

Microclima y regeneración natural de Raulí, Roble y Coigüe (*Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*)

Microclimate and natural regeneration of *Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*

PETER WEINBERGER, CARLOS RAMIREZ

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

SUMMARY

The natural reproduction of *Nothofagus alpina*, *N. dombeyi* and *N. obliqua* was examined at 74 locations in Bío-Bío, Malleco and Cautín provinces (Chile). Relationships between the occurrence and growth of young plants and some microclimatic variables were studied by means of multivariate analyses. *N. alpina* is restricted to conditions of low light (<27%) and reduced evaporation, as well as to moderate air and soil temperatures. It avoids situations that involve frost hazard during the vegetation period. In comparison, *N. obliqua* is a typical heliophyte, preferring open sites of intensive light and high evaporation rates, and can even survive night temperatures around the freezing point. The microclimatic requirements of *N. dombeyi* were generally very similar to those of *N. alpina* within the investigated region. The ecological classification, particularly of the latter, is discussed in this paper.

Key words: *Nothofagus*, reproduction, microclimate, light, temperature.

RESUMEN

En 74 sitios ubicados en las provincias de Bío-Bío, Malleco y Cautín (Chile) se estudió la regeneración natural de *Nothofagus alpina*, *N. dombeyi* y *N. obliqua*. Mediante análisis multivariados se examinan las relaciones entre presencia y brote de estados juveniles con diversas variables microclimáticas. *N. alpina* crece en condiciones de baja luminosidad relativa (< 27% de la luz a pleno sol), evaporación reducida y temperaturas ambientales (aire y suelo) moderadas. No soporta sitios con heladas durante el período de crecimiento vegetativo. En cambio, *N. obliqua* se comporta como típica especie heliófila prefiriendo sitios expuestos, con alta luminosidad y evaporación, e incluso aceptando temperaturas nocturnas cercanas al punto de congelación. Las demandas microclimáticas de *N. dombeyi* en la región investigada son muy similares a las de *N. alpina*. Se discute la clasificación ecológica de esta última especie.

Palabras claves: *Nothofagus*, regeneración, microclima, luz, temperatura.

INTRODUCCION

Cuando árboles maduros remanentes de una tala continúan fructificando, significa que sus funciones vitales no han sido dañadas seriamente. La copa de un árbol alto, que sobresale del dosel, se encuentra en condiciones que no difieren mucho del macroclima y por ello la destrucción del bosque no altera su ambiente climático. La flora del sotobosque, en cambio, crece en un ambiente de radiación reducida, lo que provoca efectos microclimáticos secundarios, tales como mayor hume-

dad y moderada temperatura. En un bosque cerrado existen, por lo tanto, al menos dos microclimas superpuestos: el del sotobosque y el del dosel superior. Hierbas y arbustos bajos, así como también epífitos, requieren adaptarse sólo a uno de estos microclimas. Pero los árboles, y por lo general las lianas, viven durante su fase juvenil en condiciones microclimáticas muy distintas a las del individuo adulto. Cada especie arbórea tiene adaptaciones particulares que permiten la sobrevivencia de sus plántulas y con ello la regeneración a partir de semillas. Las fases arbóreas juveniles son muy

sensibles a cualquier alteración de su ambiente (Geiger, 1961, 1969; Mitscherlich, 1971; Lee, 1978; Rosenberg *et al.*, 1983).

Para diseñar métodos silvícolas, con sustentabilidad ecológica, es indispensable entender las relaciones entre el ambiente y la regeneración de las especies. Aunque referencias sobre condiciones microclimáticas de las formaciones boscosas chilenas son escasas (Del Pozo *et al.* 1989; Espinosa, 1972; Müller-Using, 1973; Pimstein, 1974; Rozzi *et al.* 1989; Veblen *et al.*, 1978, 1979; Weinberger, 1973, 1974, 1978), se ha planteado la necesidad de un desarrollo silvícola con especies nativas del país (Donoso y Lara, 1999).

Nothofagus alpina (POEPP. et END.) OERST. (Raulí) se considera una especie altamente promisoría como árbol maderero. Esta especie se asocia a *Nothofagus dombeyi* (MIRB.) BL. (Coigüe) y *Nothofagus obliqua* (MIRB.) BL. (Roble) o es reemplazada por ellos. La regeneración de todas ellas depende de la altitud, la topografía y la cobertura arbórea (Weinberger y Ramírez, 1999), factores que determinan las características microclimáticas del piso del bosque donde se produce la regeneración. En el presente estudio se comparan 74 sitios con presencia de las especies mencionadas ubicados en cinturones cordilleranos de las provincias de Bio-Bío, Malleco y Cautín. Analizando el conjunto de variables microclimáticas se trata de interpretar causalmente las relaciones entre el vigor de la regeneración y el ambiente. Los factores microclimáticos considerados son luminosidad, temperatura y evaporación, usando como indicador de su importancia el crecimiento de las fases juveniles de las especies de *Nothofagus* en su ambiente natural. Se pretende reconocer y caracterizar, mediante análisis multivariados, la influencia relativa que los parámetros microclimáticos individuales tienen sobre la regeneración por semillas de las especies estudiadas.

MATERIAL Y METODOS

Sitios e inventarios. La transición latitudinal entre los macroclimas de la Zona Mediterránea (mesomórfica) y la Zona Austral (higromórfica) de Chile se ubica alrededor de los 38° de latitud Sur (Amigo y Ramírez, 1998; Huber, 1975; Romero, 1985). En dirección ecuatorial aumenta la radiación solar efectiva y con ello la probabilidad de períodos de sequía prolongados, lo que tiene importantes

consecuencias, tanto para el desarrollo de los suelos (Besoain, 1985) como también para la composición florística y ecología de la vegetación (Donoso, 1995; Ramírez y Figueroa, 1987; San Martín y Ramírez, 1987). En esta región transicional (provincias de Bío-Bío, Malleco y Cautín) se encuentra la parte central del área de distribución de *N. alpina*, que ocupa considerables extensiones de ambas cordilleras, preferentemente en forma de renovales abandonados (Ramírez *et al.*, 1997). Allí se establecieron ocho áreas de estudio (fig. 1), y en cada una de ellas se seleccionaron de 5 a 16 sitios de 30 m² en promedio, que presentaban poblaciones puras o mixtas de plántulas de *N. alpina*, *N. obliqua* o *N. dombeyi*, ocupando al menos un 3% de la superficie con vastagos de entre 0,25 - 1,25 m de alto. En total se trabajaron 74 sitios. Tres cuartos de ellos corresponden a una serie sobre la cual ya se informaron resultados sinecológicos (Weinberger y Ramírez, 1999). Dichos autores entregan detalles relacionados con criterios generales de la selección de los sitios y del método fitosociológico utilizado (Dierschke, 1994).

Los trabajos de terreno se realizaron en épocas con completo desarrollo del follaje arbóreo, comprendiendo dos períodos: uno de diciembre de 1996 hasta abril de 1998 (Serie I, 48 sitios), y otro desde diciembre de 1998 hasta abril de 1999 (Serie II, 26 sitios). La luminosidad relativa se midió durante todo el estudio; las temperaturas promedio de aire y suelo, desde 1996 a 1998 y las temperaturas extremas junto con la evaporación, de 1998 a 1999.

Las mediciones se hicieron en períodos con cielo casi o totalmente despejado para captar aquellas situaciones climáticas que causan estrés en la vegetación, situaciones que para los factores evaporación, temperaturas máximas y temperaturas mínimas están ligadas a cielos despejados. Cada período de medición se extendió normalmente de cinco a seis días, prolongándolo cuando el cielo se presentó nublado.

Con los sitios de la Serie I se cubrió un amplio rango altitudinal (de 280 m a l 400 m s n m), incluyendo hábitats típicos de las tres especies de *Nothofagus*. La Serie II, en cambio, se limitó al cinturón altitudinal de 700 m a 1.000 m, preferido por *N. alpina*.

