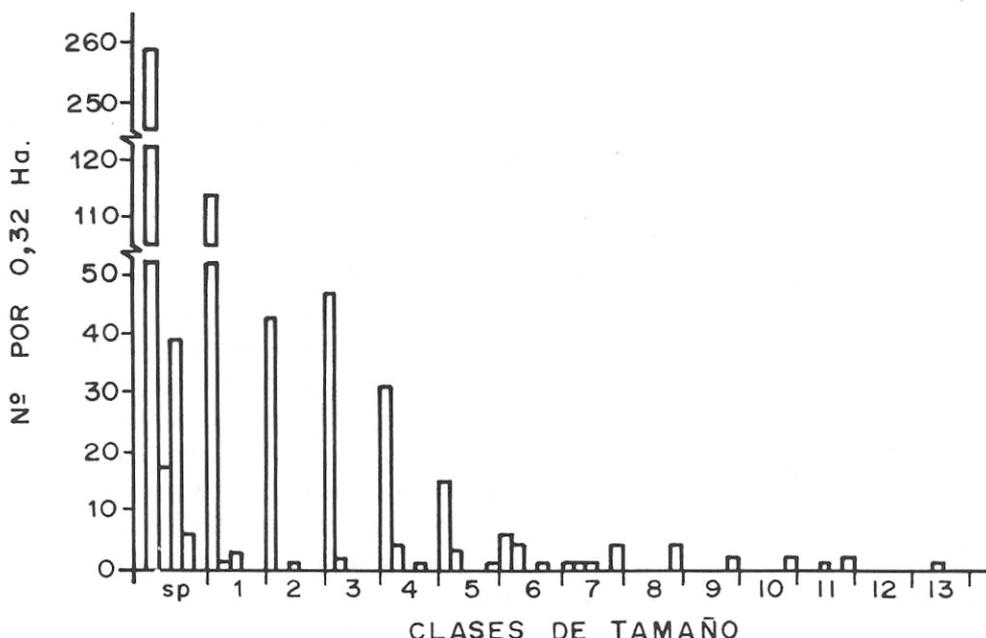


Fig. 1: Diagrama de estructura de tamaño de un rodal de un remanente original de la asociación Roble-Laurel-Lingue en la Cordillera de Los Andes de la Región de los Lagos. Las clases de tamaño usadas son (sp.) para árboles <5 cm. en dap, pero por lo menos de 2 m. de altura, y 1-13 para árboles en clases de 10 cm. dap, empezando a 5 cm.

Aextoxicon punctatum,
 Persea lingue,
 Eucryphia cordifolia,
 Laurelia Sempervirens,
 y *Nothofagus obliqua*.

Size structure diagram for a relict stand belonging to the Roble-Laurel-Lingue association in the Andes Mountains of the Lake Region. The size classes used are (sp.) for trees 25 cm. dbh but at least 2 m tall, and 1 - 13 for trees in 10 cm. dbh classes beginning at 5 cm.

producidos por caída de árboles (Horn, 1975) que *N. dombeyi* no es capaz de establecer su regeneración y mantener su actual abundancia sobre la base de la creación de claros de 120 a 1.500 m² en el bosque, en cambio sí puede establecerse en conjunto con Bambú y otras especies cuando se producen grandes claros derivados de golpes de viento o turbulencias en el bosque; de este modo, cuando la alteración exógena es de origen geológico (deslizamientos y depositaciones de cenizas volcánicas), el resultado es un rodal puro de *Nothofagus*, mientras que en el caso de caídas de árboles masivas por golpes de viento, el rodal que se desarrolla es, generalmente una mezcla de *Nothofagus* con árboles tolerantes a la sombra. Ello fue también postulado por Uebelhör (1984), quien se equivoca al señalar que nosotros no incluimos los efectos de claros provocados por viento en nuestra hipótesis sobre regeneración de *Nothofagus* (Veblén *et al.*, 1979, 1980, 1981).

Plántulas y árboles jóvenes de *Nothofagus alpina* se presentan con más frecuencia que *N. dombeyi* en claros del bosque, pero en general faltan o son muy escasos los individuos de tama-

ños intermedios (10 a 40 cm. de diámetro) (Fig. 2). Los rodales de *N. alpina* se desarrollan preferentemente después de alteraciones en grandes superficies, sin embargo, la especie tiene mayor habilidad que *N. dombeyi* para establecerse también en claros pequeños, lo que es consistente con las investigaciones de Müller-Using y Schlegel (1981) y de Read y Hill (1985), que demuestran que *N. alpina* es claramente más tolerante a la sombra que *N. obliqua* y *N. dombeyi*.

