

UCH-FC
MAB-B
561

RECONSTRUCCIÓN DENDROECOLÓGICA DE LA HISTORIA DE UN RODAL
DE *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizz. EN LA CUENCA SUPERIOR
DEL RIO BÍO BÍO.

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magíster en Ciencias con mención en Biología.

FACULTAD DE CIENCIAS

por

HÉCTOR JIMÉNEZ NÚÑEZ

Marzo, 1995

Director de Tesis: Dr. Juan Armesto



FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

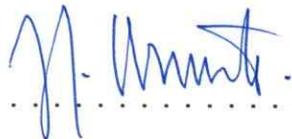
Se informa a la comisión de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato.

HECTOR JIMENEZ NUÑEZ

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito de tesis para optar al grado de Magister en Ciencias con mención en Biología, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día 1 de Diciembre de 1994.

Director de tesis:

Dr. Juan Armesto Zamudio.

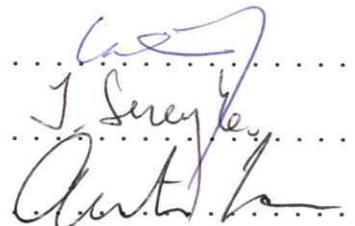

.....

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dra. Carolina Villagrán Moraga.

Dr. Italo Serey Estay.

Dr. Antonio Lara Aguilar


.....
.....
.....

*A Héctor, mi padre, y su legado de valentía y perseverancia;
a Ester, mi madre, por su fortaleza;
a Osvaldo, mi Hermano, por su rebeldía;
a Luz Marina por su amor.*

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de esta tesis no habría sido posible sin el entusiasmo de Carlos Le Quesne y la medida de Juan Carlos Aravena.

A todos los compañeros del laboratorio de Botánica, especialmente Chris Lusk, Juan Valencia, Pedro León, Jaime Cuevas, Carmen Castor, Carlos Sabag, Patricia Vidiella, Juan Fernando Hernández y todos aquellos que con alguna taza de café aportaron ideas, impresiones o alegría.

Al geólogo Brian F. Atwater, quien sembró en mí el interés por la dendrocronología.

A Henry Grissino Mayer por su desinteresada ayuda bibliográfica.

A Richard Holmes por la facilitación de los programas computacionales necesarios.

A Carolina Villagrán por sus valiosos comentarios y el espacio de trabajo facilitado en su laboratorio. A Italo Serey por su ayuda e interés. A Antonio Lara por sus comentarios al proyecto y escrito final.

Y muy especialmente a Juan Armesto por su paciencia y apoyo.

Agradezco además a las siguientes instituciones:

CONAF VIII Región por el valioso apoyo logístico.

Empresa Eléctrica Pangué S.A. en especial al director de su Estación Ecológica Dr. Alan Walkowiak.

FONDECYT a través del proyecto 92-1135.

Comunidad Económica Europea a través del proyecto CII*CT93-0336.

La Unidad de Investigaciones Dendrocronológicas de la Facultad de Ciencias fue establecida gracias a un aporte de la Fundación A.W.Mellon, USA.

TABLA DE CONTENIDOS

	Lista de tablas	vii
	Lista de figuras	viii
	Resumen	1
	Introducción	
	Dinámica de rodal	4
	Objetivos e hipótesis	
	Hipótesis 1	8
	Hipótesis 2	9
	Objetivos específicos	9
	Características de <i>Austrocedrus chilensis</i>	
	Distribución	11
	Dinámica de rodales	
	Argentina	13
	Chile	15
	Area de Estudio	
	Localidad	16
	Clima	16
	Vegetación	19
	Metodología	
1.	Establecimiento de las parcelas	21
2.	Identificación de los individuos	23
3.	Estructura vertical	24
4.	Estructura horizontal	24
5.	Estructura de tamaños	26
6.	Estructura de edades	26