Morfometría. La respuesta de las plántulas a los factores microclimáticos se determinó mediante su crecimiento anual. Para ello, en cada sitio se seleccionaron 15 individuos al azar y en el brote

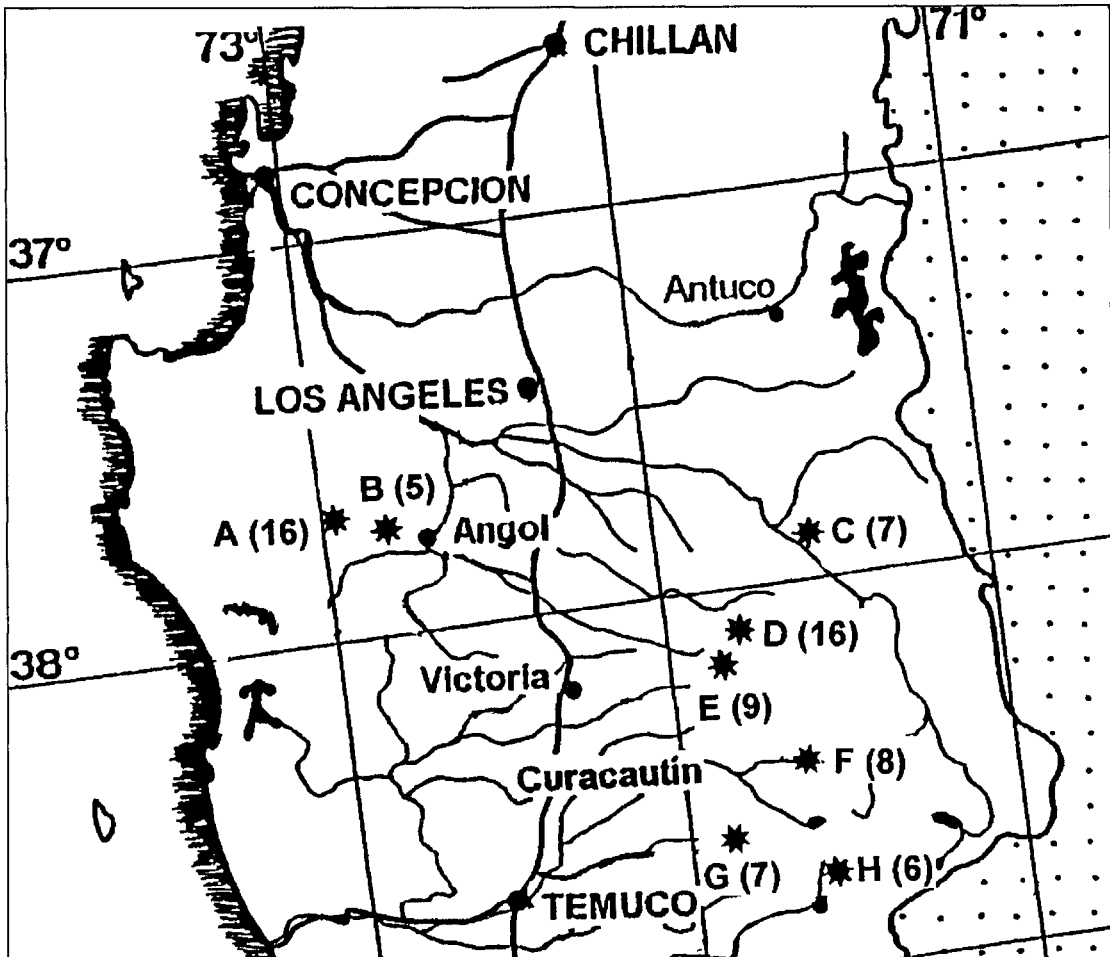


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio (letras mayúsculas) y número de parcelas (entre paréntesis): A = Sector Cortico en Parque Nacional Nahuelbuta, B = Sector Lleu-lleu en Cordillera Nahuelbuta, C = Ralco en Alto Bío-Bío, D = Reserva Nacional Malleco, E = Parque Nacional Tolhuaca y Fundo Bella Vista, F = Reserva Nacional Malalcahuello, G = Parque Nacional Los Paraguas y Fundo Laguna Quepe, H = Reserva Nacional China Muerta y Fundo Coyam Bajo.

Location of study areas (capital letters) and number of respective samples (between parentheses): A = Cortico sector in Nahuelbuta National Park, B = Lleu-lleu sector in Cordillera Nahuelbuta, C = Ralco in Alto Bío-Bío, D = Forest Reservation Malleco, E = National Park Tolhuaca and Fundo Bella Vista, F = Forest Reservation Malalcahuello, G = National Park Los Paraguas and Fundo Laguna Quepe, H = Forest Reservation China Muerta and Fundo Coyam Bajo.

apical más desarrollado de cada uno, se midió el crecimiento del año. Esta medición se realizó al final de la época de crecimiento. En las especies caducifolias (*N. alpina* y *N. obliqua*) la separación entre el crecimiento de la temporada anterior y el de la actual se reconoce, porque en el punto donde salió el brote nuevo las hojas son más chicas y porque el mismo no está lignificado. *N. dombeyi*, por ser siempreverde, sigue respondiendo con crecimiento a períodos favorables hasta el mes de abril. Por la ausencia de una clara periodicidad en

su crecimiento se estimó la abundancia/coertura de las plántulas, en lugar del crecimiento del brote (Dierschke, 1994). En cada sitio se calculó el promedio de los 15 valores individuales y los promedios se clasificaron según tamaño en cinco categorías (cuadro 1).

Luminosidad. Las mediciones de luminosidad en formaciones vegetales secundarias presentan dificultades por la irregular estructura y estratificación de ellas. Por ello, para captar el sombreado lateral provocado por arbustos y árboles bajos, se

CUADRO 1

Categorías de incremento del brote anual (mm) y de la cobertura (%) en fases juveniles de especies del género *Nothofagus*, usada en las ordenaciones.

Classification of yearly lengthening growth (mm) and cover (%) in young plants of *Nothofagus* species, used in ordinations

	Categorías de incremento				
	1	2	3	4	5
Crecimiento anual (mm)	0 - 50	51 - 100	101 - 150	151 - 200	> 200
Cobertura (%)	3 - 10	10 - 25	25 - 50	> 50	-
Simbología usada en figuras 3 y 5	●	●	●	●	●

empleó un método hemisférico (Anderson, 1964; Szeicz, 1968). Con un luxímetro (Testoterm 0500) se realizaron una medición vertical y ocho mediciones inclinadas (en un ángulo de 45°) en rumbos equidistantes de la brújula. Las mediciones se realizaron siempre en el lapso comprendido entre tres horas antes y después de la culminación del sol (hora oficial: 11 a 17 h). Se obtuvieron así 18 valores por parcela, los que se promediaron. Las mediciones referenciales en campo abierto, junto a la parcela, se tomaron de la misma forma, de manera que los promedios resultantes integran la radiación directa y difusa.

Temperatura promedio del aire y suelo (T_{EF}). Para la medición de temperaturas promedio del aire y suelo, se empleó el método de inversión de la sacarosa, que permite determinar temperaturas integradas durante períodos prefijados (Steubing y Fangmeier, 1992). El principio del método se basa en la hidrólisis de una solución de sacarosa que ante una alta concentración de iones hidrógeno forma una mezcla equimolar de monosacáridos (glucosa y fructosa). Como esta inversión depende de la temperatura, mientras más alta sea ésta, más rápidamente se produce el fraccionamiento del azúcar, que se puede medir con un polarímetro. Una relación matemática sirve para calcular la "temperatura efectiva" (T_{EF}) expresada en °K. La relación de la temperatura con la inversión de la sacarosa no obedece a una función lineal, sino exponencial, de manera que T_{EF} no es estrictamente idéntica con la temperatura absoluta y sirve sólo como valor comparativo. Cuando por razones prácticas algunas temperaturas típicas se expresan en la

unidad Celsius (°C = °K - 273,15) se las provee del signo ~ para indicar su carácter variable (Buschmann y Hajek, 1988; Brechtel, 1968; Pimstein, 1974; Steubing y Fangmeier, 1992). En cada sitio se instalaron dos envases de medición a una altura de 25 cm sobre suelo, y otros dos se enterraron a 8 cm de profundidad.

Fluctuación de temperatura. Las temperaturas extremas diarias se registraron con termómetros digitales (General Technic GT 7279) instalados en el centro de las poblaciones estudiadas a una altura de 25 cm sobre suelo, protegidos de la radiación solar directa.

Evaporación. El objetivo de la investigación exigía la medición simultánea en diversas parcelas diseminadas en terreno de difícil acceso; por ello el equipo debía ser de fácil transporte, de rápida instalación, funcionar varios días sin control y entregar valores reproducibles. La revisión de literatura no permitió encontrar un diseño de evaporímetro que cumpliera todos los requisitos mencionados (Häckel, 1999; Jones, 1992; Lee, 1978; Rosenberg *et al.*, 1983; Steubing y Fangmeier, 1992). Por ello, se diseñó un atmómetro de yeso de fácil confección e instalación en el terreno (Weinberger, 2000). Este atmómetro de yeso sirve para la obtención de un gran número de datos de evaporación semicuantitativos comparativos. En cada sitio se instalaron tres atmómetros a 25 cm sobre el suelo, distribuidos equidistantes en la respectiva población. La instalación y colecta se realizó siempre durante horas de la tarde, cuando la humedad relativa del aire estaba aumentado, para disminuir un posible error metodológico.

Transformación de datos. Para lograr la comparabilidad de los resultados de diferentes áreas, los datos crudos se homogeneizaron y estandarizaron. Se producen así simplificaciones que son convenientes, ya que facilitan la interpretación (Digby y Kempton, 1987; Wildi, 1986).

La *luminosidad* de los diferentes lugares y períodos se usa en forma relativa, es decir, como porcentaje de aquella medida simultáneamente a campo abierto.