EL CASO DE LOS BOSQUES DE NOTHOFAGUS PUMILIO EN LA REGION DE LOS LAGOS Y EN LA REGION DE COYHAIQUE

En la Cordillera de Los Andes de la Región de los Lagos, por sobre los 1100 m. y hasta los 1400 m.s.n.m., domina el tipo forestal Lenga (Donoso, 1981), que constituye el límite altitudinal arbóreo.

Este tipo está asociado en su rango altitudinal más bajo con *N. dombeyi* en el sector norte y con *N. betuloides* hacia el sur; a medida que se asciende en altitud el tipo se irá transformando en bosque puro de *N. pumilio*. Luego se

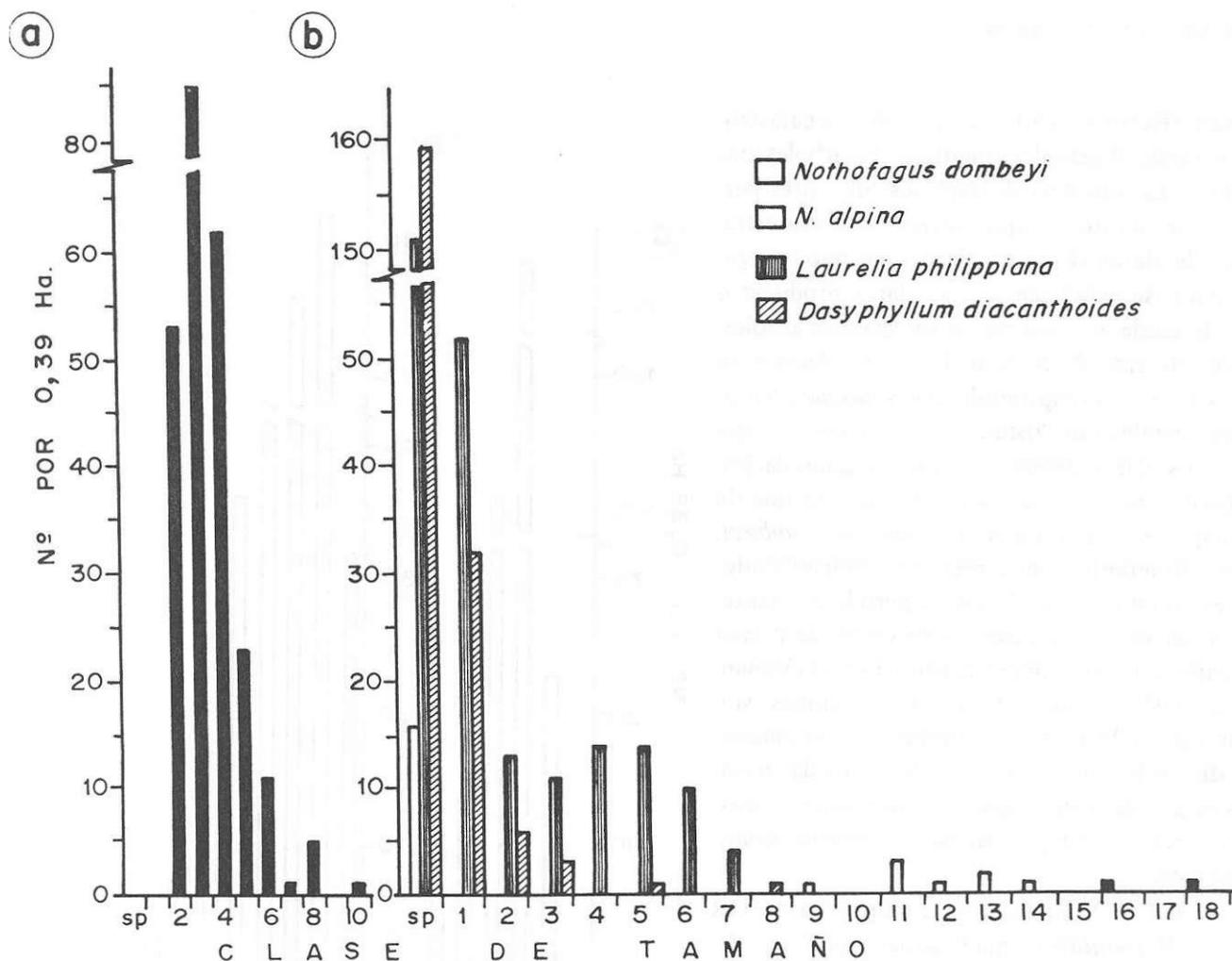


Fig. 2: Diagrama de estructura de tamaños de a) Un rodal joven de *N. dombeyi* (Cordillera de los Andes de Valdivia), que se encuentra en estado puro como consecuencia de haber colonizado un área alterada por una catástrofe natural hace 60 - 80 años, b) Un rodal maduro de tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa (Cordillera de Los Andes de Valdivia). Las clases de tamaño usadas son (sp.) para árboles <5 cm. dap, pero por lo menos de 2 m. de altura, y 1 - 18 para árboles en clases de 10 cm. dap, desde 5 a 185 cm. dap.

Tree size structure for a) A young pure stand of N. dombeyi (Andes Mountains of Valdivia) after colonization of a large disturbed area 60 - 80 years ago. b) An old Coigüe-Raulí-Tepa stand (Andes Mountains of Valdivia). The size classes used are (sp) for trees 5 cm. dbh but at least 2 m tall, and 1-18 for trees in 10 cm. dbh classes from 5 cm. to 185 cm. dbh.

achaparra y hacia el límite altitudinal se transforma en krummholz (Veblen *et al.*, 1977a; Donoso, 1981).

En el límite vegetacional, donde se desarrolla el krummholz, *N. antarctica* coloniza los sitios donde se producen avalanchas y depositación de escoria. En la medida que el sitio se hace más estable *N. pumilio* se introduce y tiende a dominar el krummholz (Veblen *et al.*, 1977a).

Los bosques puros de lenga ubicados algo más abajo que el krummholz presentan un mosaico de rodales coetáneos originados generalmente por avalanchas de nieve que destruyen el rodal viejo originando un área alterada donde *N.*

pumilio invade masiva y densamente.

A medida que los bosques coetáneos maduran se produce un autoraleo con caída de árboles, que deja claros que permiten el establecimiento de alguna regeneración, lo que origina una distribución más heterogénea de clases de tamaño (Fig. 3) (Veblen *et al.*, 1981). En este caso hay una clara combinación de factores alógenos y autógenos en la dinámica de bosques.

