

Definición de grupos ecológicos en formaciones boscosas siempreverdes de la zona austral de Chile

Definition of ecological groups in evergreen forest formations of South-Central Chile

PETER WEINBERGER

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

SUMMARY

An analysis is made of 547 vegetation samples from broad-leaved, evergreen forests, woodlands and scrubs that occur between 37°00' and 43°15'S. Associations among 51 mainly woody species are studied using the chi-square test. By a polar ordination are related the species distribution and environmental gradients (light, humidity, temperature). Nine ecological groups of species are defined: Pioneer plants colonizing open areas of (A) high humidity (swamps), (B) medium humidity, (C) low humidity. Moreover indicator species of closed formations on land of (D) high humidity (subtype of Chiloé), (E) normal drainage (valdivian subtype), (F) sites where ground water trickles but not stagnates; and of transitional communities mediating with (G) formations dominated by *Aextoxicon punctatum* and/or *Nothofagus obliqua* (araucanian subtype), (H) those dominated by *Nothofagus alpina* and/or *Nothofagus dombeyi* (temperate climate), (J) forests of *N. dombeyi* or patagonian formations (cold climate).

Key words: Valdivian rain-forest, indicator plants, ordination.

RESUMEN

Se analizan 547 inventarios pertenecientes al tipo forestal siempreverde, generalmente comunidades alteradas y/o secundarias de la zona austral de Chile (37° 00' - 43° 15' S). Mediante la prueba de χ^2 se estudia la similaridad distribucional de 51 especies, en su mayoría leñosas. Mediante una ordenación polar se relaciona la distribución de especies y gradientes ambientales (luminosidad, humedad, temperatura). De los gráficos se definen nueve grupos ecológicos: Especies colonizadoras de áreas abiertas que tienen (A) alta humedad, (B) humedad intermedia, (C) escasa humedad; especies indicadoras del bosque siempreverde en áreas (D) con alta humedad (subtipo chilote), (E) normalmente drenadas (subtipo valdiviano), (F) donde brota agua subterránea pero no se estanca, (G) ecotonales hacia bosques de Olivillo y/o Roble (subtipo araucano), (H) ecotonales hacia bosques de Raulí y/o Coigüe (clima templado), (J) ecotonales hacia bosques de Coigüe y formaciones patagónicas (clima frío).

Palabras claves: bosque valdiviano, plantas indicadoras, ordenación.

INTRODUCCION

En la vegetación austrochilense (Oberdorfer 1960) existe un conjunto de formaciones boscosas cuyos elementos principales son árboles y arbustos siempreverdes, de hojas mesófilas. Schmithüsen (1956) las identifica con el nombre de "bosques pluviales siempreverdes de la zona templada". Según la clasificación fisionómica-ecológica de Müller-Dombois & Ellenberg (1974), son denominados "Bosques templados y subárticos de especies siempreverdes, latifoliadas, ombrófilas".

Se analizaron comunidades vegetales entre los 37° 00' y 43° 15' S que corresponden a la porción norteña de las formaciones boscosas del "Tipo forestal siempreverde" (Donoso 1995).

En el presente trabajo se usa el término "Pluviselva" en un sentido restrictivo, ya que no se incluyen los bosques de *Nothofagus dombeyi* y de *N. betuloides* que también son latifoliados y siempreverdes. La existencia de la pluviselva se debe al clima oceánico con altas precipitaciones pluviales, gran humedad durante todo el año, reducidas oscilaciones de temperatura y con baja frecuencia de heladas (Romero 1985).

Dentro de la región climática indicada, la larga extensión norte-sur y el cambiante relieve causan una variación ambiental, que determina gran diversidad florística. Ya que cada especie responde a los gradientes ambientales (latitud, humedad, luz, etc.) con su propio rango de tolerancia y respectiva distribución, resulta un mosaico de comunidades, con variables que alteran su extensión, la nitidez de sus límites, como también la composición florística. Esta variabilidad natural es aumentada por la intervención humana. La permanente alteración y destrucción de los bosques llevaron al desarrollo de numerosas formas de matorrales, renovales y bosques secundarios que complican aún más el entendimiento y la sistematización del complejo.

Es experiencia general que cualquier formación vegetal se compone de especies relativamente indiferentes y otras, que manifiestan marcada afinidad con determinados sectores de los gradientes ambientales. Las últimas, denominadas especies indicadoras, pueden reunirse en grupos ecológicos que permiten reconocer interrelaciones entre las comunidades vegetales y sus hábitats. Con ello, se obtiene una estructuración que puede llevar a la formulación de hipótesis y/o servir como punto de salida a la solución de problemas más específicos (Whittaker 1967, 1978, Müller-Dombois & Ellenberg 1974, Dierschke 1994).

En el presente trabajo se aplica el concepto mencionado para evaluar un muestreo de inventarios fitosociológicos provenientes de la pluviselva. Concretamente se persigue el objetivo de definir grupos ecológicos de especies que sirvan para caracterizar, en términos ambientales, cualquier hábitat o comunidad de la pluviselva, considerando los límites regionales anteriormente indicados.

MATERIAL Y METODOS

En el texto se emplean conceptos y métodos ampliamente conocidos en la respectiva literatura. Para mayor información ver Greig-Smith (1964), Whittaker (1967), Müller-Dombois & Ellenberg (1974), McIntosh (1978), Goodall (1978) y Digby & Kempton (1987).

a) *Material*. Durante el período 1965-1973 se levantaron los censos de vegetación, empleando el

método desarrollado por la escuela europea (Müller-Dombois & Ellenberg 1974, Dierschke 1994). En el caso de matorrales abiertos y/o relativamente bajos se inventariaron parcelas de 50 m². En matorrales más estructurados y bosques se aumentó el tamaño hasta 120 m² como máximo. Se prefirieron las áreas relativamente reducidas porque la composición y estructura de comunidades perturbadas varían en distancias cortas.

El material básico comprende 1.316 censos provenientes de la región indicada e incluye muestras de casi todas las formaciones existentes en la zona. En circunstancias que la elaboración computacional todavía era rudimentaria (año 1974), fueron transferidos los datos de presencia de especies a tarjetas perforadas, una por especie, las que probaron ser sumamente útiles, reemplazando, por ejemplo, la preparación de tablas de contingencia.

b) *Métodos*. Para la selección de especies e inventarios se hizo un análisis correlativo del mencionado material básico. De las 80 especies más frecuentes se determinaron sus centros distribucionales, empleando la prueba de X² (chi²). Mediante una subsiguiente ordenación polar se reconoció a 42 árboles, arbustos, trepadoras y heléchos que tienen sus centros distribucionales en la pluviselva (tabla 1).

La selección de inventarios considerados para el presente trabajo se basa en la nómina de las especies que en la tabla 1 se presentan sin asterisco, incluyendo cada censo que contenía por lo menos tres de ellas. Resultaron 547 censos que supuestamente representarían bien el espectro florístico y las comunidades de la pluviselva.