7.	Análisis de la presencia de claros	
7.1.	Claros actuales	27
7.2.	Claros antiguos	28
7.3.	Régimen de perturbaciones	30
8.	Agentes de perturbación	
	Incendios	30
	Viento	31
	Caídas de rocas	32
	Intervención antrópica	32
9.	Efectos de los claros	
	Establecimiento reciente	33
	Crecimiento de los individuos	33
Resultados		
1.	Estructura del rodal	34
1.1.	Estructura vertical	35
1.2.	Estructura horizontal	35
1.3.	Estructura espacial de la mortalidad	39
1.4.	Estructura de tamaños	42
1.5.	Estructura de edad	46
	Conclusión sobre la estructura del rodal	46
2.	Formación de claros en el dosel	50
2.1	Frecuencia de formación de claros	52
2.2	Análisis a escala fina	57
2.3.	Mecanismos de formación de los claros	75
	Muerte de los árboles	78
	Incendios	79

	viento	82
	Rodados	83
2.4.	Efectos de la formación de claros en el establecimiento	83
	Establecimiento en claros	84
	Establecimiento bajo el dosel	84
2.5	Efectos de la formación de claros para el crecimiento de los individuos	85
	Conclusión sobre la formación de claros	86
	Discusión	89
	Conclusión	97
	Apendice I Metodología del análisis dendrocronológico	
1.	Principio	99
2.	Toma de muestras	100
3.	Preparación de muestras	100
4.	Fechado	100
5.	Medición	101
6.	Cofechado	101
7.	Estandarización	102
8.	Análisis	103
	Apendice II Cronología de anchos de anillos del sitio estudiado	
	cronología	104
	valores	105
	Referencias	106

LISTA DE TABLAS

Tabla 1	Composición y abundancia de la vegetación arbustiva (1a) y herbacea (1b)2	
Tabla 2	Estructura cuantitativa y características generales de ambas parcelas de estudio	34
Tabla 3	Variación del índice Kt con la distancia t en la población "inicial" de los individuos vivos mas los individuos muertos.	41
Tabla 4	Comparación entre los valores de Kt de la población actual y los resultantes de una mortalidad aleatoria simulada en la población "inicial".	41
Tabla 5	Abundancia de plántulas brinzales y juveniles de <i>Austrocedrus chilensis</i> en ambas parcelas	45
Tabla 6	Régimen de formación de claros en ambas parcelas. Valores promedio y en dos períodos de tiempo de la Tasa de formación de claros del Intervalo libre de perturbaciones	55
Tabla 7	Número de árboles muertos en pie, caídos y tocones presentes en ambas parcelas	79
Tabla 8	Edad, diámetro y altura media de los rodales estudiados en el noroeste de la patagonia argentina	94

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Mapa de distribución de <i>Austrocedrus chilensis</i> , los puntos y áreas oscuras señalan la ubicación de las poblaciones. La flecha indica la región del presente estudio	12
Figura 2	Localización del área de estudio	17
Figura 3	Fotografía del rodal estudiado, al fondo se observan individuos de <i>Nothofagus obliqua</i>	18
Figura 4	Precipitación y Temperatura media mensual para la estación Pangue de Endesa	20
Figura 5	a Perfil vertical del rodal, y b Frecuencia relativa de clases de altura de las especies presentes en el rodal.	36
Figura 6	Frecuencia de Profundidades de Copa en el rodal. Histograma de la relación Profundidad de copa/altura del árbol en ambas parcelas	37
Figura 7	Profundidad de copa <i>versus</i> diámetro de los árboles de <i>Austrocedrus chilensis</i> en ambas parcelas	38
Figura 8	Variación del índice Kt con la distancia t en (a) individuos con DAP menor a 25 cm, y (b) en individuos con DAP mayor a 35 cm.	40
Figura 9	Comparación de la frecuencia absoluta de distancias al vecino mas cercano antes y después de las muertes detectadas de individuos	43
Figura 10	a Distribución de diámetros de los individuos de la parcela inferior, y b Comparación entre las distribuciones diamétricas de los individuos vivos y los individuos muertos en la parcela superior	45
Figura 11	Distribución de edades en: a parcela inferior, y b parcela superior	47