Al descender en altitud *N. pumilio* forma bosques mixtos con *N. dombeyi* en la Cordillera de Los Andes de Valdivia. En estos rodales, ubicados en depositaciones volcánicas antiguas en sitios de poca pendiente en general, no se ob-

servan efectos recientes de fenómenos catastróficos desde el establecimiento de los árboles más viejos. La ausencia de especies tolerantes permite que en estos bosques se desarrolle una estrategia de claros (Fase de claros), en que la regeneración se establece en los claros producidos por la caída y muerte de los grandes árboles. Especialmente *N. pumilio* logra establecerse en estos huecos, compitiendo con *Chusquea tenuiflora*, bambú que disminuye en tamaño y vigor en estos claros debido a la mayor acumulación y permanencia de la nieve en ellos, lo que da ventaja competitiva a *N. pumilio*. *N. dombeyi*, más intolerante, tiene menores probabilidades de éxito en esas condiciones, pero logra mantenerse en el sitio creciendo en claros de mayor tamaño y sobre troncos caídos (Fig. 4) (Veblén *et al.*, 1979b, 1981). En estas condiciones estarían operando factores endógenos en la dinámica de los bosques, aun cuando las caídas masivas de árboles viejos, que forman grandes claros, son determinadas por un factor exógeno, como es el viento.

Al sur de Valdivia por la Cordillera de Los Andes *N. pumilio* forma bosques mixtos con *N. betuloides*. El mismo tipo de asociación, pero con claras diferencias en el sotobosque, se encuentra en las áreas de Coyhaique y Magallanes. En la Cordillera de Los Andes se observa que se originan bosques multietáneos de *N. pumilio* y *N. betuloides*, constituidos por un mosaico de rodales coetáneos de distintas edades originados por alteraciones masivas exógenas ocurridas en diferentes tiempos. Cuando los bosques mixtos se desarrollan sin alteraciones, por largo tiempo, el desarrollo de la regeneración y la estructura alcanzada por los rodales sugieren que *N. betuloides* está reemplazando a *N. pumilio* (Fig. 5). Es decir, *N. betuloides*, al revés que *N. dombeyi* tendría un comportamiento de mayor tolerancia a la sombra que *N. pumilio* (Veblén *et al.*, 1977b; Veblén, 1979). La regeneración de *Nothofagus* falla también en estos bosques por la abundancia de *Chusquea tenuiflora*, situación que continuará hasta que se produzca la floración y muerte del bambú. La dinámica regenerativa de ambas especies de *Nothofagus* en la zona de Coyhaique es esencialmente similar a la analizada en los Andes Sur Centrales, salvo por una diferente composición de sotobosque, que no afecta a la regeneración (Schlegel *et al.*, 1979).