Adicionalmente, se incluyeron algunas otras especies que tienen su distribución principal en otras formaciones, pero que también se presentan en la pluviselva (o en comunidades ecotonales de ella) con alta frecuencia: *Aextoxicon punctatum*, *Berberis darwinii*, *Embothrium coccineum*, *Gevuina avellana*, *Lomatia dentata*, *huma apiculata*, *Myrceugenia chrysocarpa*, *Nothofagus dombeyi* y *Ugni molinete*. Este segundo grupo no tuvo significado para la selección de los censos aquí considerados, pero sí se encuentra incluido en los gráficos de constelación. Como regla general sólo se incluyeron especies cuya frecuencia alcanza por lo menos 7% (= 38 de los 547 censos), ya que el cálculo del parámetro χ^2 requiere una cierta frecuencia mínima.

TABLA 1

Especies más frecuentes de la pluviselva. Las marcadas con asterisco tienen su centro de distribución en otras formaciones (abreviaturas se usan en figuras).

Most frequent rain forest species. Those marked with asterisks have distribution centres in other formations (abbreviations are used in figures).

A la	<i>Azara lanceolata</i>	L fe	<i>Lomatia ferruginea</i>
A lu	<i>Amomyrtus luma</i>	L ph	<i>Laureliopsis philippiana</i>
A me	<i>Amomyrtus meli</i>	L po	<i>Luzuriaga polyphylla</i>
A ov	<i>Asteranthera ovata</i>	L qu	<i>Lophosoria quadripinnata</i>
A pu	<i>Aextoxicon punctatum</i> *	L ra	<i>Luzuriaga radicans</i>
B ch	<i>Blechnum chilense</i>	M ch	<i>Myrceugenia chrysocarpa</i> *
B da	<i>Berberis darwinii</i> *	M co	<i>Mitraria coccinea</i>
B ma	<i>Blechnum magellanicum</i>	M ma	<i>Maytenus magellanica</i>
B sp	<i>Baccharis sphaerocephala</i>	M ov	<i>Myrceugenia ovata</i>
C ho	<i>Crinodendron hookerianum</i>	M pa	<i>Myrceugenia parvifolia</i>
C pa	<i>Caldcluvia paniculata</i>	M pl	<i>Myrceugenia planipes</i>
C va	<i>Campsidium valdivianum</i>	N do	<i>Nothofagus dombeyi</i> *
C vi	<i>Corynabutilon vitifolium</i>	N ni	<i>Nothofagus nitida</i>
D di	<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	O pi	<i>Ovidia pillopolo</i>
D sp	<i>Desfontainia spinosa</i>	P in	<i>Pernettya insana</i>
D wi	<i>Drimys winteri</i>	P la	<i>Pseudopanax laetevirens</i>
E cc	<i>Embothrium coccineum</i> *	P nu	<i>Podocarpus nubigena</i>
E cf	<i>Eucryphia cordifolia</i>	R di	<i>Rhamnus diffusus</i>
E ch	<i>Elytropus chilense</i>	R ma	<i>Ribes magellanicum</i>
F ma	<i>Fuchsia magellanica</i>	R sp	<i>Rhaphithamnus spinosus</i>
G av	<i>Gevuina avellana</i> *	S co	<i>Saxegothaea conspicua</i>
G ph	<i>Gaultheria phillyreaefolia</i>	S re	<i>Sarmienta repens</i>
G ra	<i>Griselinia racemosa</i>	T st	<i>Tepualia stipularis</i>
H se	<i>Hydrangea serratifolia</i>	U mo	<i>Ugni molinae</i>
L ap	<i>Luma apiculata</i> *	W tr	<i>Weinmannia trichosperma</i>
L de	<i>Lomatia dentata</i> *		

Los censos seleccionados se sometieron al análisis de correlaciones interespecíficas porque la frecuencia de especies influye fuertemente en los resultados. Para ello se usó la prueba de χ^2 (Greig-Smith 1964, Müller-Dombois & Ellenberg 1974, Goodall 1978, Saiz 1980) que permite calcular si dos especies, dentro de un conjunto definido de inventarios, se encuentran juntas más frecuentemente que lo que se espera por azar, es decir, si tienen asociación positiva. Cuando la prueba de χ^2 revela una mutua exclusión de dos especies, entonces se trata de una asociación negativa.

Como χ^2 sólo responde a la pregunta si existe asociación o no, y con qué significancia estadística, sin medir el grado de ella, para esto último se usan otros parámetros (Greig-Smith 1964, Goodall 1978). Aquí se utiliza una medida de asociación

recomendada por Williams & Lambert (1960) y designada por la letra griega ϕ (phi). Se presta particularmente cuando los valores de χ^2 ya están disponibles:

$$\phi = \pm \sqrt{(\chi^2/N)}$$

(N = Número total de censos incluidos)

El signo (positivo o negativo) de ϕ es idéntico con el del valor de χ^2 , en el cual se basa.

Una técnica apropiada para visualizar relaciones entre vegetación y parámetros ambientales es la ordenación. Aquí se usa un método cuyo principio fue inventado por Bray & Curtis (1957), conocido como "Ordenación polar de Wisconsin". En términos generales consiste en el arreglo de unida-

des (comunidades, especies) sobre coordenadas cuyos rangos de extensión son fijados por dos unidades terminales, referenciales, que tienen carácter marginal o extremo. Luego se combinan las coordenadas (que a veces son idénticas con gradientes ambientales) en gráficos bidimensionales que constituyen la forma de ordenación. En el método de ordenación polar, el cálculo de los puntos (= posiciones individuales) se basa en consideraciones geométricas. Su distribución refleja la similitud relativa o asociación entre las especies comparadas, como también su relación con las coordenadas o gradientes que representan factores ambientales. Para detalles referirse a la respectiva literatura (Bray & Curtis 1957, Müller-Dombois & Ellenberg 1974, Cottam *et al.* 1978, Figueroa *et al.* 1986).

Este tipo de diagramas se han usado para relacionar series de comunidades, pero también sirven para comparar especies realizando ciertas modificaciones (McIntosh 1978). Para fines del presente trabajo se introdujeron las siguientes: primero, el método original compara comunidades y emplea índices de similitud que se expresan en %. En cambio, en el presente se comparan especies individuales. Para ello no se usan valores porcentuales

sino el valor (ϕ que oscila entre -1 y +1. Para eliminar los negativos se hace una transformación:

$$\phi \text{ (modif.)} = (\phi + 1.0) \times 100$$

La nueva escala oscila entre 0 y 200. El valor 100 representa entonces la absoluta independencia de dos especies comparadas.

La otra modificación se refiere a las unidades referenciales. Este aspecto siempre ha sido criticado porque inevitablemente incluye un elemento subjetivo. En el presente trabajo se encontró satisfactorio el empleo de conjuntos de inventarios seleccionados, porque dan resultados reproducibles. Los parámetros χ^2 y ϕ son apropiados para ello, ya que permiten establecer la correlación entre unidades de diferente carácter, p.e., entre una especie individual y un grupo de comunidades que representan condiciones extremas en cuanto a cualquier factor ambiental. Conforme con ello se compusieron para cada uno de los gradientes considerados dos grupos referenciales (R_1 , R_2) de censos contrastantes. Se usaron tres categorías de criterios: asociaciones positivas y negativas, datos generales de los inventarios, y conocimiento general de la vegetación (tabla 2).

TABLA 2

Criterios para la formación de grupos referenciales de censos contrastantes.
Criteria used for compilation of contrasting reference sample groups.