Para normalizar los promedios de la *temperatura efectiva* T_{EF} (aire, suelo) de diferentes períodos se utilizaron datos de la caseta meteorológica en Malalcahuello (estación base), considerando que las diferencias térmicas entre los sitios se mantienen con cualquier temperatura (comparar con figura 2) y que en toda la región investigada las variaciones de temperatura son similares. Aunque estas premisas carecen de una validez absoluta, son indispensables para diseñar un apropiado modelo de cálculo (Brechtel, 1968; Wildi, 1986).

La nivelación a la estación base resulta en diferencias que serán positivas o negativas según que los sitios son más cálidos o más fríos que la estación base. Pero como el programa CANOCO (Canonical Community Ordination) no acepta valores negativos para los análisis de promedios ponderados (Ter Braak, 1988) la temperatura promedio más baja ($4,4^{\circ}$ K más frío que la estación base), correspondiente a un rodal mixto de Coigüe y Lenga, se consideró como cero. A partir de este valor se aumentaron uniformemente los valores individuales en $4,4^{\circ}$. La diferencia, expresada en $^{\circ}$ K, indica cuanto más cálido es cada uno de los otros sitios estudiados:

$$\text{Dif}_{\text{CPR}} = T_{\text{SIT}} - T_{\text{BAS}} + 4,4^{\circ}$$

(Dif_{CPR} = Diferencia comparable; T_{SIT} = Temperatura del sitio durante el período de observación; T_{BAS} = Temperatura promedio medida en Malalcahuello durante el mismo período).

Las *temperaturas extremas* medidas en una caseta meteorológica (2 m de altura) no son comparables con las temperaturas extremas medidas cerca del suelo (0,25 m de altura), que muestran una mayor fluctuación diaria. Para la transformación de las temperaturas máximas y mínimas se utilizó como valor referencial el promedio más bajo de cada serie, calculando las diferencias con los otros sitios.

Dentro de cada área de estudio se eligió un lugar, abierto y con vegetación baja, con un fuerte

potencial de evaporación, para instalar atmómetros de yeso cuyos promedios sirvieron como referencia para la *evaporación relativa*, igualándolos a 100%.

Análisis multivariados. Como las series I y II fueron muestreadas en forma diferente, se las analizó en forma separada. Los datos de variables ambientales y de crecimiento se correlacionaron empleando el programa CANOCO. En primer lugar se calcularon, mediante análisis de correspondencias canónicas (Canonical Correspondence Analysis, CCA) los "valores propios" (= medida de importancia) de las variables y la explicación porcentual de la variación existente en la presencia y morfometría de las plántulas de *Nothofagus*. Luego se realizaron ordenaciones que visualizan las relaciones entre variables ambientales y plántulas. Mediante análisis de redundancia (RDA) se determinaron gradientes que son combinaciones lineales de las variables seleccionadas. Estos se presentan en los gráficos como coordenadas secundarias e indican la dirección relativa de sus efectos (Figuroa *et al.*, 1986; Ter Braak, 1987; 1988; Ter Braak y Prentice, 1988; Weinberger y Ramírez, 1999).

CANOCO incluye como paso rutinario un examen de los datos elaborados con respecto de covariables perturbantes y, en caso positivo, ellas son consideradas en el cálculo de los valores propios. Diferencias ambientales entre los sitios ubicados en la Cordillera de la Costa y en la Cordillera de los Andes teóricamente podrían causar tales efectos, sin embargo el examen respectivo resultó negativo.

Justificación de la premisa adoptada. En Nahuelbuta se comparó el microclima de 5 sitios distribuidos en un área de aproximadamente 30 km², donde existía regeneración de *Nothofagus alpina*, *N. dombeyi*, *N. obliqua*, *N. antártica* o *N. pumilio*. La figura 2 muestra las fluctuaciones de temperatura en tres de ellos, medidas en una semana en la cual se presentó un enfriamiento paulatino. Para saber si las temperaturas variaron en forma similar y con qué grado de similitud entre ellas, se realizó un cálculo de correlaciones, ya que si dos microclimas varían en forma similar, las temperaturas deberían mostrar correlaciones positivas significativas. Con los 5 sitios de Nahuelbuta se dan 20 posibles comparaciones y todas resultaron positivas (cuadro 2). Las correlaciones entre máximas fueron más altas que entre mínimas, debido a la

CUADRO 2

Correlaciones entre temperaturas extremas (25 cm sobre suelo) de sitios en la Cordillera de Nahuelbuta con regeneración de especies de *Nothofagus* (6 - 13.01.1972).
Correlations between extreme temperatures (25 cm above soil) of sites in Nahuelbuta Cordillera with regeneration of *Nothofagus* species (6 - 13.01.1972).

Especies	Temperaturas máximas				
	<i>N. pumilio</i>	<i>N. dombeyi</i>	<i>N. antarctica</i>	<i>N. alpina</i>	<i>N. obliqua</i>
<i>N. pumilio</i>	—	+0,92 **	+0,90**	+0,88 **	+0,97 ***
<i>N. dombeyi</i>	+0,77 *	—	+0,99 ***	+0,98 ***	+0,98 ***
<i>N. antarctica</i>	+0,85 **	+0,74 *	—	+0,98 ***	+0,97 ***
<i>N. alpina</i>	+0,76 *	+0,99 ***	+0,76 *	—	+0,95 ***
<i>N. obliqua</i>	+0,77 *	+0,97 ***	+0,79 *	+0,96***	—
Temperaturas mínimas					

*, **, ***: Significativas a los niveles de 10, 1 y 0,1%.

fuerte influencia de los factores topográficos en el segundo caso. Microclimas de biótopos con presencia de las especies consideradas en este trabajo estuvieron más estrechamente relacionados entre ellos, que con los de *N. antártica* y *N. pumilio*, aunque también tuvieron correlaciones positivas. Este resultado se consideró como prueba de que la mencionada premisa es aceptable, y que el lapso de una semana es suficientemente largo como para estudiar el tipo de relaciones analizadas.

RESULTADOS DEL ANALISIS MULTIVARIADO DE LAS MEDICIONES MICROCLIMATICAS

Valores propios y correlaciones ponderadas.
Las diversas variables de cualquier constelación microclimática influyen en la vegetación con diferente intensidad; esto puede ser evidenciado a través de la determinación de sus valores propios.

La serie I presenta un 17,7% de la variación atribuible a la "altitud", mientras que la serie II sólo un 2,5% de ella (cuadro 3), debido a la diferente extensión de los rangos altitudinales de ambas series. En cambio, la influencia de la luminosidad relativa fue similar en ambos casos, dado que los espectros de cobertura arbórea y densidad eran idénticos. En ambas series existe una correlación negativa alta entre luminosidad y cobertura ($r = -0,95$ y $-0,88$, respectivamente).

En la serie I interesaba saber cómo se segregan las tres variables considerando sus diferentes efectos sobre la regeneración. Los datos (cuadro 3) demuestran que la variable "temperatura del suelo" está primero, ya que explica el 27,9 % de la variación total. La correlación ponderada entre temperatura edáfica y vegetación mostró un coeficiente de $r = 0,68$. La temperatura del aire y la luminosidad relativa son menos efectivas, pero sí moderadamente significativas, con valores propios y coeficientes de correlación casi idénticos ($r = 0,58$).

Al examinar los valores propios de la serie II (cuadro 3) se observa que las temperaturas mínimas diarias explican una alta variación vegetal, en cambio, las temperaturas máximas diarias sólo el 9,4%. El valor propio de la variable "fluctuación térmica" se ubica entre los de las dos variables básicas. La regresión entre fluctuación y temperatura máxima posee una alta correlación ($r = +0,94$), en cambio, con la mínima es poco significativa ($+0,45$). Tales relaciones señalan efectos muy diferentes en la distribución y crecimiento de las especies estudiadas de las temperaturas bajas y altas.

Para la variable "evaporación" se determinaron coeficientes de correlación que no sobrepasaron $r = 0,54$, vale decir, que su influencia en la variación vegetal fue independiente. Sin embargo, es importante, ya que explica un 39,4 % de la variación.