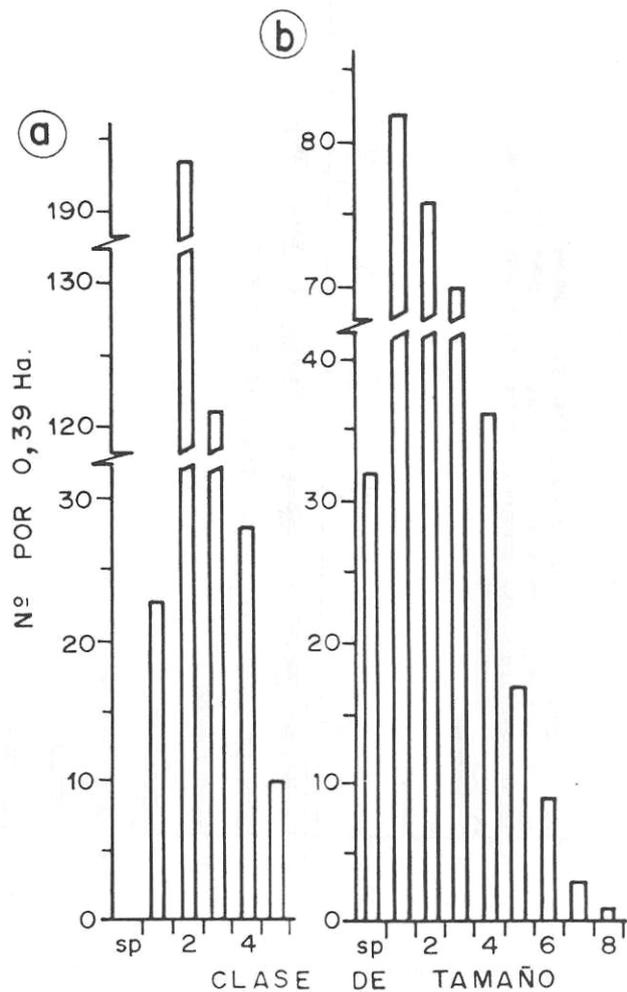


Fig. 3: Diagrama de estructura de tamaños de rodales de *N. pumilio* puros en Cordillera de los Andes en Valdivia, donde se aprecia un tipo de rodal coetáneo derivado de un fenómeno catastrófico (a) y un rodal maduro donde la caída de árboles senescentes produce claros donde se establece regeneración. Las clases de tamaño usadas son sp. para árboles <5 cm. dap, pero por lo menos de 2 m. de altura y 1-8 para árboles en claros de 10 cm. dap, desde 5 a 85 cm. dap.

Tree size structure diagrams for pure N. pumilio stands in the Andes Mountains, where an evenaged stand derived from a catastrophic phenomenon (a) and an old stand where senescent trees downfall produce gaps where regeneration is established (b) are appreciated. The size classes used are sp for trees 5 cm. dbh but at least 2 m tall, and 1 - 8 por trees in 10 cm. dbh classes, from 5 cm. to 85 cm. dbh.