Figura 12	Distribución de edades de brinzales y juveniles en ambas parcela	48
Figura 13	Localización de los árboles y claros actualmente presentes en la parcela.	51
Figura 14	Número de liberaciones detectadas en ambas parcelas en función del tiempo	53
Figura 15	Comparación de la frecuencias acumuladas del número de muestras analizadas y del número de liberaciones detectadas según la prueba de Kolmogorov-Smirnov	54
Figura 16	a. Número de claros formados entre 1830 y 1990 en ambas parcelas. b. Frecuencia del área mínima de los claros reconstruídos. c. Area mínima total perturbada entre 1830 y 1990.	56
Figura 17	Claros antiguos reconstruidos en la parcela 1	58
Figura 18	Detalle del sector de claros 1, y la variación temporal del ancho estandarizado de los anillos de los árboles presentes . .	59-60
Figura 19	Detalle del sector de claros 2, y la variación temporal del ancho estandarizado de los anillos de los árboles presentes . .	62-63
Figura 20	Claros antiguos reconstruidos en la parcela 2	65
Figura 21	Detalle del sector de claros 1, y la variación temporal del ancho estandarizado de los anillos de los árboles presentes . .	66-67
Figura 22	Detalle del sector de claros 2, y la variación temporal del ancho estandarizado de los anillos de los árboles presentes . .	69-70
Figura 23	Detalle del sector de claros 3, y la variación temporal del ancho estandarizado de los anillos de los árboles presentes .	73-74
Figura 24	Detalle del sector de claros 4, y la variación temporal del ancho estandarizado de los anillos de los árboles presentes . .	76-77
Figura 25	Mapa de los árboles de ambas parcelas y presencia de cicatrices de fuego	80

Figura 26	Ancho de los anillos de cuatro árboles del sector con cicatrices de fuego en la parcela 1	81
Figura 27	Orientación de los árboles caídos por desraizamiento de ambas parcelas	82
Figura 28	Orientación de los árboles caídos quebrados o cortados de ambas parcelas	82
Figura 29	Modelo de la variación temporal de la importancia de las perturbaciones de gran escala y pequeña escala	95
Figura 30	Esquema de desarrollo del trabajo dendrocronológico	100

Reconstrucción dendroecológica de la historia de un rodal de *Austrocedrus chilensis*
(D. Don) Pic. Ser. et Bizz. en la cuenca superior del río Bío Bío.

Héctor Eliseo Jiménez Núñez

RESUMEN

Los estudios de la dinámica de *Austrocedrus chilensis* se han centrado en el noroeste de la Patagonia. Para la zona central de Chile no se conocen los factores que determinan la dinámica de esta especie, aunque se ha sugerido que serían similares a los descritos para las poblaciones de la vertiente oriental de los Andes.

El objetivo de esta tesis fue estudiar la variación espacial y temporal de los procesos de regeneración, crecimiento y mortalidad de los individuos de un rodal de *Austrocedrus chilensis* en Chile central-sur. El estudio se centró en la evaluación de la importancia de las perturbaciones de pequeña escala en las etapas post-iniciación del rodal.

En la investigación de este problema se usó técnicas dendroecológicas que permiten mapear y fechar los claros antiguos e inferir el crecimiento de los individuos antes, durante y después de la ocurrencia de perturbaciones.

El estudio se hizo en dos parcelas instaladas en un rodal de *Austrocedrus chilensis* en el sector Ñideco-Villucura, en la cuenca superior del río Bío Bío (38°S).

La distribución de tamaños está sesgada hacia las categorías de adultos y caracterizada por la ausencia de plántulas. Entre los adultos las distribuciones diamétrica y etárea

muestran un patrón bimodal. Las modas de edades se encuentran en las categorías de 60 años, y en mayor número cerca de 170 años. Los individuos de menor edad se encuentran espacialmente localizados en la parcela inferior.

En la parcela 1 el establecimiento de los árboles jóvenes habría ocurrido tras un incendio que afectó el margen norte de la parcela. Lo anterior se deduce por la presencia de cicatrices de fuego en algunos árboles, la disminución dramática del crecimiento observada a partir de 1893, y el posterior aumento del crecimiento cerca de 1910, en los árboles antiguos presentes en el sector.

En total se identificó 12 períodos de liberaciones del crecimiento asociadas a formación de claros. Actualmente solo se observan cuatro claros entre ambas parcelas, que cubren aproximadamente el 9% de la superficie estudiada. Solo el 10% de las liberaciones asociadas a claros antiguos, son anteriores a 1915, concentrándose la mayor parte en eventos de formación de claros en los primeros años de las décadas de 1920, 1940, y 1960. En total se identificó 54 claros cuyas áreas van entre 10 y 150 m² y un valor de intervalo libre de perturbaciones (ILP) de 1,56 años para el período 1830 - 1992.