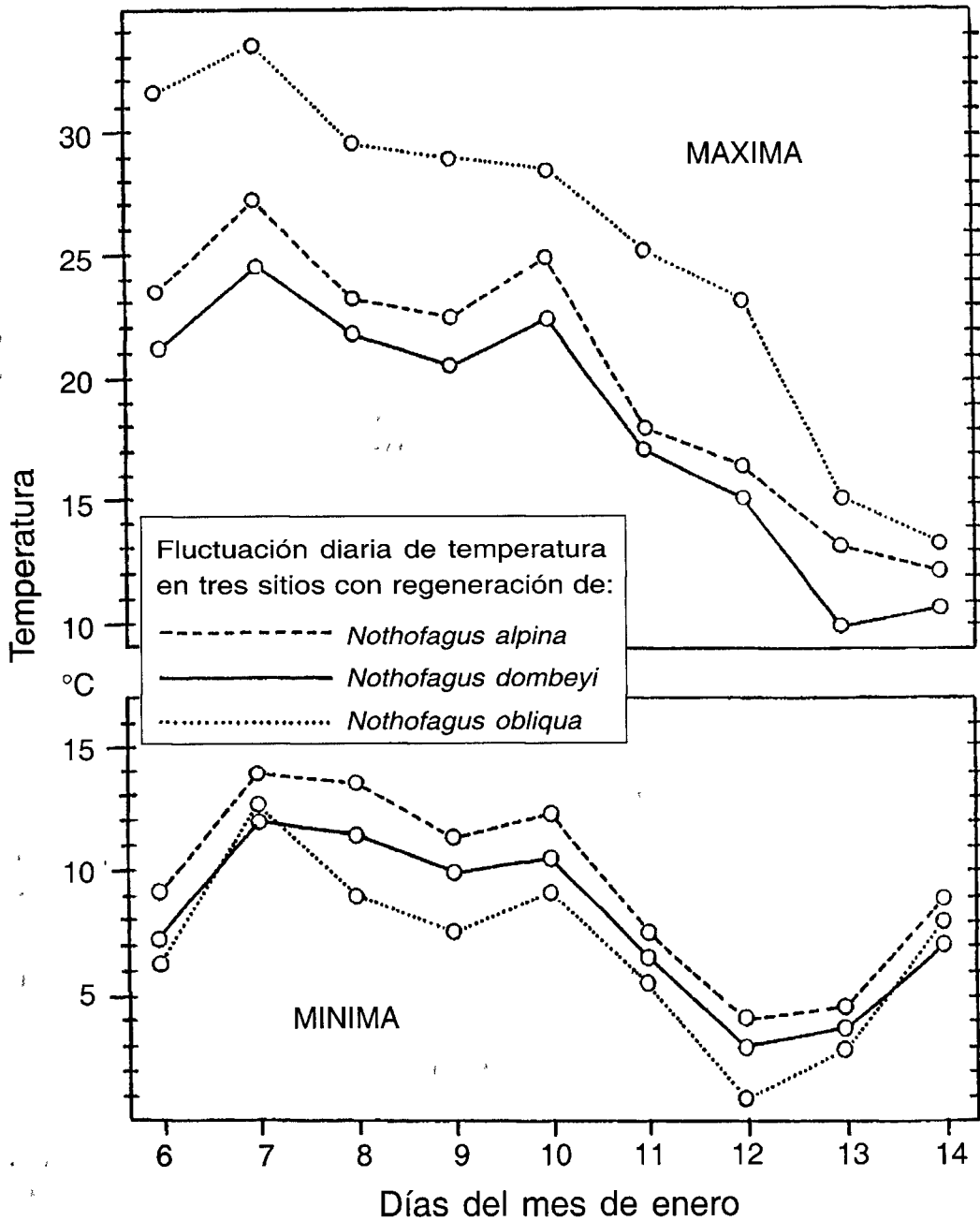


Figura 2. Curvas típicas de temperaturas extremas diarias en sitios con existencia de fases juveniles de especies del género *Nothofagus*, en el mes de enero.

Typical curves of temperature extremes at sites with young *Nothofagus* plants in January

CUADRO 3

Valores propios y porcentaje explicativo de variables microclimáticas independientes, es decir, sin consideración de las correlaciones mutuas.

Eigenvalues and percentage variance accounted for by independent microclimatic variables (correlations between them are not considered).

	Período			
	Dic. 1996 - Abr. 1998		Dic. 1998 - Abr. 1999	
Valores propios	Absoluto	%	Absoluto	%
Altitud	0,26	17,7	0,03	2,5
Luminosidad relativa	0,30	20,3	0,26	24,4
Temperatura del suelo	0,42	27,9	-	-
Temperatura del aire	0,31	20,5	-	-
Temperatura máxima diaria	-	-	0,10	9,4
Temperatura mínima diaria	-	-	0,54	49,8
Fluctuación térmica diaria	-	-	0,20	18,3
Evaporación	-	-	0,44	39,4

SERIE I

Luminosidad. Debido a que la radiación solar constituye el factor primordial del clima, se podría esperar para la luminosidad relativa valores propios más altos que aquellos presentados (cuadro 3). El resultado indica que gran parte de su influencia en la distribución vegetal se realiza a través de variables secundarias, particularmente de la temperatura. En forma acumulada, las variables "luminosidad" y "temperatura del aire" dan cuenta del 30,7% de la varianza total (fig. 3). Las líneas trazadas delimitan los sectores del espacio abstracto que ocupan *N. alpina* y *N. obliqua*. La distribución de especies resultante de esta ordenación debe interpretarse considerando tales relaciones secundarias.

Generalmente la regeneración de *N. alpina* en la región se limita a lugares donde los arbustos o árboles otorgan cierta protección mínima (Weinberger y Ramírez, 1999). Con vista al eventual empleo silvícola de la especie cabe preguntarse: ¿cuál es su tolerancia y bajo qué condiciones de luminosidad alcanza un crecimiento óptimo? El desarrollo de plántulas más eficientes fue determinado en las dos series con 17,6% y 21,0% de luminosidad relativa. A la derecha de la ordenación (fig. 3) están algunos sitios cuya luminosidad muy baja condiciona un crecimiento reducido. En las parcelas más oscuras (2%) se constató muerte de

plántulas después de un año. Pero con un 6% de luz el desarrollo fue absolutamente normal.

El óptimo de *N. dombeyi* (23,8%) se ubicó entre los valores de las dos especies congéneres. En la región investigada el Coigüe ocupa los hábitats de alta luminosidad (>40%) pero solamente a gran altitud (>1.050 m). Con relativa frecuencia se encontraron plántulas en sitios de muy baja luminosidad aunque es probable que no logren sobrevivir. Lo cierto es que, respecto de la luz, las exigencias para germinación y primer desarrollo de *N. dombeyi* fueron menores que las de *N. obliqua*. Para esta última, en ambas series, los valores óptimos resultaron más altos (35,1% y 43,2%).

Temperatura promedio del aire. La figura 3 muestra las diferencias térmicas (+°K) frente al sitio más frío del muestreo (marcado con asterisco) que correspondió a un rodal de *N. dombeyi* de transición hacia bosque de *N. pumilio*, a 1.360 m de altitud en Malalcahuello, en el cual durante el período estival se determinó una temperatura efectiva del aire de 284,8 °K (~11.6°C).

N. alpina fue bastante plástico a la temperatura comparable, ya que su rango comprendió valores promedios entre +1 y +9°K y su valor óptimo fue de +4,4°K (~16°C). *N. dombeyi* manifestó una ligera tendencia hacia temperaturas ambientales menores. En cambio *N. obliqua* tuvo, de acuerdo con su rango de luminosidad preferido, también