Coordenada de:	Grupos terminales R_1	Grupos terminales R_2
Luminosidad	Comunidades con denso estrato arbóreo. (Cobertura mínima 75%).	Estrato arbóreo inexistente. La mayoría de los arbustos presentes no se tocan.
Humedad	Condiciones pantanosas o anegadas. Presencia de indicadores de humedad (<i>Luma gayana</i> , <i>Myrceugenia exsucca</i> , etc).	Especies con significativa correlación negativa con el grupo R_1 . Selección de inventarios que contienen por lo menos tres especies que evitan humedad excesiva.
Temperatura	Selección de inventarios con por lo menos tres especies de distribución sur o de altitudes elevadas	Lo mismo con especies que tienen tendencia distribucional hacia el norte.

Datos del autor sin publicar.

La última modificación se refiere a la fijación del largo de coordenadas. Los grupos referenciales no aparecen en los diagramas ya que son unidades de una categoría diferente a las especies individuales. Para delimitar las coordenadas se usan los dos valores ϕ extremos (más bajo y más alto) que cualquier especie tenga con aquellos grupos.

Ya que las ordenaciones presentadas se basan en la similaridad distribucional de las especies se obtienen los grupos ecológicos aplicando dos criterios:

a) Especies indicadoras integrantes de un grupo ecológico deben tener correlaciones positivas altamente significativas entre ellas.

b) Además, deben tener estrechos rangos de tolerancia que las limiten esencialmente a la formación que representan.

La última disposición es sólo alcanzable de manera relativa. Los grupos encontrados se designan con letras mayúsculas que aparecen en los gráficos; y además con el nombre de una especie representativa.

RESULTADOS Y DISCUSION

La figura 1 muestra los efectos combinados de los factores ambientales humedad y luz. Donde el hombre abre o destruye masivamente las formaciones boscosas naturales hay mayor luminosidad. Tala rasa, incendios y un subsiguiente pastoreo favorecen especies invasoras cuyo espectro florístico puede ser totalmente diferente al de las comunidades precedentes. En la pluviselva las hierbas son escasas, pero ellas abundan en formaciones abiertas. Con ellas aparecen arbustos enanos y leñosas con fuertes requerimientos de luz que comienzan a formar matorrales pioneros, los que sin intervención humana permanente son de naturaleza pasajera, pero en la zona austral de Chile cubren vastas regiones debido precisamente al efecto antrópico.

La parte superior del gráfico presenta especies que son típicas de tales comunidades colonizadoras. En la parte superior derecha aparecen especies cuya distribución se observa en suelos de buen drenaje y hasta en condiciones de sequía temporal. En cambio en la parte superior izquierda están tres especies propias de sitios pantanosos (letra A).

Las últimas son especies propias del tipo de hábitat conocido como ñadi. Este, ampliamente distribuido en la zona austral, se caracteriza por la

presencia de un duripan impermeable que provoca napas freáticas altas y, dependiendo de la situación particular, suelos anegados, pantanosos (Besoain 1985). El mal drenaje implica deficiente aireación y un pH muy bajo.

Los ñadis se observan tanto en la Isla de Chiloé como en la depresión del Llano Central. Oscilaciones térmicas marcadas y frecuentes heladas favorecen en los ñadis del interior una flora particular (*Nothofagus antarctica*, *Berberis buxifolia*, *Escallonia virgata*), mientras que las especies de la pluviselva son escasas (Ramírez *et al.* 1985).

En los ñadis con efectos atenuantes del mar aparecen las formaciones de la pluviselva. Cuando se destruye el bosque original aparecen colonizadores que prefieren tales hábitats pantanosos (fig. 1).

(A) Grupo de *Blechnum chilense* (costilla de vaca) que también comprende *Tepualia stipularis*, *Pernettya insana*, *Gleichenia cryptocarpa* y *Myrteola nummularia*. Hildebrand (1983) describe el complejo como *Gleichenio-Myrteoletum nummulariae*.

En cinturones elevados de la Cordillera de la Costa, donde el clima se torna más severo, se integran especies de formaciones patagónicas dominadas por *Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uvifera* (Ramírez 1968). Abundan entre otras *Chusquea nigricans*, *Ugni candollei* y *Baccharis magellanica*.

En la parte central alta (fig. 1, letras B, C) las especies son colonizadoras de terrenos expuestos pero con suelos drenados. Los siete arbustos presentados se encuentran frecuentemente acompañados por *Aristotelia chilensis*, *Lomada hirsuta* y *Baccharis obovata* ssp. *umbelliformis*. *Rubus constrictus* se encuentra casi siempre presente aunque no tan vigoroso como en pastizales mal anegados del Valle Central. El complejo designado con letras B/C tiene estrecha relación con unidades fitosociológicas descritas para el Llano Central como *Berberidion buxifoliae* (Oberdorfer 1960) o como *Aristotelietalia chilensis* (Hildebrand 1983).

No obstante, la figura 2, basada en otra combinación de gradientes, muestra una clara separación entre los dos grupos. El grupo C, que incluye *Ugni molinae*, *Gevuina avellana* y *Luma apiculata*, corresponde a hábitats donde temperaturas altas dificultan a veces la economía hídrica. En cambio la posición central que ocupa el grupo B implica un clima térmico moderado. Allí abundan los pioneros de terrenos cuya formación climax es la