El análisis de los claros muestra que el crecimiento de los árboles es altamente variable en el tiempo. Eventos de apertura del dosel aumentan las tasas de crecimiento modificando la heterogeneidad vertical del rodal. En el rodal la formación de claros es especialmente importante para los individuos jóvenes, del límite inferior de la distribución de edades de la cohorte, pues su sobrevivencia depende de la liberación de

espacio. Los claros mayores que 90 m² permiten la ocurrencia de una regeneración limitada. La formación de claros sería resultado de la mortalidad agregada de los individuos por autorraleo, caídas de árboles vivos y fragmentación de árboles muertos en pie, fuego y tala en baja intensidad.

Se concluye que la estructura inicial del rodal estaría principalmente determinada por la perturbación que inició el establecimiento de los individuos. En una primera etapa la dinámica no sería sensible a la ocurrencia de perturbaciones de menor escala sino hasta que el rodal alcanza aproximadamente 100 años. A partir de entonces el crecimiento de los árboles permite que las perturbaciones de pequeña escala sean mas frecuentemente detectables. Estas perturbaciones de la escala espacial estudiada tendrían una importancia menor para el establecimiento de nuevos individuos, y mayor para el crecimiento de los individuos. Aperturas y cierres localizados del dosel inciden principalmente en la estratificación vertical del bosque.

La actividad humana observada por la presencia localizada de árboles cortados en la parcela superior, y la quema de restos en lugares talados, parece aumentar el efecto de las perturbaciones de pequeña escala permitiendo la regeneración en escala fina.

En consecuencia se aceptan ambas hipótesis de trabajo: de una dinámica distinta a la observada en las poblaciones argentinas, existiendo en Chile una mayor importancia de las perturbaciones de menor escala en etapas tardías del crecimiento; y de un aumento del efecto de estas perturbaciones de menor escala por efecto antrópico.

INTRODUCCIÓN

Dinámica de rodal

El paradigma actual en ecología de comunidades incorpora las perturbaciones que ocurren en diferentes escalas espaciales y temporales entre a los factores que determinan la estructura y dinámica de la comunidad (Sousa 1984, Pickett & White 1985). Bajo este prisma, es ampliamente aceptado que el régimen de perturbaciones es un agente importante para explicar la composición y estructura de un bosque (Oliver & Stephens 1977; White 1979; Vitousek & White 1981; Pickett & White 1985; Veblen & Lorenz 1987, Veblen 1988, 1989).

A partir de esta idea se han propuesto distinciones y términos que hacen referencia a la respuesta de las especies al régimen de perturbación; así Veblen et al. (1993) define el *modo de regeneración* de las especies arbóreas a partir de su estructura de edades y patrón de distribución espacial. Veblen distingue tres modos de regeneración en base a la escala espacial en la que esta ocurre. La regeneración "**de gran escala**" que involucra el establecimiento de la población en un período de tiempo relativamente corto. En el modo de regeneración de gran escala el establecimiento ocurre tras una perturbación que elimina gran parte del dosel arbóreo. El segundo modo de

modo de regeneración, llamado "**fase de claro de escala fina**" se refiere a individuos que se establecen en claros pequeños resultantes de la muerte de uno o unos pocos árboles. Finalmente el modo de regeneración "**continuo**" se refiere a individuos que se establecen en ausencia de perturbaciones. Los modos de regeneración de *gran escala* y el *continuo* pueden ser asociados a los conceptos de sucesión *alógena* y *autógena*, en el primer caso el reclutamiento de nuevos individuos y la colonización está asociada a la ocurrencia de perturbaciones; mientras que en una sucesión autógena el reclutamiento de nuevos individuos y el cambio en la composición de la vegetación ocurre en la medida que el dosel modifica el ambiente donde se establecerán nuevos individuos. Ambos mecanismos pueden coexistir en un sistema forestal multiespecífico generando un complicado patrón estructural.