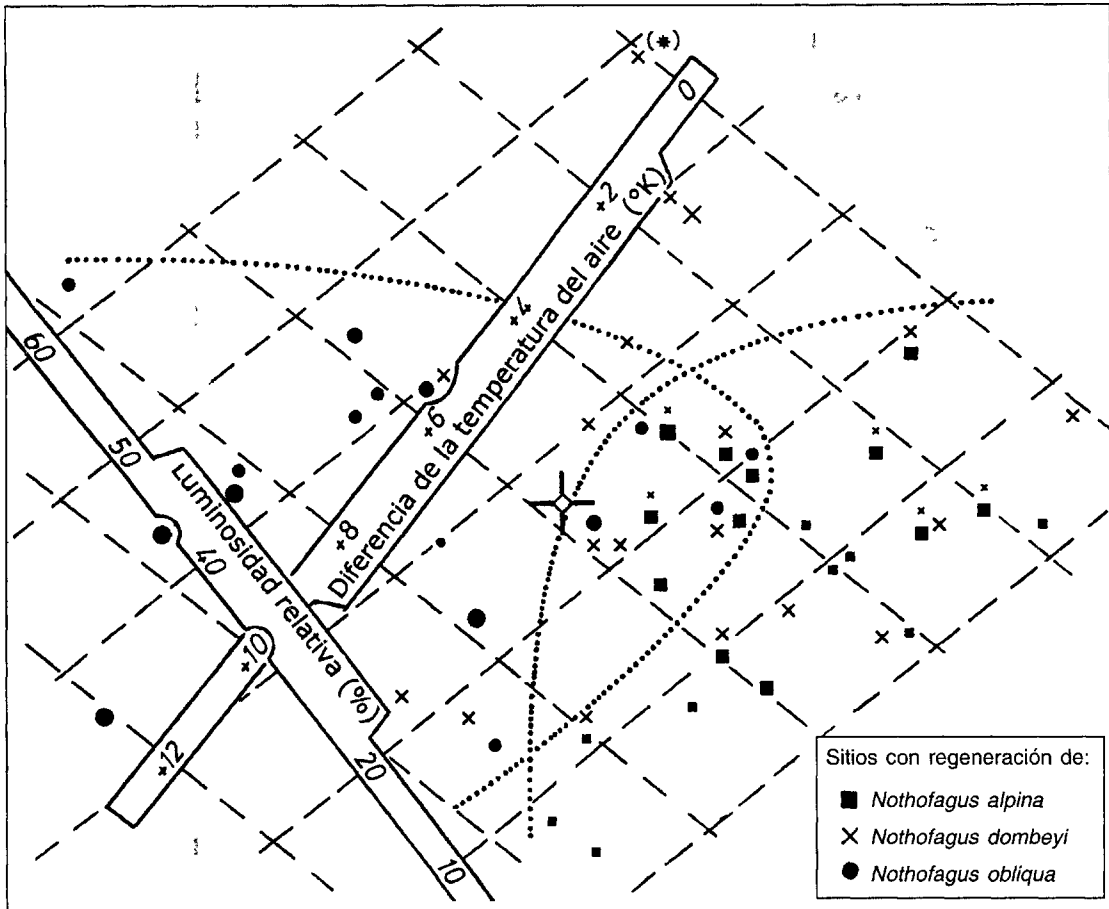


Figura 3. Ordenación CANOCO de las parcelas de serie I: Relaciones entre factores microclimáticos (luminosidad relativa, temperatura del aire comparativa a 25 cm sobre el nivel del suelo) y crecimiento/cobertura de plántulas de especies de *Nothofagus*. El tamaño de símbolos indica las categorías respectivas (cuadro 1). Líneas punteadas delimitan sectores del espacio abstracto ocupados por *N. obliqua* y *N. alpina*, respectivamente. (*) = Parcela referencial.

CANOCO ordination of series I sites: Relationships between microclimatic variables (percentage light intensity, comparative air temperature 25 cm above soil) and growth/cover of young *Nothofagus* plants. Symbol size shows the respective categories of Table 1. Dotted lines delimit fields of the abstract space occupied by *N. obliqua* and *N. alpina*, respectively. (*) = Reference site.

un óptimo térmico más alto (valor comparativo +7,3°K, ~19°C).

Temperatura del suelo. Aunque la temperatura edáfica varía gradualmente en profundidad, los promedios analizados se midieron a una profundidad definida (8 cm). El respectivo coeficiente de correlación señaló una dependencia de la insolación más fuerte que la de la temperatura del aire (+0,45 versus 0,36). El sitio referencial en el gráfico (fig. 4) fue un denso rodal de Coigüe en el Volcán Llaima, situado a 1.260 m s n m, donde se midió un promedio de 281.1°K (~8°C). Los

biotopos de Raulí y Coigüe fueron bastante similares en cuanto a esta variable, en cambio, Roble se regeneró solamente en lugares con suelos más templados. El hallazgo más frío de esta última especie superó los ~13°C, mientras que el más templado, alcanzó el alto valor de ~26°C.

SERIE II

Temperatura máxima. Debido a la estrecha correlación entre fluctuación y temperatura máxima, no fue posible obtener una información definitiva considerando ambas simultáneamente (Ter Braak,

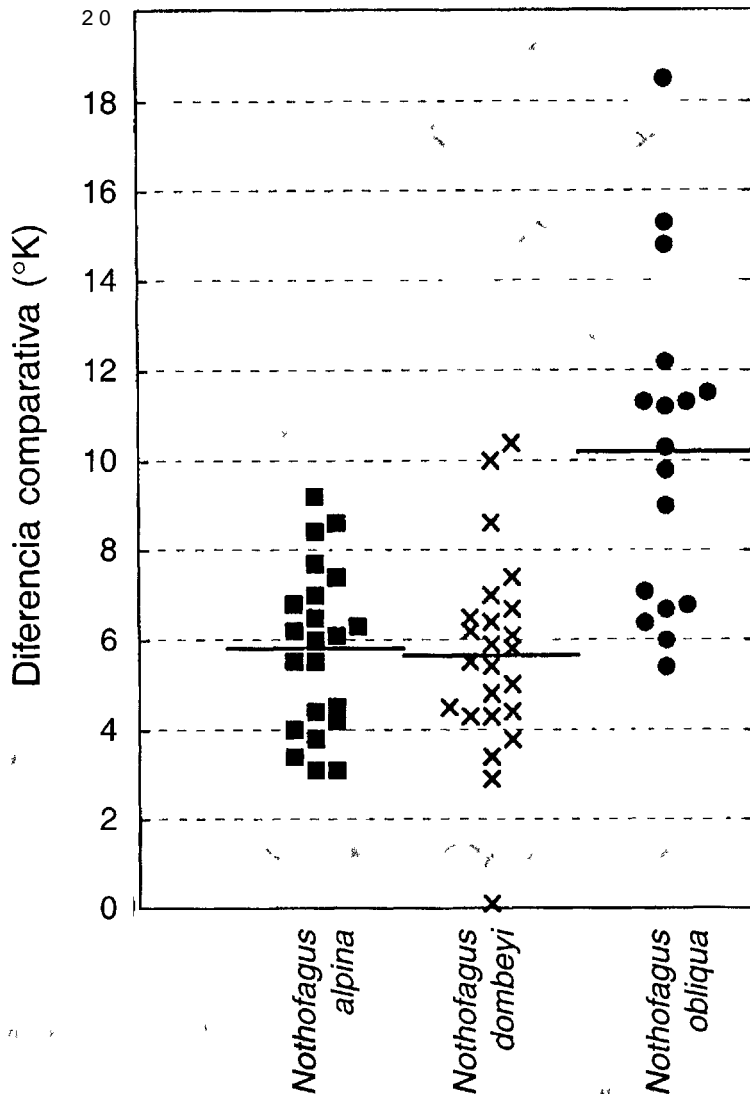


Figura 4. Diferencias térmicas de los sitios con regeneración de *Nothofagus alpina*, *N. dombeyi* y *N. obliqua* con el promedio (281,1°K ~8°C) del sitio referencial más frío del muestreo (Volcán Llaima 1.260 m de altitud). Las líneas horizontales indican los promedios de las especies.

Temperature comparison of the sites with regeneration of *Nothofagus alpina*, *N. dombeyi* and *N. obliqua* with the coolest stand (stand 281, 1°K ~ 8°C) of the entire sample (Llaima volcano, 1,260 m altitude) Horizontal lines indicate species means.

1988). Por consiguiente, sólo se consideró la temperatura máxima. Los promedios ponderados de *N. alpina* y *N. dombeyi* fueron similares, encontrándose con 3 a 4 °K por debajo de aquellos de *N. obliqua* (~30°C; comparar con figura 2). Pero los rangos de ambas fueron bastante amplios, y en ciertos sitios con presencia de *N. alpina* se registraron temperaturas máximas semejantes a sitios

con *N. obliqua*. Esto se manifiesta en grandes desviaciones estándares de la temperatura máxima, valores que para Raulí y Coigüe alcanzaron tres veces el valor para plántulas de Roble. Debido a estas circunstancias, la variable "Temperatura máxima" apenas permite diferenciar entre las tres especies, siendo muy bajo el valor propio correspondiente (cuadro 3).

Temperatura mínima. De todas las variables utilizadas, la temperatura mínima entregó el más alto valor explicativo de la variación vegetal estudiada (cuadro 3). En la mayoría de los biótopos de *N. alpina* se mantuvieron los valores de las temperaturas nocturnas, por lo menos en 2,5°K por encima del sitio referencial más frío, es decir, en el rango de -5,5 a ~8°C. *N. obliqua* ocupó generalmente los sectores de temperaturas mínimas más bajas (figs. 2 y 5). El promedio ponderado de *N. alpina* se ubicó sólo 2,4°K por sobre él de *N. obliqua*, diferencia que numéricamente parece poco importante, sin embargo, dada la

reducida oscilación de los valores individuales y la pequenez de las desviaciones estándares puede tener importancia. Lo esencial es el carácter comparable de los valores presentados: *N. alpina* evita estrictamente los sitios donde las temperaturas nocturnas estivales pueden descender al punto de congelación, y *N. dombeyi* se ubica en una posición intermedia entre las otras especies congéneres investigadas (comparar con figura 2).