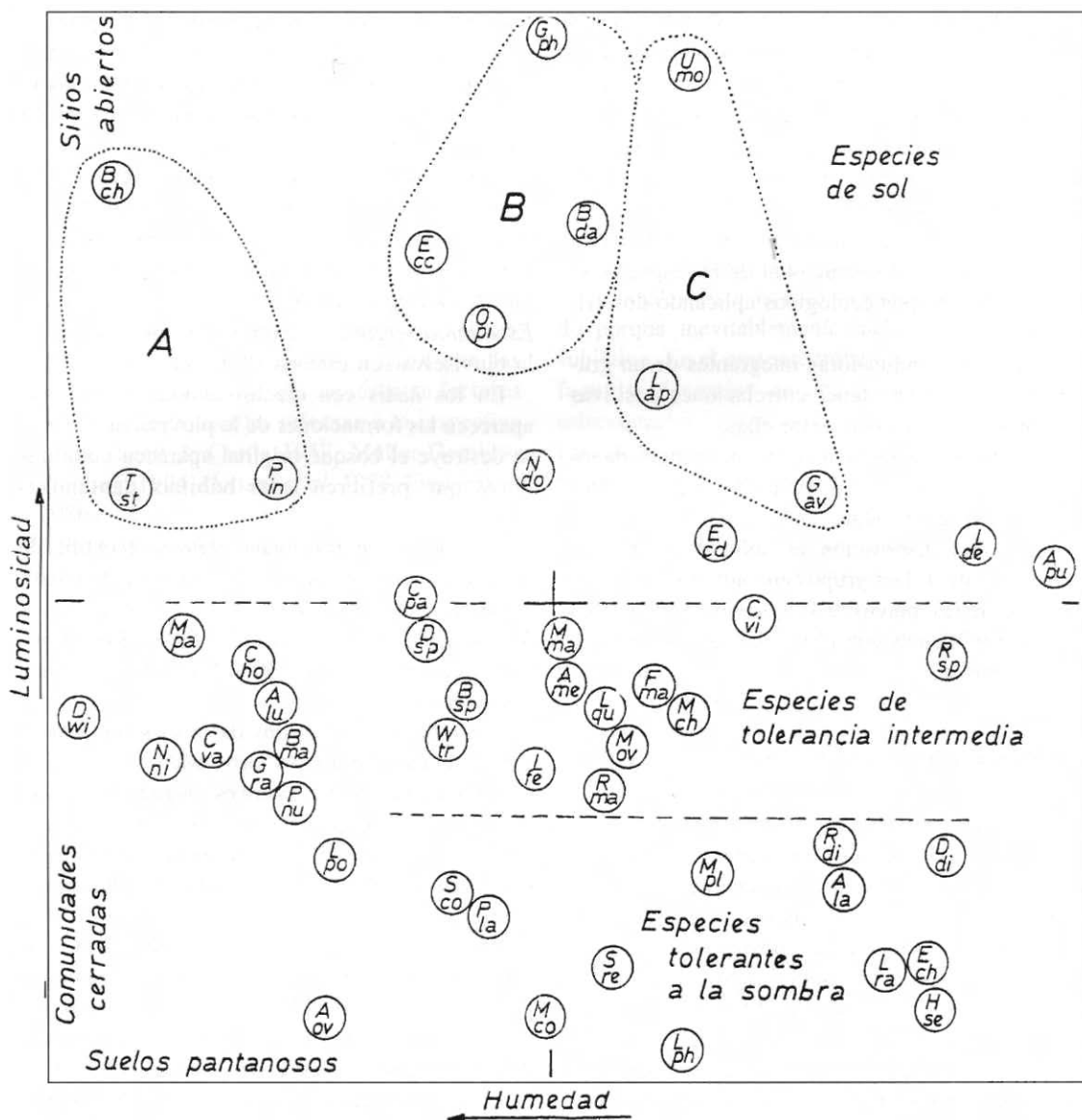


Figura 1. Ordenación de especies basada en correlaciones interespecíficas y mostrando interrelaciones con luminosidad y humedad general. Letras mayúsculas indican grupos ecológicos. Respecto de las abreviaturas véase tabla 1.

Order of species based on correlation between them and showing interrelations with light and humidity. Upper case letters indicate ecological groups. For abbreviations see table 1.

pluviselva del subtipo valdiviano. Un arbusto particularmente característico es el Pillo-pillo:

(B) Grupo de *Ovidia pillopillo* (Pillo-pillo). Son colonizadores en áreas abiertas de humedad regular. Otros miembros son *Berberis darwinii*, *Gaultheria phillyreaefolia* y *Embothrium coccineum*. Agregamos como especies indicadoras comunes de la agrupación (B + C) las arriba ya mencionadas: *Lomaria hirsuta*, *Aristotelia chilensis*,

Baccharis obovata ssp. *umbelliformis* y *Rubus constrictus*.

En sectores más septentrionales de la pluviselva y en sitios de exposición norte u occidental la destrucción del dosel protector causa profundos cambios del microclima. En tales situaciones la fuerte insolación estival a menudo produce temperaturas por sobre los 35°C, condiciones que llevan a notables déficits de vapor (Weinberger 1978).

Plántulas de la mayor parte de las especies de la pluviselva no sobreviven estas condiciones. En vez de ellas llegan colonizadores termófilos que inician la sucesión subsiguiente, entre ellos, *Ugni molinae* que es un arbusto bastante resistente a temperaturas altas:

(C) Grupo de *Ugni molinae* (Murta, Murtilla). Otros pioneros en áreas con escasez de humedad

pasajera son *Gevuina avellana*, *Luma apiculata*, *Greigia sphacelata*, *Baccharis racemosa*, *Rosa rubiginosa* y *Lobelia tupa*. El Avellano y el Arrayán son especies relativamente termófilas con adaptación suboceánica y subcontinental, respectivamente (Weinberger 1974, 1978). En adición a las especies mencionadas se encuentran frecuentemente arbustos del tipo esclerófilo. En el pasado estos

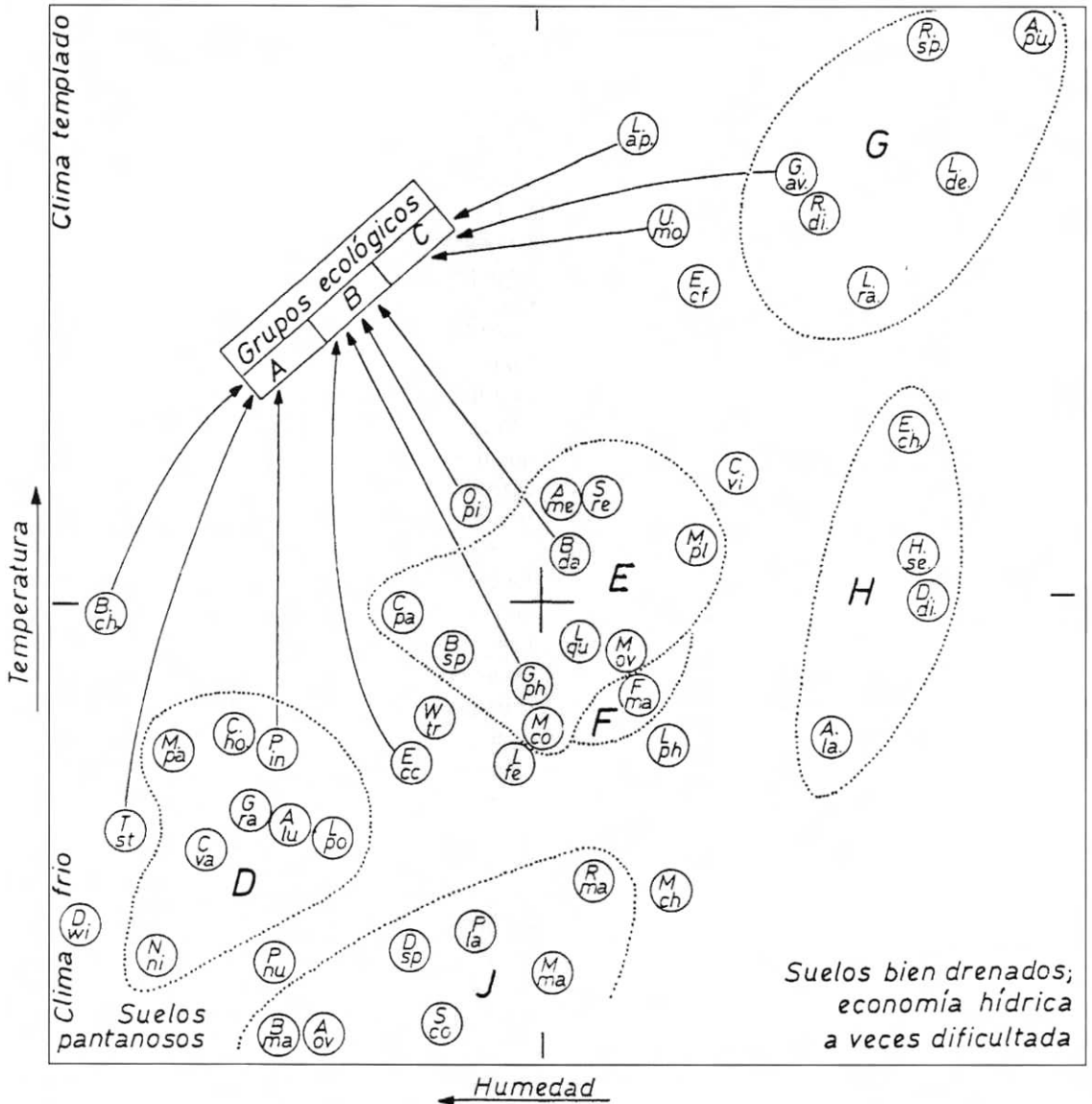


Figura 2. Ordenación de especies basada en correlaciones interespecíficas y mostrando interrelaciones con clima de temperatura y humedad general. Letras mayúsculas indican grupos ecológicos. Respecto de las abreviaturas véase tabla 1.