Aunque muchos estudios de dinámica de rodal han enfatizado el proceso de regeneración, es necesario tener presente que **dinámica de rodal** se refiere a "los cambios en la estructura del rodal con el tiempo, incluyendo la conducta del rodal durante y después de perturbaciones". Se entiende por "estructura del rodal" la distribución espacial de los árboles; descrita por la composición, los patrones de distribución vertical y horizontal, distribución de tamaños y edades entre otros (Oliver y Larson 1990). En este sentido la dinámica de rodal considera tres procesos fundamentales: regeneración, crecimiento de los individuos y mortalidad, y su expresión espacial y temporal. En especies forestales los procesos de crecimiento y regeneración están vinculados a través de la mortalidad. El proceso de mortalidad

libera espacio para el establecimiento de nuevos individuos, y para el crecimiento de los individuos establecidos. El patrón espacial de la regeneración en relación a la escala de ocurrencia de las perturbaciones, define el modo de regeneración. La disrupción temporal y espacial de la estructura y la consiguiente modificación de los procesos, causados por perturbaciones, constituyen un punto central en la comprensión de la dinámica de rodal.

Oliver y Larson (1990) proponen un modelo de desarrollo de un rodal basado en cuatro etapas características: los estados de *iniciación de rodal*, *exclusión de fustes* (autorrалеo), *reiniciación del sotobosque* y *crecimiento maduro*. Brubaker (1986) sugiere el análisis de las perturbaciones considerando este esquema de desarrollo del rodal; ella clasifica desde perturbaciones de gran escala o de iniciación de rodal, a perturbaciones de menor escala, selectivas y de formación de claros en etapas posteriores del crecimiento.

La mayor parte de los estudios realizados en gimnospermas sugieren que la regeneración ocurriría comunmente asociada a bajos niveles de "competencia" (c.f. Bond 1989), variando el modo de regeneración de acuerdo a las características de las especies. Algunas especies como *Tsuga heterophylla* (Taylor 1990), *Prumnopitys ferruginea*, *Dacrydium cupressinum* (Lusk & Ogden 1992), *Podocarpus nubigena* y *Saxegothaea conspicua* (Lusk 1994) pueden reclutar individuos en pequeños claros. Otras especies como *Fitzroya cupressoides* presentan un modo de regeneración dependiente de perturbaciones de gran escala (Lara 1991). Por otra parte, el modo de

regeneración de una especie puede variar dependiendo de las características físicas y biológicas del sitio; Burns (1992) sugiere que *Araucaria araucana* tiene un modo de regeneración que varía desde reclutamiento continuo en sitios desfavorables para el crecimiento de otras especies, hasta regeneración tras perturbaciones de gran escala en sitios más productivos. Por lo tanto el modo de regeneración no varía solo entre especies, sino que además puede variar entre distintos sitios para una misma especie.

Cabe preguntarse también si el modo de regeneración varía temporalmente. ¿Cómo varía la importancia de perturbaciones de escala media y fina en distintos estados del desarrollo de un mismo rodal?. Para responder esta pregunta es necesario determinar la importancia de estas perturbaciones a lo largo de la historia de un rodal. El uso de técnicas dendroecológicas permite conocer los patrones de crecimiento de los árboles durante el desarrollo de un rodal; lo cual permite inferir la frecuencia espacial y temporal de formación de claros de escala espacial media y pequeña (Henry & Swan 1974; Oliver & Stephens 1977; Barden 1980, Lorimer 1980, Canham 1988, Lorimer et al 1988, Fritts & Swetnam 1989).

OBJETIVO E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es reconstruir la historia post establecimiento de un rodal de *Austrocedrus chilensis* utilizando técnicas dendroecológicas y determinar la importancia de las perturbaciones de pequeña y mediana escala (<1000 m²) en la estructura del rodal, y la regeneración de *Austrocedrus*. Por lo intensivo del trabajo dendroecológico y por constituir una experiencia pionera en Chile, se estudió solo un rodal.

Debido a que los antecedentes indican que en Chile los incendios podrían ser de menor importancia que en Argentina, propongo dos hipótesis que se refieren a la importancia de las perturbaciones de pequeña escala en el proceso de regeneración de *Austrocedrus* en etapas post-iniciación del rodal.

Hipótesis 1

En sitios con altas precipitaciones, baja frecuencia de incendios naturales, frecuentes rodados y caídas de árboles, propongo que:

La dinámica *en etapas post-iniciación* de rodales de *Austrocedrus* presentes a latitudes medias en Chile, es distinta a la dinámica de los bosques patagónicos nor-occidentales. Es decir, postulo que existiría una

mayor importancia de perturbaciones de escala medias a pequeñas (<1000 m²) en los procesos de regeneración y estructuración.