Evaporación. En todos los sitios con presencia de *N. obliqua* se registraron tasas de evaporación que por lo menos alcanzaron el 70% de la parcela

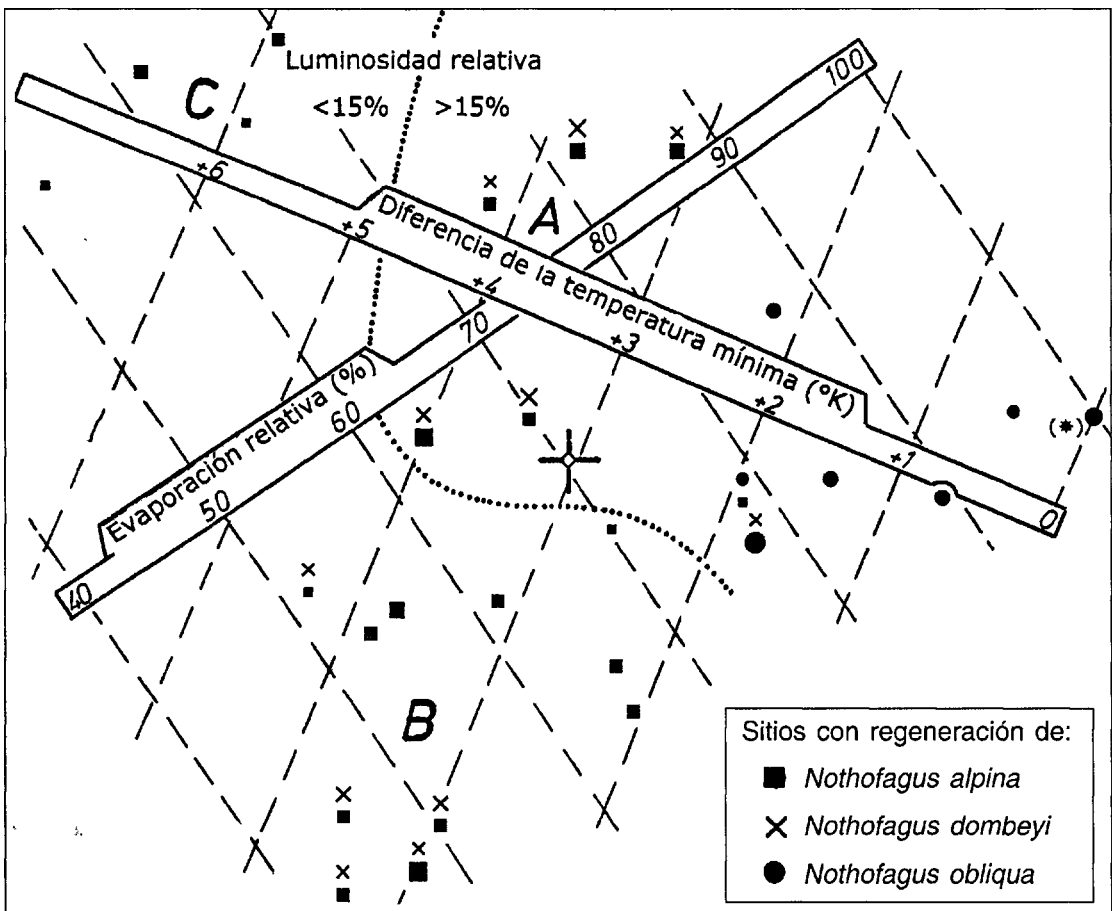


Figura 5. Ordenación CANOCO de las parcelas de la serie II: Relaciones entre factores microclimáticos (evaporación relativa, temperatura mínima comparativa) y crecimiento/cobertura de plántulas de especies del género *Nothofagus*. El tamaño de símbolos indica las categorías del cuadro 1. La línea punteada separa los rangos de luminosidad baja y alta. Tipos de biótopos: A = Luminosos, térmicamente equilibrados y secos; B = Sombríos, térmicamente equilibrados y húmedos; C = Sombríos, térmicamente variables y húmedos. (*) = Parcela referencial. CANOCO ordination of series II sites: Relationships between microclimatic variables (relative evaporation and comparative minimum temperature) and growth/cover of young *Nothofagus* plants. Symbol sizes show respective categories of Table 1. Dotted line separates ranges of low and high percentage light intensity. Biotope: A = High light intensity, balanced temperature and dry; B = Shady, balanced temperature and humid; C = Shady, variable temperature and humid. (*) = Reference site.

referencial. Los factores determinantes de esta variable son la temperatura, el déficit de saturación del aire y el viento. Los sitios con presencia de plántulas de Roble fueron los normalmente abiertos, de modo que presentaron una intensiva evapotranspiración. Para *N. obliqua* se determinó el promedio ponderado de 82,2%, en cambio, para *N. alpina* y *N. dombeyi* fue un 25% más bajo. Las dos últimas especies se limitaron a biótopos con estrés hídrico moderado. Los promedios de algunos sitios oscilaron entre 35% y 40%, lo que significa que los días de evaporación poco significativa fueron frecuentes.

La ordenación de la figura 5 visualiza los efectos combinados de temperaturas mínimas y evaporación en forma acumulada que explican el 59,7% de la variación florística. También señala la distribución en el espacio abstracto de los rangos de la luminosidad relativa. Alta luminosidad es el resultado de una cobertura arbórea reducida, y esto conduce generalmente al riesgo de heladas nocturnas y/o aumento del estrés hídrico. En tales biótopos predominó la regeneración de *N. obliqua* (figura 5, lado derecho). En condiciones más moderadas prevalecieron *N. dombeyi* y *N. alpina*. Esta distribución espacial en el gráfico permite separar tres tipos de biótopos:

En los biótopos del tipo A, la luz es relativamente fuerte, pero la topografía (pendiente, agua corriente) evita la formación de bolsones de frío, la evapotranspiración es relativamente intensa. El tipo B se caracteriza por presentar temperaturas nocturnas también de rango mediano, pero poca luz y reducida evaporación; en ellos se asocian con *N. alpina* algunas especies típicas del bosque siempreverde, a saber: *Weinmannia trichosperma* CAV. (Tineo), *Laureliopsis philippiana* LOOSER (Tepa), *Hydrangea serratifolia* F. PHIL. (Pehueldén), *Aextoxicon punctatum* R. et P. (Olivillo), *Azara lanceolata* HOOK. fil. (Corcolén), *Drimys andina* (REICHE) R. A. RODR. et QUEZ. (Canelo enano) (Weinberger, 1997). En los tipos A y B hay escasa regeneración vigorosa de *N. dombeyi*. En el tipo C la luminosidad y evapotranspiración son bajas, pero las temperaturas nocturnas son particularmente altas. En tales condiciones sólo se observó débil crecimiento de *N. alpina* y algunas especies típicas de comunidades ecotonales, tales como: *Gevuina avellana* MOL. (Avellano), *Lomaria dentata* (R. et PAV.) R. BR. (Piñol), *Sophora macrocarpa* SM. (Mayú), *Libertia elegans* POEPP. (Calle-Calle) (Weinberger y Ramírez, 1999).

DISCUSION

La luminosidad fue muy alta en la región investigada. De acuerdo, sobre todo con la hora, las mediciones de la radiación directa variaron entre 105 y 120 kLx. Es sabido que los árboles logran generalmente el máximo de actividad fotosintética con intensidades luminosas muy por debajo de la plena luz solar. Por encima de la saturación de luz, un aumento de la luminosidad no provoca una intensificación de la fotosíntesis, valor límite que en los árboles heliófitos oscila en el rango de 25 a 50 kLx. Árboles esciófitos siempreverdes se satisfacen con 5 a 10 kLx (Daubemire, 1974; Larcher 1973, 1994; Müller, 1991; Rosenberg *et al.*, 1983). En la región investigada *N. alpina* y *N. dombeyi* se comportaron como representantes del último grupo (figs. 3 y 5). Abundante regeneración de *N. obliqua* se encontró generalmente con alta luminosidad, pero la figura 3 demuestra que esta especie es capaz de lograr buen crecimiento también con sólo 23% de luminosidad relativa.

Aparte de los efectos fotosintéticos de la luz también merecen consideración los morfogenéticos. Pokorny (1995) constató que brinzales de *N. alpina* privilegian el crecimiento de longitud, mientras que los de *N. obliqua* y *N. dombeyi*, el crecimiento en grosor. El acelerado crecimiento de elongación de *N. alpina* es una propiedad típica de plantas esciófitas, la que les permite sobreponerse a otras especies menos adaptadas a los hábitats sombríos. Frecuentemente se observa que la decoloración foliar de los árboles adultos de *N. alpina* comienza tempranamente en febrero, lo que implica un cierto aumento de luminosidad dentro de los rodales, situación que aprovechan las plántulas del piso del bosque para mantener la actividad fotosintética por más tiempo. Resumiendo, se advierte que la fase juvenil de *N. alpina* reúne varias propiedades que la caracterizan como esciófita (tolerante a la sombra) mientras que *N. obliqua* se comporta como típica heliófita (intolerante a la sombra).

En algunos lugares *N. alpina* manifestó tasas elevadas de brote con luminosidades por encima del promedio ponderado de la especie (fig. 5). El correspondiente tipo de biótopo (sitios reunidos en el tipo A) favorece la economía hídrica. Más abajo de las parcelas estudiadas continúan riachuelos corrientes que causan turbulencias y vientos ascendentes con altas concentraciones de vapor de agua. Los efectos respectivos son reconocibles por una fuerte gutación de los colihuales (*Chusquea*

culeou DESV.), fenómeno que en tales situaciones se mantiene por largo tiempo durante la mañana. El tipo A representa una situación hidrográfica que es especial y también relativamente escasa.