UN MARCO CONCEPTUAL PARA LA INVESTIGACION DE LA DINAMICA DE LA VEGETACION

La alteración natural, como un factor de la

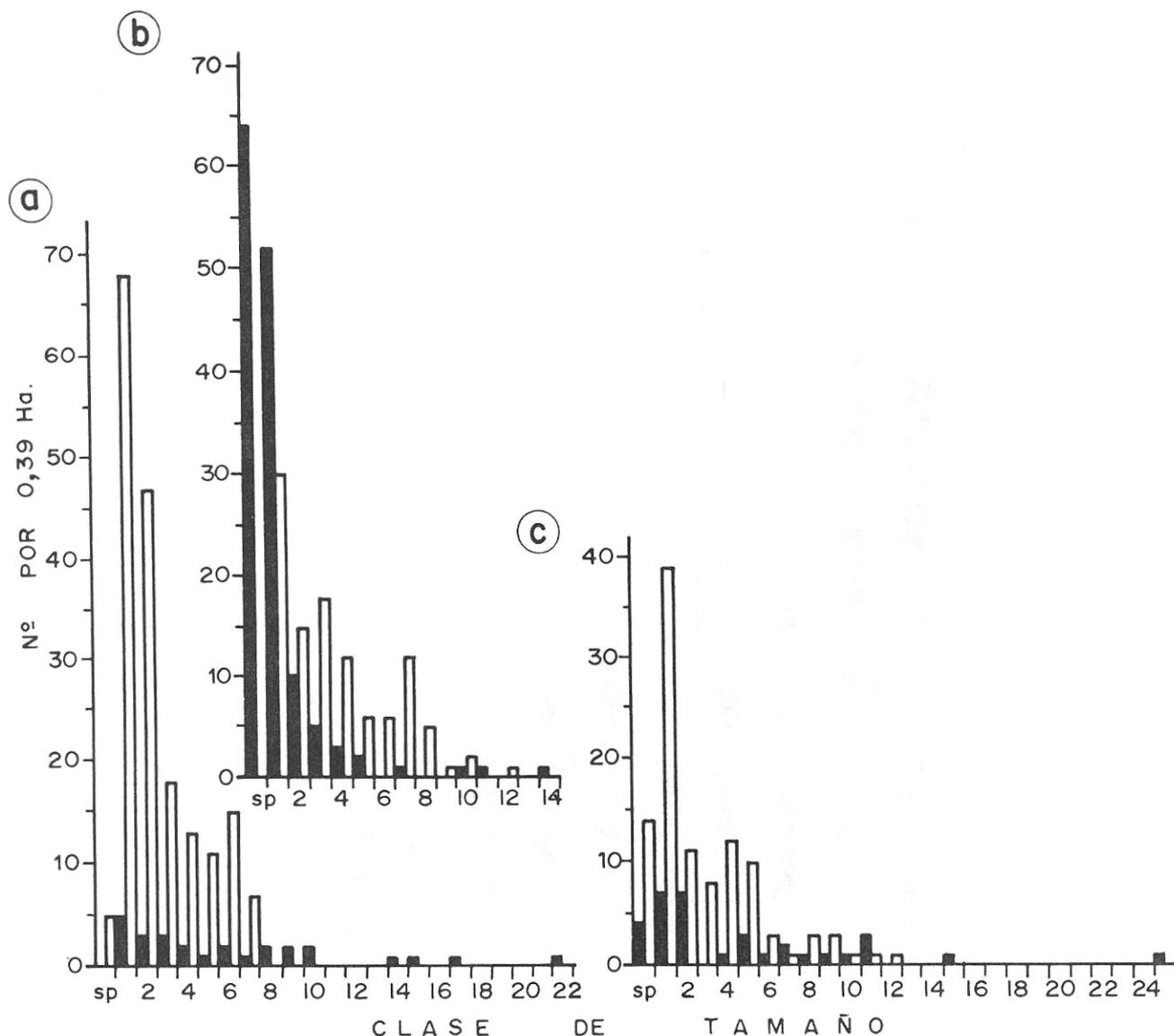


Fig. 4: Diagrama de estructura de tamaño de rodales de *N. pumilio*-*N. dombeyi* en la Cordillera de Los Andes de Valdivia, donde se aprecia que ambas especies, pero en especial *N. pumilio*, son capaces de establecer regeneración manteniendo una estructura heteroetánea del bosque. Las clases de edad son sp. para árboles <5 cm. dap, pero al menos de 2 m. de altura, y 1-25 para árboles en clases de dap de 10 cm., desde 5 a 235 cm. dap. Columnas sólidas : *N. dombeyi*; columnas punteadas: *N. pumilio*.

Tree size structure diagrams for N. pumilio - N. dombeyi stands in the Andes Mountains of Valdivia, where it is appreciated that both species, but mainly N. pumilio are able to establish regeneration maintaining an unevenaged structure of the forest. The size classes used are sp for trees 5 cm. dbh but at least 2 m. tall, and 1 - 25 for trees in 10 cm. dbh classes, from 5 cm. to 255 cm. dbh; solid columns: N. dombeyi; stippled columns: N. pumilio.

dinámica de las comunidades, ha sido tradicionalmente visualizada sólo como un mecanismo dentro de la marcha sucesional inexorable hacia el equilibrio (Drury y Nisbet, 1971; White y Pickett, 1979), pero no ha sido incorporada *per se* a las teorías de la dinámica de comunidades (White, 1974; West *et al.*, 1981). Sin embargo, los modelos de sucesión basados en la estabilidad del sitio en el largo plazo están siendo reemplazados por una concepción "cinética" (Drury y

Nisbet, 1971; Veblen *et al.*, 1981), que considera normal la inestabilidad del sitio y de la vegetación asociada (Noble y Slatyer, 1980; Oliver, 1981; Pickett y White, 1985).