Order of species based on correlation between them and showing interrelation with temperature climate and humidity. Upper case letters indicate ecological groups. For abbreviations see table 1.

matorrales cubrían grandes extensiones en la distribución norte costera de la pluviselva. La sucesión natural llevó nuevamente a bosques dominados por Olivillo y Ulmo. Durante los últimos decenios no sólo los bosques originales, sino también las comunidades disclímax han pasado a constituir extensas plantaciones de especies comerciales, especialmente de *Pinus radiata* y, últimamente, *Eucalyptus globulus* (Ramírez *et al.* 1996).

La figura 1 muestra una relación de *Nothofagus dombeyi* (Coigüe) y *Eucryphia cordifolia* (Ulmo) con los grupos pioneros. Coigüe y Ulmo no son sombra-tolerantes (Donoso 1994, 1995), por ello la posición de éstos dentro del grupo de Pillo-Pillo. El Ulmo se reproduce no sólo en terrenos habitados por los grupos B y C, sino también en sitios abiertos de excesiva humedad, aunque en forma menos abundante y exitosa. También el Coigüe posee, aparte de sus requerimientos de luz, una tolerancia climática que es relativamente amplia respecto de humedad y temperatura (Weinberger 1973), pero en general no habita las áreas ocupadas por las especies del grupo A. Tampoco se encuentra en hábitats costeros de baja altitud, que prefiere el Olivillo, lo que explica por qué los dos están asociados negativamente. El Coigüe manifiesta una estrecha relación con el grupo del Pillo-pillo. Tiene asociaciones positivas con *Embothrium coccineum*, *Berberis darwinii* y *Gaultheria phillyreaefolia* en comunidades arbustivas que reemplazan a rodales del mismo o del Raulí, en la Cordillera de los Andes.

También otras especies de la pluviselva alcanzan buena regeneración en áreas abiertas: *Drimys winteri*, *Nothofagus nitida* y *Weinmannia trichosperma*.

En el sector inferior (fig. 1) se separa una agrupación que entre otros comprende a los árboles *Saxegothaea conspicua*, *Myrceugenia planipes*, *Dasyphyllum diacanthoides* y *Laureliopsis philippiana*, que son especies marcadamente umbrófilas. Es una experiencia general que las dos coníferas Podocarpáceas son bastante similares en sus requerimientos ecológicos; sin embargo, la figura 1 parece indicar que *Podocarpus nubigena* se encuentra en suelos más pantanosos pero más luminosos que *Saxegothaea conspicua*. La figura 1 concuerda con la compilación de tolerancia relativa de árboles forestales publicada por Donoso (1994), con la única excepción de *Weinmannia trichosperma*.

Llama la atención la concentración de trepadoras en la parte inferior de la figura 1. Eso no significa necesariamente que todas sean umbrófitos. Esta forma de vida, y aún más la de epífita, requiere normalmente el establecimiento de árboles que proveen el adecuado soporte. El conjunto de censos que representa baja luminosidad comprende un elevado número de bosques bien estructurados, por lo que también puede tratarse de una correlación secundaria que oculta los efectos de la luminosidad. Lo que sí queda claro es que las propiedades edáficas del sitio son importantes. El gráfico muestra que *Hydrangea serratifolia* y *Elytropus chilense* son especies de suelos bien drenados, en cambio *Campsidium valdivianum* y *Griselinia racemosa* prefieren suelos pantanosos.

Una ordenación de especies se considera efectiva cuando aquellas que ocupan puntos colindantes también se encuentran estrechamente asociadas en la naturaleza. En cambio, una asociación negativa debe expresarse en posiciones apartadas. En un estudio comparativo de numerosas especies es difícil que todas las relaciones mutuas cumplan con esa disposición. La causa son las limitaciones que implica una ordenación bidimensional ya que la realidad de cualquier ecosistema es multidimensional.

En la parte inferior de la figura 1 están juntos *Rhamnus diffusus* y *Azara lanceolata*, insinuando que sus requerimientos edáficos y de luz son similares. Sin embargo, en la naturaleza raramente se encuentran asociadas. Hay otra relación semejante entre *Amomyrtus meli* y *Maytenus magellanica* que se ubican en el centro del diagrama y que en la naturaleza casi nunca se asocian. La razón de esto es que difieren en su respuesta a la temperatura. Las figuras 2 y 3 aclaran la situación. Allí las dos parejas mencionadas se separan: *R. diffusus* se ubica arriba y manifiesta su estrecha relación con los bosques de Olivillo. En cambio *M. magellanica*, siendo un arbusto de la Cordillera y de regiones más australes, se encuentra en el sector inferior del tercer gradiente.

En la izquierda del gráfico 2 se separa un grupo de especies que forman matorrales y bosques y cuyo hábitat es excesivamente húmedo, tanto edáfica como atmosféricamente. Los suelos son pantanosos y ricos en materia orgánica. Se trata de la formación que Pisano (1954) llama "selva de Chiloé". El correspondiente conjunto de especies indicadoras son:

(D) Grupo de *Myrceugenia parvifolia* (Patagüilla), acompañada de *Crinodendron hookerianum*, *Nothofagus nitida*, *Griselinia racemosa*, *Campsidium valdivianum* y *Luzuriaga polyphylla*. También *Drimys winteri* y *Anomyrtus luma* tienen su centro de distribución en esta formación; sin embargo tienen rangos muy amplios de tolerancia (San Martín *et al.* 1988), por ello no se las puede emplear como indicadores.