La transformación de energía solar en energía química por la fotosíntesis (0,65-1,00% de la luminosidad total) es muy baja (Larcher, 1973, 1994; Müller, 1991), otras transformaciones alcanzan proporciones más importantes. Así, la transformación de la radiación de onda corta en energía sensible, es decir, en calor constituye uno de éstos procesos, el cual se concentra en la superficie activa de los ecosistemas que recibe la mayor parte de la radiación y que en rodales densos corresponde al dosel superior, mientras que en lugares expuestos, a la vegetación baja y al suelo. El último constituye un importante acumulador de energía. Donde falta un dosel arbóreo, las temperaturas más altas se miden a nivel de suelo o inmediatamente por encima de él. La temperatura del suelo tiene importancia para la germinación, la respiración de las raíces y la absorción de agua y nutrientes. Más que de la temperatura del aire, ella depende de la insolación. En hábitats con regeneración de *N. obliqua*, la temperatura promedio del suelo sobrepasa frecuentemente la del aire. La diferencia puede alcanzar hasta 2,5 °K, aunque también la última especie alcanza la mejor tasa de crecimiento donde los dos promedios se aproximan. En cambio, en todos los hábitats de *N. alpina* se midieron promedios edáficos más bajos que los atmosféricos.

La temperatura mínima del día se presenta normalmente poco antes de la salida del sol. Durante noches de fuerte radiación terrestre, las hojas y yemas de la vegetación baja casi siempre tienen temperaturas de 1 a 5°K por debajo de la temperatura del aire (Häckel, 1978; Larcher y Bauer, 1981). Los detalles de la figura 5 deben estimarse tomando esto en cuenta. Durante el invierno, la resistencia al frío de las dos especies caducifolias *N. alpina* y *N. obliqua* es más o menos igual, ya que ambas soportan temperaturas inferiores hasta -14°C (Deans *et al.*, 1992; Murray *et al.*, 1986). Pero es obvio que durante el verano *N. obliqua* mantiene un grado considerablemente más alto de resistencia al frío que *N. alpina*, y que los tejidos de la última son fácilmente lesionados en forma irreparable si se producen temperaturas de congelación (Alberdi 1976, 1996). También en este caso, se ubica *N. dombeyi* entre las dos especies congéneres.

Generalmente la temperatura desciende con un aumento de la altitud, pero en relación con la to-

pografía y flujos locales de aire se producen distribuciones anormales del aire frío con consecuencias para la distribución de la vegetación. Un ejemplo ilustrativo se encuentra en el sector más norteño del Parque Nacional Nahuelbuta. Esta montaña geológicamente antigua está bastante erosionada en las partes altas, de manera que en altitudes de 1.000 m a 1.100 m se formaron mesetas onduladas que en la actualidad están ocupadas por rodales de Roble con intensa regeneración. Durante la noche fluyen desde esta altitud masas de aire frío hacia planicies ubicadas entre 750 m y 800 m. Allí nuevamente prospera *N. obliqua*, junto con *N. dombeyi* y *Araucaria araucana* MOL. (Pehuén). En cambio, en las laderas intermedias con temperaturas nocturnas más altas, existen rodales puros de *N. alpina*. Durante el día cuando dominan los vientos de ladera ascendentes, no existen estos enclaves fríos. Este efecto topográfico se observa generalmente en las montañas (Daubenmire, 1974; Geiger 1961, 1969; Lee, 1978) como también en la distribución de *N. alpina* (Weinberger, 1973).

Las temperaturas mínimas pueden permanecer por varias horas durante la noche, causando por ello notorios efectos en la vegetación. Al contrario, se encontró poca influencia explicable de las temperaturas máximas en la varianza. En la mayoría de las comunidades boscosas, y particularmente en los renovales de estructura irregular, hay claros cuya luminosidad se desplaza por el sotobosque durante el día. Como consecuencia de este desplazamiento, se registran a veces máximos térmicos altos que, sin embargo, influyen muy poco en los promedios de temperatura por ser momentáneos.

Aunque sólo pequeñas cantidades de agua se integran al metabolismo, la vegetación transpira enormes cantidades de ella. El cambio permanente del agua entre fase líquida y gaseosa enlaza en cada hábitat la economía hídrica con la energética. La evapotranspiración (evaporación del suelo + transpiración de la vegetación) requiere energía que proviene de la radiación solar, del calor ambiental y del viento (Häckel, 1999; Lee, 1978; Rosenberg *et al.*, 1983). Estos parámetros son relativamente bajos en rodales cerrados, por lo que presentan una correlación negativa (-0,46) entre cobertura arbórea y evaporación. *N. alpina* queda normalmente limitado a los hábitats de moderado estrés hídrico, mientras que *N. obliqua* soporta considerables grados del mismo. No se dispone de cifras concretas sobre el consumo de agua del Raulí. Una comparación de Roble y Coigüe ha

demostrado que bajo condiciones idénticas el primero con $2,4 \text{ L. m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ consume 170% más que el segundo (Huber *et al.*, 1983), cifra que la califica como especie heliófila. Las plantas de sombra son más cautelosas respecto del uso y regulación de la economía hídrica (Larcher, 1973).

CONCLUSIONES

La interpretación precedente está basada en valores óptimos y tolerancias que se visualizan mediante diagramas de ordenación. Debe recalarse que estos parámetros no tienen carácter absoluto o definitivo, así una "temperatura óptima" no constituye realmente un punto, sino un rango mucho más delimitado que el de tolerancia. La plasticidad ecológica que se concreta a través de la interacción con los factores ambientales es también aplicable a las "estrategias" que sirven para garantizar la sobrevivencia y regeneración de los organismos (Caswell, 1989; Grime, 1979; Southwood, 1988). Conceptos semejantes se han empleado para interpretar la dinámica de ciertas formaciones boscosas en Chile, sin embargo, en ellos se limita la categorización ecológica de los árboles forestales a un solo factor aislado la luminosidad (Donoso, 1995; Veblen *et al.*, 1981). En la actualidad se considera *N. alpina* como especie "semitolerante a la sombra", mientras que *N. dombeyi* sería de alta luminosidad, por lo cual la primera se reproduciría más fácilmente en claros pequeños, mientras que la segunda, en los grandes (Espinosa, 1972; Müller-Using y Schlegel, 1981; Rosenfeld, 1972; Uebelhor, 1984; Veblen *et al.*, 1981).

Los resultados aquí presentados sugieren una restricción regional del mencionado concepto, que parece estar determinada por el hecho de que la mayoría de los estudios se efectuaron en la zona austral de Chile. Hacia el norte, tanto *N. alpina* como *N. dombeyi* se ponen cada vez más dependientes de la sombra. La concentración natural de *N. alpina* se encuentra en las provincias de Cautín, Malleco y Bío-Bío y, según los resultados de la presente investigación, allí esta especie se comporta como "intolerante a la insolación", en lugar de "semitolerante a la sombra". Este diferente comportamiento regional está determinado por variables que dependen de la radiación solar. En la zona austral, caracterizada por abundante precipitación y clima térmico menos favorable, una ligera apertura del dosel, es decir, mayor luminosidad,

condiciona un ascenso de las temperaturas, lo que es favorable para el desarrollo juvenil. También se produce un aumento de las fluctuaciones térmicas diarias requeridas para numerosos procesos fisiológicos y de regeneración (Daubenmire, 1974; Deans *et al.*, 1992; Donoso, 1994; Murray *et al.*, 1986). En cambio, en zonas más septentrionales, con clima más temperado y menos lluvioso, el estrés hídrico es un factor limitante de la regeneración. Se concluye que aunque *N. alpina* tiene, a lo largo de su distribución geográfica, un amplio rango de adaptación lumínica, sus estrategias de reproducción no dependen sólo de la luz, sino de otros factores medioambientales, que en este caso serían la temperatura y la economía hídrica.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los señores Jaime Abarzúa (Reserva Nacional Malalcahuello) e Iván Bolívar (Parque Nacional Tolhuaca) por abundantes recolecciones de datos climáticos a Ricardo Quilaqueo (Reserva Nacional Malleco) y a los hermanos Jaime y Juan Cárcamo (Parque Nacional Nahuelbuta) por su amistosa ayuda logística, y al Dr. Roberto Godoy (UACH) por sugerencias en el texto.

BIBLIOGRAFIA

- ALBERDI, M. 1976. "Ecofisiología de especies chilenas del Género *Nothofagus*, *Bosque* 8 (2): 77-84.
- ALBERDI, M. 1996. Ecofisiología de especies leñosas de los bosques higrófilos templados de Chile: Resistencia a la sequía y bajas temperaturas. En: ARMESTO, J.J.; C. VILLAGRÁN; M. ARROYO (eds.) *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, pp. 279-299.
- AMIGO, J., C. RAMIREZ. 1998. "A bioclimatic classification of Chile: Woodland communities in the temperate zone", *Plant Ecology* 136: 9-26.
- ANDERSON, M.C. 1964. "Studies of the woodland light climate. I. The photographic computation of light conditions", *J. Ecol.* 52 (1): 27-41.
- BESOAIN, E. 1985. Los suelos. En: J. TOSSO (ed.) *Suelos Volcánicos de Chile*. INIA, Santiago, pp. 25-106.
- BRECHTEL, H.M. 1968. "Strahlungsmessungen auf reaktionskinetischer Grundlage und Anwendungsmöglichkeiten für hydrologische Zwecke", *Dtsch. Gewässerkundl.* 12: 142-147.
- BUSCHMANN, A.H., E.R. HAJEK. 1988. "Evaluación del método de inversión de la sacarosa como medida de la temperatura efectiva en la zona internareal de Chile Central", *Medio Ambiente* 9 (2): 31-38.
- CASWELL, H. 1989. Life-history strategies. En: J.M. Cherrett (ed.) *Ecological Concepts*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 285-307.