Lo anterior se vería reflejado en:

- i mayor incidencia detectable de perturbaciones de pequeña escala a medida que el rodal envejece.
- ii Sobreposición de cohortes en una escala espacial media (0.5 Ha).
- iii Patrón de distribución espacial de las distintas clases de edad relacionado a la escala espacial de las perturbaciones (<1000 m²).

Hipótesis 2

En bosques donde ha habido un bajo nivel de perturbación antrópica en pequeña escala (por ejemplo tala selectiva), podría aumentar la importancia relativa del modo de regeneración en escala fina.

Esto se vería reflejado en cambios en las tasas de crecimiento y regeneración de *Austrocedrus* asociada a perturbaciones de origen antrópico.

Objetivos específicos

- 1.- Determinación del patrón de distribución horizontal de juveniles y adultos de *Austrocedrus chilensis*.
- 2.- Determinación de la estructura vertical del rodal.
- 3.- Determinación de las estructuras de tamaños y edades de *Austrocedrus chilensis* en el rodal.

- 4.- Determinación y datación de períodos de supresión y liberación del crecimiento de todos los individuos de *Austrocedrus chilensis*.
- 5.- Determinación de la frecuencia de formación de claros a través de la historia del rodal.
- 6.- Determinación del efecto de los claros en la dinámica poblacional de *Austrocedrus*, considerando los procesos de regeneración, crecimiento y muerte de los individuos.

CARACTERISTICAS DE *Austrocedrus chilensis*

Distribución

Austrocedrus chilensis o Ciprés de la cordillera (en adelante *Austrocedrus*), es un árbol dioico (Brion et al. 1993) de los bosques templados andino-patagónicos. Presenta una extensa distribución a lo largo de la Cordillera de los Andes (Fig. 1), entre 32°39' y 44° de latitud sur en la vertiente occidental de los Andes (Schlegel 1962); y entre 36°30' y 43°35' de latitud sur en la vertiente oriental (Seibert 1982).

En Chile, en el extremo norte de su distribución, *Austrocedrus* forma poblaciones que se han considerado como relictuales (Schmithusen 1960, Le-Quesne et al 1994) en la cordillera andina, desde 900 a 2200 m.s.n.m. La altitud de las poblaciones disminuye gradualmente hacia el sur, así las poblaciones más australes se localizan a partir de los 600 y hasta 1000 m.s.n.m.; En general la distribución geográfica es discontinua, representada por bosquetes de escasa superficie entre 34°45' y 40° sur, donde forma rodales puros o mixtos con *Nothofagus obliqua*, *N. glauca* y ocasionalmente *N. dombeyi* (Serra et al 1986, Donoso 1982, Ibarra y Mourgues 1976, Le Quesne 1988). Excepcionalmente es posible encontrar poblaciones reducidas en la Cordillera de la Costa, en Nahuelbuta (ca. 38°S) y el río Bueno (40°30' S) (Veblen & Schlegel 1982).