Mayor o menor humedad causan fuertes variaciones en los bosques siempreverdes (Armesto & Figueroa 1987, Armesto & Fuentes 1988). Ramírez & Figueroa (1985) aplicando un método multivariado al análisis de censos fitosociológicos llegaron al resultado de que ciertas formaciones llamadas "valdivianas" (que incluyen los bosques dominados por Tapa y/o Tineo) se distinguen de las formaciones "chilotes" (que entre otros com-

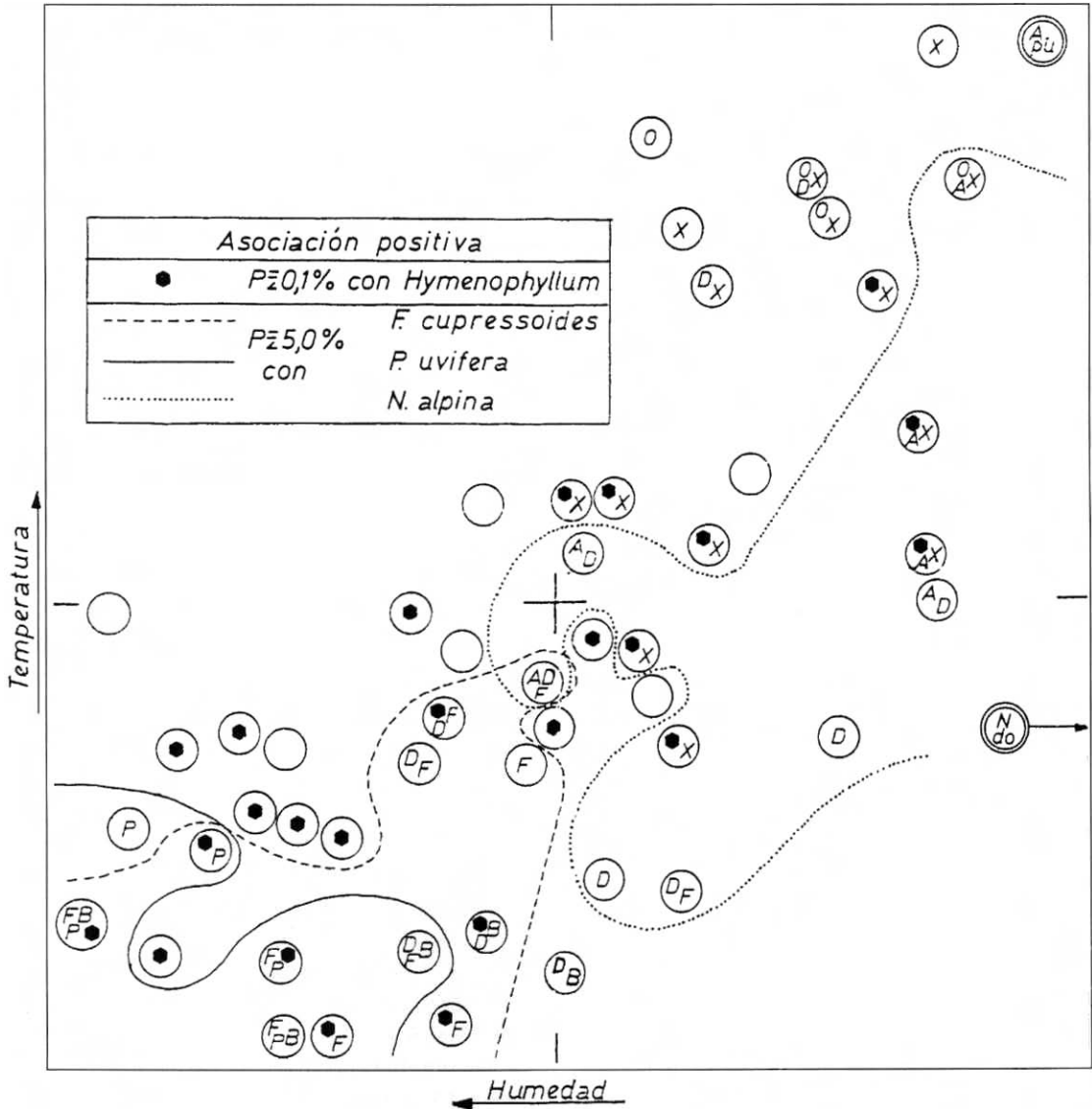


Figura 3. Correlación positiva de plantas de bosques siempreverdes con el género *Hymenophyllum* y con especies arbóreas dominantes de otras formaciones. Letras señalan asociación altamente significativa ($p < 0.1\%$): A = *Nothofagus alpina*, B = *N. betuloides*, D = *N. dombeyi*, O = *N. obliqua*, F = *Fitzroya cupressoides*, P = *Pilgerodendron uvifera*, X = *Aextoxicon punctatum*. Constelación de especies idéntica con la de figura 2.

Positive correlation of species present in evergreen forests with genus *Hymenophyllum* and with dominant tree species of other formations. Letters indicate highly significant association ($p < 0.1\%$). Species constellation identical with that of figure 2.

prenden los bosques de *Nothofagus nitida*). La fig. 2 concuerda con ello, ya que hay una clara separación entre dos subtipos de la pluviselva aquí también denominados "chilote" (D) y "valdiviano" (E), aunque en sentido más restringido que lo usado por Ramírez & Figueroa, que incluyen p. e. los alerzales por un lado, y bosques de Olivillo, por el otro.

El clima del subtipo valdiviano es moderado en todos sus aspectos, tanto en los promedios como en las oscilaciones de temperatura. Las precipitaciones son altas, pero los suelos a lo menos regularmente drenados. La correspondiente agrupación en el centro de la figura 2 incluye a especies ya mencionadas como pioneras de sitios abiertos (fig. 1). Hay que sacarlas de la segunda ordenación, lo que se indica mediante flechas expulsantes.

El subtipo valdiviano se particulariza por la notable diversidad y frecuencia de las *Mirtáceas*. Una de ellas sirve como denominadora del siguiente conjunto:

(E) Grupo ecológico de *Myrceugenia planipes* (Picha-picha). Otras indicadoras son *Myrceugenia ovata* ssp. *typica*, *Amomyrtus meli*, *Caldcluvia paniculata*, *Weinmannia trichosperma*, *Lophosoria quadripinnata*, *Mitraria coccinea* y *Sarmienta repens*.

Una forma de vida muy característica que se presenta en la pluviselva son las *Himenofiláceas*: Pequeños helechos con sistemas radicales débilmente desarrollados o hasta faltantes (Alberdi *et al.* 1976). Estos epífitos requieren alta humedad permanente y pueden ser usados como indicadores de ella. Donde están presentes, fueron registradas sin identificar las 15 - 20 especies existentes. Luego se determinó la correlación con presencia del género *Hymenophyllum* (fig. 3). Los miembros de los grupos ecológicos (D) y (E) sin excepción cuentan con la respectiva asociación positiva. Sin embargo, otras especies de la agrupación central no la tienen. *Lomatia ferruginea* es una leñosa de amplia tolerancia climática, que manifiesta su más alta frecuencia en la pluviselva valdiviana, pero también ocupa hábitats como los de *Fitzroya cupressoides* (fig. 3) donde *Hymenophyllum* es escaso (Ramírez & Riveros 1975).

Baccharis sphaerocephala, *Corynabutilon vitifolium* y *Fuchsia magellanica* son arbustos que sólo raramente actúan como colonizadores de sitios totalmente desnudos. Pero en cambio son habitantes de pequeños claros como los que produce una caída de árboles o un limitado derrumbe.

Prefieren sitios que ofrecen cierta protección lateral junto con una luminosidad ligeramente aumentada. En tales condiciones obviamente disminuye la humedad atmosférica y, con ello, la probabilidad de que se establezcan *Himenofiláceas*.

La inserción de *Fuchsia magellanica* se deriva sólo parcialmente de la presente ordenación. El Chilco prefiere suelos bastante húmedos, pero drenados: el agua debe filtrar o escurrir. No habita en suelos impermeables como aquellos ocupados por especies de los grupos ecológicos (A) y (D). Debido a ello se define otro grupo:

(F) Grupo ecológico de *Fuchsia magellanica* (Chilco). Otras indicadoras de sitios donde brota agua sin estancarse, y no demasiado sombríos, son además: *Gunnera tinctoria*, *Escallonia rubra*, *Coriaria ruscifolia*, *Francoa appendiculata*. Una unidad fitosociológica denominada *Gunneretum chilensis* de distribución más sureña fue descrita en el sur de Chiloé (Hildebrand-Vogel 1988).