Para analizar las características y consecuencias de la alteración sobre la dinámica de la comunidad ha surgido un marco conceptual que contiene dos ideas fundamentales. En primer lugar, el concepto de "dinámica de mosaico" se refiere al hecho de que la fisonomía de la vege-

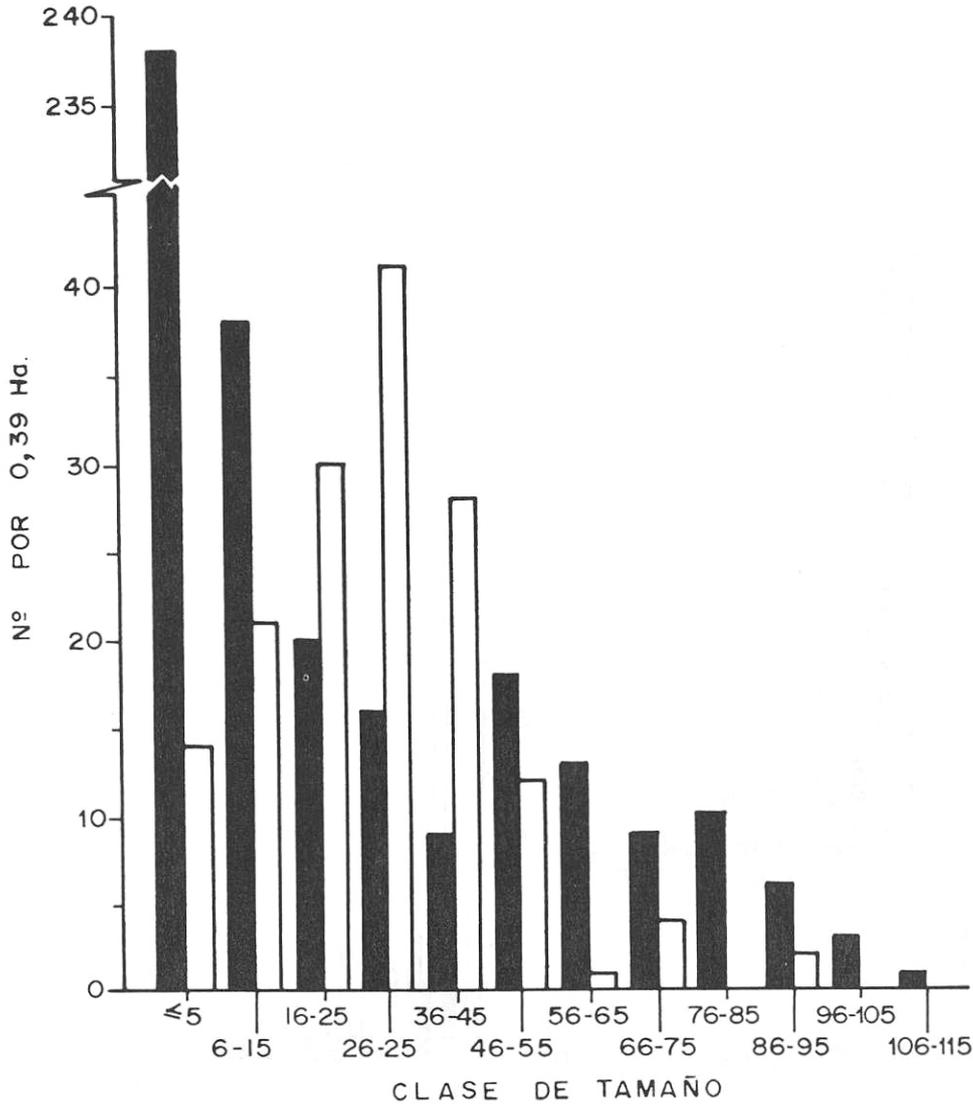


Fig. 5: Número de árboles de diferentes clases de tamaño de rodales mixtos de *N. pumilio*-*N. betuloides*. Las barras sólidas corresponden a *N. betuloides*.

*Numbers of trees of different size classes for mixed *N. pumilio* - *N. betuloides* stands. Solid columns belong to *N. betuloides*.*

tación como paisaje consiste a menudo en mosaicos o manchones de vegetación de distinta composición y estructura, que se originan tanto como consecuencia de la distribución de las especies, que responden de diferentes maneras a la disponibilidad de recursos derivada de alteraciones del medio ambiente y de perturbaciones relativamente pequeñas, como incendios o caídas de árboles provocadas por vientos que originan áreas que se encuentran en diferentes etapas de recuperación después de la alteración.