- DAUBENMIRE, R. F. 1974 *Plants and Environment A Textbook of Plant Autoecology*. John Wiley & Sons, New York, 422 p
- DEANS, J. D., H. L. BILLINGTON y F. J. HARVEY 1992. "Winter Frost Hardiness of two Chilean Provenances of *Nothofagus procera* in Scotland", *Forestry* 65 (2):205-212.
- DEL POZO, A. H., E. R. FUENTES, E. R. HAJEK y J. D. MOLINA. 1989. "Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile Central", *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 85-94.
- DIERSCHKE, H. 1994. *Pflanzensoziologie Grundlagen und Methoden*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 683 p.
- DIGBY, P.G.N y R.A. KEMPTON. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman and Hall, 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.
- DONOSO, C., y A. LARA (eds.) 1999. *Silvicultura de los Bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, 421 pp.
- ESPINOSA, M. 1972. Alcances sobre las condiciones de luz como factor importante en la regeneración natural del bosque tipo Raulí (*Noth. alpina*) y Coigüe (*Noth. dombeyi*) Tesis, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 76 p.
- FIGUEROA, H., M. A. OTEY y C. RAMIREZ. 1986. "Un método para la ordenación de gradientes vegetacionales", *Revista de la Sociedad Chilena de Estadística* 3 (2): 105-119.
- GRIME, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, New York, 222 p.
- GEIGER, R. 1961. *Das Klima der bodennahen Luftschicht*. Friedrich Vieweg, Braunschweig, 365 p.
- GEIGER, R. 1969. Topoclimates Pp. 105-138 En FLOHN, H. (ed.) *World Survey of Climatology II. General Climatology*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- HÄCKEL, H. 1978. "Modellrechnungen über die Temperatur von Pflanzen in winterlichen Strahlungsnächten", *Agric. Meteorol.* 19: 497-504.
- HÄCKEL, H. 1999. *Meteorologie*. Eugen Ulmer, Stuttgart. 448 p.
- HUBER, A. 1975. Beitrag zur Klimatologie von Chile Disertación, Universidad de München, Munich, 87 p.
- HUBER, A., C. OYARZUN, M. RAMIREZ y H FIGUEROA. 1983. "Influencia de algunos factores meteorológicos en el consumo de agua por transpiración de *Nothofagus obliqua* (MIRB) OERST y *Nothofagus dombeyi* (MIRB) OERST ", *Turrialba* 33 (2): 169-176.
- JONES, H. G. 1992. *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, 428 p.
- LARCHER, W. 1973. *Ökologie der Pflanzen*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 320 p.
- LARCHER, W. 1994. *Ökophysiologie der Pflanzen*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 394 p.
- LARCHER, W. y H. BAUER. 1981. Ecological Significance of Resistance to Low Temperature Pp 403-437 En: LANGE, O. L., P. S. NOBEL, C. B. OSMOND, H. ZIEGLER (eds) *Physiological Plant Ecology I - Responses to the Physical Environment*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- LEE, R. 1978. *Forest Microclimatology*. Columbia University Press, New York, 276 p.
- MITSCHERLICH, G. 1971. *Wald, Wachstum und Umwelt, Bd. 2: Waldklima und Wasserhaushalt. Sauerländer's*. Verlag, Frankfurt, 365 p.
- MÜLLER, H. J. 1991. *Ökologie*. Gustav Fischer, Jena, 415 p.
- MÜLLER-USING, B. 1973. Untersuchungen über die Verjüngung von *Nothofagus alpina* und ihrer wichtigsten Begleitbaumarten in der chilenischen Anden- und Küstenkordillere Disertación, Universidad de München, München. 229 p.
- MÜLLER-USING, B. y F. SCHLEGEL. 1981. "The Development of Seedlings in a shaded Area", *Plant Research and Development* 13: 52-84.
- MURRAY, M. B., M. G. CANNELL, y L. J. SCHEPPARD. 1986. "Frost hardiness of *Nothofagus procera* and *Nothofagus obliqua* in Britain", *Forestry*, 59: 209-222.
- PIMSTEIN, R. 1974. Contribución al estudio de ecosistemas de comunidades de Roble Maulino (*Nothofagus glauca*). Tesis, Cs Agrarias y Forestales, Universidad de Chile, Santiago. 96 p.
- POKORNY, B. 1995. Zur Überführung mittelchilenischer *Nothofagus*-Renovales in Wirtschaftswälder. Disertación, Universidad de Freiburg, Freiburg, 199 p.
- RAMIREZ, C. y H. FIGUEROA. 1987. "Fitosociología de los *Nothofagus* de la zona higromórfica chilena", *Bosque* 8 (2): 127-132.
- RAMIREZ, C., C. SAN MARTIN, A. OYARZUN y H. FIGUEROA 1997 "Morpho-ecological study on the South American species of the genus *Nothofagus*", *Plant Ecology* 130: 101-109.
- ROMERO, H. 1985. *Geografía de Chile, Tomo II Geografía de los climas*. Santiago, Instituto Geográfico Militar, 243 p.
- ROSENBERG, N. J., B. L. BLAD y S. B. VERMA . 1983. *Microclimate. The biological environment*. John Wiley & Sons, New York, 495 p.
- ROZZI, R., J. D. MOLINA y P. MIRANDA. 1989. "Microclima y periodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar en los Andes de Chile Central", *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 75-84.
- SAN MARTIN, J. y C. RAMIREZ. 1987. "Fitosociología de los *Nothofagus* de la zona mesomórfica chilena", *Bosque* 8 (2): 121-125.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1988. "Tactics, strategies and templates", *Oikos* 52: 3-18.
- STEBUBING, L. y A. FANGMEIER. 1992. *Pflanzenökologisches Praktikum*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 205 p.
- SZEICZ, G. 1968. Measurement of Radiant Energy. Pp 109-130. En: WADSWORTH, R. M. (ed.) *The Measurement of Environmental Factors in Terrestrial Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- TER BRAAK, C. J. F. 1987. "The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis", *Vegetatio* 69: 69-77.
- TER BRAAK, C. J. F. 1988. Canoco - a FORTRAN Program for canonical community ordination by correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1) Groep Landbouwwiskunde, Wageningen, Technical Report:LWA-88-02.
- TER BRAAK, C. J. F. y I. C. PRENTICE. 1988. "A Theory of Gradient Analysis", *Advances in Ecological Research* 18: 271-313.
- UEBELHÖR, K. 1984. Struktur und Dynamik von *Nothofagus*-Urwäldern in den Mittellagen der valdivianischen Anden Chiles. Disertación, Universidad de München. München, 230 p.
- VEBLEN, T. T., D. H. ASHTON, F. M., SCHLEGEL y A. T. VEBLEN. 1978. "Influencia del estrato arbóreo sobre los estratos inferiores en un bosque, mixto, perenni-caducifolio de Antillanca, Osorno, Chile", *Bosque* 2 (2): 88-104.
- VEBLEN, T. T., C. DONOSO, F. SCHLEGEL y B. ESCOBAR. 1981. "Forest Dynamics in South Central Chile", *Journal Biogeogr.* 8: 211-247.
- VEBLEN, T. T., A. VEBLEN y F. SCHLEGEL. 1979. "Understory patterns in mixed evergreen-deciduous *Nothofagus* forests in Chile", *J. Ecology* 67: 809-823.
- WEINBERGER, P. 1973. "Beziehungen zwischen mikroklimatischen Faktoren und natürlicher Verjüngung araukanopatagonischer *Nothofagus*-Arten", *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 Nacionales* 14: 133-160.
- WEINBERGER, P. 1997. "Definición de grupos ecológicos en formaciones boscosas siempreverdes de la zona austral de Chile", *Bosque* 18(2): 29-41.
- WEINBERGER, P. 2000. "Un evaporímetro simple para mediciones de terreno", *Bosque* 21(1): 91-94.
- WEINBERGER, P. y C. RAMIREZ. 1999. "Sinecología de la regeneración natural del Raulí (*Nothofagus alpina*)", *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 337-351.
- WILDI, O. 1986. "Analyse vegetationskundlicher Daten", *Veröffentlichungen Geobot. Instituts d. ETH Stiftung Rübel, Zürich* 90: 1-226.