En la figura 2 en la parte superior derecha hay un grupo con especies de relativa termofilia. Se trata del subtipo de la pluviselva aquí designado como "araucano".

(G) Grupo ecológico de *Lomatia dentata* (Pinol). Las demás especies consideradas como indicadoras son: *Aextoxicon punctatum*, *Rhaphithamnus spinosus*, *Rhamnus diffusus* y *Luzuriaga radicans*. *Podocarpus saligna* y *Lapageria rosea* que se integran a menudo al complejo.

La nómina de especies indicadoras demuestra que se trata de una formación ecotonal que se encuentra donde la verdadera pluviselva se pone en contacto con los bosques puros de Olivillo o con aquellos dominados por el Roble (*Lapagerio-Aextoxiconetum*, *Nothofago-Perseetum*, Oberdorfer 1960). La presencia de especies de la pluviselva valdiviana es considerable. *Eucryphia cordifolia* participa casi permanentemente. Al mismo tiempo están las especies arriba nombradas que indican un clima local que es claramente diferente al de los grupos (D), (E) y (H). Olivillo y Ulmo no cuentan con la correlación himenofilácea discutida anteriormente, lo que también indica un clima menos húmedo en los sectores correspondientes. Las respectivas situaciones ambientales están ampliamente distribuidas en zonas costeras de Cautín y en Arauco. Sin embargo, debido a las actividades destructivas del hombre la existencia de la "pluviselva araucana" es prácticamente una cuestión del pasado.

De manera evidente la constelación de la figura 2 revela la diferencia ecológica entre dos arbustivos trepadores íntimamente emparentados: *Luzuriaga polyphylla* que se asocia con las especies de distribución sureña y *L. radicans*, con las de preferencia termófila. No obstante, ambas conviven en la pluviselva valdiviana.

Los siguientes grupos ecológicos tienen carácter ecotonal (fig. 3). Con bosques de Raulí conviven especies de las cuales se destaca un árbol que tiene la rareza de ser una compuesta:

(H) Grupo ecológico de *Dasyphyllum diacanthoides* (Palo santo). El conjunto indicador incluye además *Elytropus chilense*, *Hydrangea serratifolia* y *Azara lanceolata*. La condición indispensable es que los suelos deben ser bien drenados. La tipificación implica un clima templado, pero las situaciones varían: Hacia el norte se junta *Lomatia dentata* a comunidades transicionales relacionadas con *N. alpina*; hacia regiones más frías lo hacen *Ribes magellanicum* y *Myrceugenia chrysocarpa*; simultáneamente, aumenta la importancia de *N. dombeyi*.

En la parte más baja de las figuras 2 y 3 se ubican especies que tienen considerable tolerancia al frío. Algunas de ellas forman el último grupo que es bastante común en bosques cordilleranos y patagónicos:

(J) Grupo ecológico de *Maytenus magellanica* (Leña dura). Las otras especies son *Saxegothaea conspicua*, *Pseudopanax laetevirens*, *Desfontainia spinosa*, *Ribes magellanicum*, *Blechnum magellanicum* y *Asteranthera ovata*. Arbustos con fuerte afinidad al grupo de Leñadura son, además, *Berberis linearifolia*, *Ovidia andina* y *Myrceugenia chrysocarpa*. Como hierbas se señalan *Nertera granadensis* y *Ourisia coccinea*. Este grupo tiene relación bastante estrecha con el grupo de la pluviselva de Chiloé (Ramírez & Figueroa 1985). *Podocarpus nubigena* ocupa una posición intermedia y por ello no es propio como indicador, a diferencia de *Saxegothaea conspicua*.

El grupo en cuestión comprende indicadoras de condiciones climáticas rigurosas y tiene su distribución principal en cinturones elevados de las cordilleras. Son importantes miembros de comunidades transicionales que conviven con bosques de *N. dombeyi*, *N. betuloides*, *Fitzroya cupressoides*, e incluso de *Pilgerodendron uvifera* (fig. 3) (Pisano & Dimitri 1973, Ramírez & Riveras 1975, Alberdi 1987). La transición entre pluviselva y formaciones de distribución más sureña se realiza de

manera gradual y consiste en un empobrecimiento cada vez más pronunciado de la flora leñosa, particularmente en lo que a elementos del subtipo valdiviano se refiere. Comunidades ecotonales entre la pluviselva y el bosque de Lengua prácticamente no existen. Del espectro florístico aquí considerado sólo *Myrceugenia chrysocarpa* tiene una asociación positiva con *Nothofagus pumilio*. La transición entre estas dos formaciones la cubren los bosques de Coigüe.

La relación entre *N. dombeyi* y pluviselva se observa entonces por dos lados. El primero en su asociación con los pioneros del grupo de Pillopillo (invasión a través de vigorosa regeneración) y el segundo, en los ecotonos en laderas occidentales de la cordillera andina y Nahuelbuta. Debido a la mayor humedad (cinturón de nubes) los rodales de Coigüe son florísticamente más ricos que los del interior. El denso sotobosque comprende, aparte de *Chusquea culeou*, sobre todo las especies del grupo (J) de Leñadura, que tienen fuertes asociaciones positivas con *N. dombeyi* (fig. 3).

CONCLUSIONES

Las plantas son indicadores de su ambiente, ya que responden de manera integral, no sólo a uno, sino a todos los factores de su hábitat. Por la reunión de especies que reaccionan similarmente, es decir, con la definición de los llamados grupos ecológicos, se gana una herramienta para la evaluación de sitios individuales dentro de la respectiva formación principal. No debe olvidarse, sin embargo, que resultados como los presentados tienen esencialmente carácter empírico. Mediciones posteriores de las variables microclimáticas podrían confirmar o precisarlos.

El carácter multidimensional de los ecosistemas implica que usualmente no se presente en ellos un solo grupo ecológico. En la estructura de comunidades de cierto desarrollo mínimo, casi siempre participa más de un grupo de indicadores. Precisamente, en ello consiste la utilidad del método sugerido: Se evalúan las comunidades a través de las relaciones florísticas y ambientales de los grupos ecológicos combinados. La presencia de una sola especie indicadora puede ser casual y no dice mucho cuando su importancia es baja. La situación cambia cuando parámetros tales como biomasa o cobertura aumentan considerablemente y cuando aparecen varios miembros de un grupo ecoló-

gico, indican con bastante certeza que existe la respectiva combinación de factores ambientales.

Especies que dentro de la pluviselva manifiestan amplia tolerancia ambiental (*Drimys winteri*, *Lomatia ferruginea*) no sirven como indicadores. En cambio otras, que en el círculo de vegetación austrochilense tienen extensa distribución, pero que en la pluviselva se limitan a condiciones bien definidas (*Luma apiculata*, *Berberis darwinii*, entre otras) tienen gran valor indicador. Ello implica un aspecto importante del carácter indicador de especies o de grupos ecológicos, el tener una restricción regional.