El segundo concepto es el de "régimen de alteración o perturbación", que suministra el punto de partida para la incorporación eventual de

la alteración en una teoría coherente de la dinámica de comunidad. Los descriptores apropiados del régimen de alteración de un hábitat particular incluyen (Paine y Levin, 1981; White y Pickett, 1985): 1) clase o tipo de alteraciones (p. ej., incendio, deslizamiento de tierra, etc.); 2) distribución espacial de cada tipo de perturbación en relación con los gradientes medioambientales; 3) frecuencia de cada tipo de perturbación (promedio de sucesos por período de tiempo); 4) intervalo de recurrencia para cada tipo de alteración (promedio de años entre cada suceso); 5) predictabilidad de cada tipo de alteración (el inverso de la varianza de la frecuen-

cia); 6) tamaño del área alterada por cada suceso; y 7) magnitud de cada perturbación (ya sea intensidad del suceso o severidad de su impacto).

Se ha entregado ya alguna información preliminar en relación con estos descriptores del régimen de alteración (Veblen y Ashton, 1978; Veblen, 1985), sin embargo se requiere mucha y más precisa información para cada tipo forestal o macrotipo de hábitat del sur de Chile para lograr claras explicaciones sobre la estructura de la vegetación y el paisaje de esa región. Para lograr una buena comprensión se requiere, además de la información sobre los grandes sucesos de perturbación, investigar sobre los roles del fuego, del viento y de las plagas y pestes sobre la dinámica de la vegetación.

Con ello se sugiere una línea de investigación complementaria y no sustitutiva de la dinámica de poblaciones, de la clasificación y ordenación y de la ecofisiología.

BIBLIOGRAFIA

- BRUN, R. 1975. "Estructura y potencialidad de distintos tipos de bosque nativo en el sur de Chile". *Bosque* 1: 6-17.
- BURSCHEL, N. P.; GALLEGOS G.; O. MARTINEZ M. y W. MOL. 1976. "Composición y dinámica regenerativa de un bosque virgen mixto de Raulí y Coigüe". *Bosque* 1: 55-74.
- DONOSO Z.C. 1981. *Tipos forestales de los bosques nativos de Chile*. Corp. Nac. For., Santiago, Chile.
- DONOSO Z.C. 1983. "Modificaciones del paisaje forestal chileno a lo largo de la historia". En: *Primer Encuentro Científico sobre el Medio Ambiente Chileno*. Vol. I: 109-113.
- DRURY, W.H. y I.C.T. NISBET. 1971. "Inter-relationship between developmental models in geomorphology, plant ecology, and animal ecology". *Gen. Syst.* 16: 57-68.
- HARPER, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York.
- HORN, H.S. 1975. "Markovian properties of forest succession". In M.L. CODY and J.M. DIAMOND (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard Univ. Press. Cambridge, pp. 196-211.
- MULLER-USING, B. 1973. *Untersuchungen über die Verjüngung von Nothofagus alpina (Poepp. et Endl.) Oerst. und ihrer wichtigsten Begleitbaumarten in der chilenischen Anden-und Küsten-Kordillere*. Thesis, Univ. of Munich.
- MULLER-USING; B. SCHLEGEL. 1981. "The development of seedlings of Chilean *Nothofagus* species in a shaded area". *Plant Research and Development*. Vol. 13: 52-84.
- NOBLE, I.R. y R.O. SLATYER. 1980. "The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances". *Vegetatio* 43: 5-21.
- OLBERDORFER, E. 1960. *Pflanzensoziologische Studien in Chile - Ein Vergleich mit Europa*. Cramer, Weinheim.
- OLIVER, C.D. 1981. "Forest development in North America following major disturbances". *For. Ecol. Managem.* 3: 153-168.
- OLIVER, C.D. 1982. "Stand development - its uses and methods of study". In J.E. MEANS (ed.) *Forest Succession and Stand Development Research in the Northwest*. Oregon State Univ. Press, Corvallis, pp. 100-111.
- PAINE, R.T. y S.A. LEVIN. 1981. "Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern". *Ecol. Monogr.* 51:145-178.
- PICKETT, S.T.A. y P.S. WHITE. 1985. "Patch dynamics: a synthesis". In S.T.A. PICKETT and P.S. WHITE (eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, N. Y., pp. 371-384.
- READ, J. y R.S. HILL. 1985. "Photosynthetic responses to light of Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rainforest dynamics". *New. Phytol.* 101:731-742.
- SCHLEGEL, F.; T.T. VEBLEN y B. ESCOBAR. 1979. *Estudio ecológico de la estructura, composición, semillación y regeneración del bosque de Lenga (N. pumilio) XI Región*. Informe de Convenio N° 8 Proyectos Serplac con CONAF XI Región -Universidad Austral de Chile, 40 pp.
- SCHMIDT, H. 1977. "Dinámica de un bosque virgen de Araucaria-Lenga (Chile)". *Bosque* 2(1): 3-11.
- SCHMIDT, H. y A. URZUA. 1982. *Transformación y manejo de los bosques de Lenga en Magallanes*. Ciencias Agrícolas N° 11. Ed. Universitaria, 62 pp.
- SCHMIDTHUSEN, J. 1956. "Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation". *Bonner Geogr. Abh.* 17: 1-89.
- THOMPSON, J.N. 1978. "Within patch structure and dynamics in *Pastinaca sativa* and resource availability to a specialized herbivore". *Ecology* 59: 443-448.
- URZUA, A. 1975. *Cambio de estructura en el bosque de Nothofagus glauca (Phil.) Krasser*. Tesis Facultad de Ciencias Forestales, Univ. de Chile, 38 pp.
- UEBELHOR, K. 1984. *Struktur und Dynamik von Nothofagus-Urwäldern in den Mittellagen der valdivianischen Anden Chiles*. Thesis, Univ. of Munich.
- VEBLEN, T.T. 1979. "Structure and dynamics of *Nothofagus* forest near timberline in South-central Chile". *Ecology* 60: 937-945.
- VEBLEN, T.T. 1982. "Growth patterns of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forest and their influences in forest dynamics". *Bull. Torrey Bot. Club* 109:474-487.
- VEBLEN, T.T. 1985. "Forest development in tree-fall gaps in the temperate rain forest of Chile". *National Geographic Research* 1: 161-184.
- VEBLEN, T.T. y D.H. ASHTON. 1978. "Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes". *Vegetation* 36: 149-167.
- VEBLEN, T.T.; D.H. ASHTON y F.M. SCHLEGEL. 1979a. "Tree regeneration strategies in a lowland *Nothofagus* -dominated forest in south-central

- Chile". *J. Biogeogr.* 6: 329-340.
- VEBLÉN, T.T.; O.H. ASHTON; F.M. SCHLEGEL y H. T. VEBLÉN. 1977a. "Plant succession in a timberline depressed by vulcanism in south-central Chile". *Journal of Biogeography* 4: 275-294.
- VEBLÉN, T.T.; D.H. ASHTON; F.M. SCHLEGEL y A. T. VEBLÉN. 1977b. "Distribution and dominance of species in the understorey of a mixed evergreen-deciduous *Nothofagus* forest in south-central Chile". *J. Ecol.* 65: 815-830.
- VEBLÉN, T.T.; C. DONOSO; F.M. SCHLEGEL y B. ESCOBAR R. 1981. "Forest dynamics in south-central Chile". *J. Biogeogr.* 8:211-247.
- VEBLÉN, T.T.; F.M. SCHLEGEL y B. ESCOBAR R. 1980. "Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forest in the Valdivian Andes, Chile". *J. Ecol.* 68: 1-31.
- VEBLÉN, T.T.; A.T. VEBLÉN y F.M. SCHLEGEL. 1979b. "Understorey patterns in mixed evergreen-deciduous *Nothofagus* forest in Chile". *J. of Ecology* 67: 809-823.
- WATT, A.S. 1974. "Patterns process in the plant community". *J. Ecol.* 35:1-22.
- WEINBERGER, P. 1973. "Beziehungen zwischen mikroklimatischen Faktoren und natürlicher Verjüngung araukanopatonischer *Nothofagus*-Arten". *Flora* 162: 157-179.
- WEST, D.C.; H.H. SHUGART y D.B. BOTKIN, (eds.). *Forest Succession: Concepts and Application*. Springer Verlag, New York.
- WHITE, P.S. 1979. "Pattern, process, and natural disturbance in vegetation". *Bot. Rev.* 45:229-299.
- WHITE, P.S. y S.T.A. PICKETT. 1979. "Natural disturbance and patch dynamics: an introduction". In S.T.A. PICKETT and P.S. WHITE (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York, pp. 3-13.