Las unidades que aquí se presentan contienen diferentes formas de vida (árboles, arbustos, trepadoras, helechos) siguiendo el criterio de Whittaker (1967), quien opina que el aspecto decisivo para el reconocimiento de grupos ecológicos es la similitud distribucional de especies. Presencia o ausencia y las asociaciones de especies se consideran como lo esencial. Eso contrasta con la opinión de Ellenberg (1956) quien señala que los miembros de un grupo ecológico deberían representar sólo una forma de vida, p. e. arbustos en el presente caso (Müller-Dombois & Ellenberg 1974). Sin embargo, cabe mencionar que el concepto último se ha desarrollado sobre la base de estudios que comprendían comunidades menos estructuradas, particularmente malezales y pastizales. Para formaciones boscosas, el concepto de Whittaker parece de mejor aplicación.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento al Dr. Carlos Ramírez G. quien de manera muy amistosa contribuyó a la finalización del trabajo retocando mi manuscrito original y aportando numerosas observaciones que probaron ser sumamente útiles.

BIBLIOGRAFIA

ALBERDI, M. 1987. "Ecofisiología de especies chilenas del género *Nothofagus*", *Bosque* 8 (2): 77-84.
 ALBERDI, M., C. RAMIREZ, L. STEUBING. 1978. "La familia Hymenophyllaceae (Pteridophyta) en el fundo San Martín, Valdivia, Chile. II. Resistencia al desecamiento y sobrevivencia en comunidades antropogénicas", *Medio ambiente* 3(2): 3-13.
 ARMESTO, J., J. FIGUEROA. 1988. "Stand structure and dynamics in the temperate rain forests of Chiloé Archipiélago, Chile", *J. Biogeogr.* 14: 367-376.

ARMESTO, J., E.R. FUENTES. 1988. "The species regeneration in a mid-elevation temperate rain forest in Isla de Chiloé, Chile", *Vegetatio* 74: 151-159.
 BESOAIN, E. 1985. "Los Suelos". En: J. Tosso (Ed.), *Suelos volcánicos de Chile*. INIA, Santiago, 25-106 p.
 BRAY, J.R., & J.T. CURTIS. 1957. "An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin", *Ecol. Monogr.* 27: 325-349.
 COTTAM, G., F.G. GOFF, R.H. WHITTAKER. 1978. Wisconsin comparative ordination. En: R.H. WHITTAKER (ed.), *Ordination of plant communities*. Junk Publ., The Hague, 185-213 p.
 DE VRIES, D.M., J.P. BARETTA, G. HAMMING. 1954. "Constellation of frequent herbage plants, based on their correlation in occurrence", *Vegetatio* 5/6: 105-111.
 DIERSCHKE, H. 1994. *Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 683 p.
 DIGBY, P.G.N., R.A. KEMPTON. 1987. "Multivariate analysis of ecological communities". London, New York, 206 p.
 DONOSO, C. 1994. "Ecología forestal". Editorial Universitaria, Santiago, 369 p.
 DONOSO, C. 1995. "Bosques templados de Chile y Argentina". Editorial Universitaria, Santiago, 484 p.
 ELLENBERG, H. 1956. *Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde*. E. Ulmer, Stuttgart, 136 p.
 FIGUEROA, H., M.A. OTEY, C. RAMIREZ. 1986. "Un método para la ordenación de gradientes vegetacionales", *Revista Soc. Chil. Estadística* 3(2): 105-119.
 GOODALL, W. 1978. Sample similarity and species correlation. En: R.H. Whittaker (ed.), *Ordination of plant communities*. Junk Publ., The Hague, 99-149 p.
 GREIG-SMITH, P. 1964. *Quantitative plant ecology*. London, 256 p.
 HILDEBRAND, R. 1983. "Die Vegetation der Tieflandsgebüsche des südchilenischen Lorbeerwaldgebietes unter besonderer Berücksichtigung der Neophytenproblematik", *Phytocoenologia* 11: 145-223.
 HILDEBRAND-VOGEL, R. 1988. "Substitute communities of the evergreen woods in Northwest Patagonia", *Flora* 180: 161-176.
 McINTOSH, R.P. 1978. Matrix and plexus techniques. En: R.H. WHITTAKER (ed.), *Ordination of plant communities*. Junk Publ., The Hague, 153-184 p.
 MÜLLER-DOMBOIS, D., & H. ELLENBERG. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York, London, Sydney, 547 p.
 OBERDORFER, E. 1960. "Pflanzensoziologische Studien in Chile", *Flora et Vegetatio Mundi* 2: 1-208.
 PISANO, E. 1954. "La vegetación de las distintas zonas geográficas chilenas", *Rev. Geogr. de Chile*, 11: 95-106.
 PISANO, E., M. DIMITRI. 1973. "Estudio ecológico de la región continental sur del área andino-patagónica", *I. Ans. Inst. Pat.* 4 (1-3): 207-271.
 RAMIREZ, C. 1968. "Die Vegetation der Moore der Cordillera Pelada, Chile", *Ber. Oberh. Ges. Natur- u. Heilk. Giessen*, 36: 95-101.
 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(2): 55-73.
 RAMIREZ, C., H. FIGUEROA. 1985. "Delimitación ecosociológica del bosque valdiviano (Chile) mediante análisis estadístico multivariado", *Studia oecologica* 6: 105-124.
 RAMIREZ, C., R. MACDONALD, C. SAN MARTIN. 1996. "Riesgos ambientales de la transformación de suelos en la Región de Los Lagos", *Ambiente y Desarrollo* 12 (1): 220-225.

- RAMIREZ, C., M. RIVEROS. 1975. "Los alerzales de la Cordillera Pelada: Flora y fitosociología", *Medio ambiente* 1 (1): 3-13.
- ROMERO, H. 1985. *Geografía de Chile: Geografía de los climas*. Santiago, Instituto Geográfico Militar, 243 p.
- SAIZ, F. 1980. "Experiencias en el uso de criterios de similitud en el estudio de comunidades", *Arch. Biol. Med. Exp.* 13: 387-402.
- SAN MARTIN, J., A. TRONCOSO, C. RAMIREZ. 1988. "Estudio fitosociológico de los bosques pantanosos nativos de la Cordillera de la Costa en Chile Central", *Bosque* 9: 17-33.
- SCHMITHÜSEN, J. 1956. "Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation", *Bonner Geographische Abhandlungen* 17: 1-86.
- WEINBERGER, P. 1973. "The regeneration of the Araucano-patagonic *Nothofagus* species in relation to microclimatic conditions", *Flora* 162: 157-179.
- WEINBERGER, P. 1974. "Verbreitung und Wasserhaushalt araukano-patagonischer Proteaceen in Beziehung zu mikroklimatischen Faktoren", *Flora* 163: 251-264.
- WEINBERGER, P. 1978. "Estudios sobre adaptación climática y las asociaciones de mirtáceas araucano-patagónicas", *Anales Parques Nac.* (Buenos Aires) 14: 133-160.
- WHITTAKER, R.H. 1967. "Gradient analysis of vegetation", *Biol. Rev.* 42: 207-264.
- WILLIAMS, W.T., J.M. LAMBERT. 1960. "Multivariate methods in plant ecology II", *J. Ecol.* 48: 689-710.