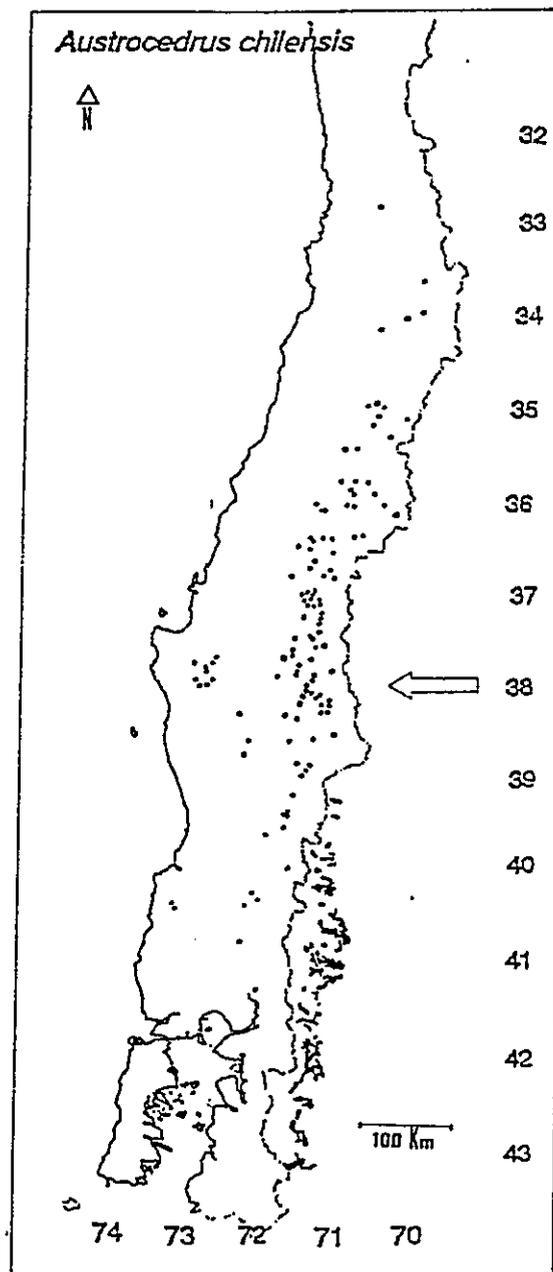


Figura 1

Mapa de distribución de *Austrocedrus chilensis*, los puntos y áreas oscuras señalan la ubicación de las poblaciones. La flecha indica la región del presente estudio

Austrocedrus reaparece en la provincia de Palena (aprox. 44° latitud sur) como la prolongación occidental de las poblaciones que se extienden al este de los Andes (Schmithusen 1960, Peralta 1977).

En Argentina *Austrocedrus* tiene una distribución más continua entre los 36°30' (Boninsegna y Holmes 1977) y 43°35' S (Seibert 1982), formando rodales extensos a partir de los 40° S (Dezzotti y Sancholuz 1991). El límite altitudinal de las poblaciones de la vertiente oriental de los Andes alcanza a 1000 m.s.n.m. (Dezzotti 1989). En toda su distribución *Austrocedrus* ocupa preferentemente sitios rocosos y de suelos delgados y, especialmente en Chile, sitios con altas pendientes. El límite norte de distribución de *Austrocedrus* en Chile y el límite este en Argentina parecen estar determinados por la isoyeta de 500 mm/año. Los límites opuestos coinciden con la mayor distribución del bosque siempreverde de latifoliadas.

Dinámica de rodales

Argentina

Existen escasos antecedentes acerca de la dinámica de los bosques dominados por *Austrocedrus*. La mayor parte de los estudios se han realizado en el noroeste de la Patagonia argentina (aprox. 40° S) en donde existe un gradiente desde bosques mésicos a arboledas xéricas, desde la cordillera y sus faldeos hacia la planicie patagónica. Este gradiente vegetacional se debe a la abrupta disminución de las precipitaciones hacia el este (Dezzotti 1989) causada por el efecto de sombra de lluvia de la Cordillera de los Andes (Prohaska 1976).

En los bosques de la patagonia noroeste las principales perturbaciones naturales que afectan los rodales de *Austrocedrus* incluyen tormentas de viento, deslizamientos de tierra causados por terremotos, e incendios. Los fuertes vientos patagónicos generan caídas de árboles, afectan el establecimiento de las plántulas y la forma de los individuos adultos. Terremotos fuertes ocasionalmente generan altas tasas de mortalidad en algunos rodales, y afectan las tasas de crecimiento de los árboles sobrevivientes (Kitzberger 1989). Estas perturbaciones crean áreas abiertas propicias para el establecimiento de nuevas plántulas de esta especie intolerante a la sombra.

El fuego parece ser la perturbación más importante por su frecuencia y extensión (Veblen 1989). En Patagonia noroccidental los rodales post-incendio son más o menos coetaneos dependiendo de las condiciones de aridez del sitio (Veblen et al. 1993). En sitios más secos las plántulas se establecen bajo arbustos de varias especies sugiriendo un efecto "nodriza", formando arboledas abiertas multietaneas (Veblen et al 1993). En sitios más húmedos el fuego inicia una fase de establecimiento que dura 50 a 60 años, hasta el cierre del dosel (Veblen & Lorenz 1987). Veblen et al. (1993) sugieren que en rodales más húmedos envejecidos de *Austrocedrus-Nothofagus dombeyi* (ca. 200 años) la formación de claros originados por caídas de grandes árboles de *Nothofagus*, podrían permitir la regeneración de *Austrocedrus*; sin embargo tales rodales envejecidos son escasos, dada la alta frecuencia de incendios.

Chile

En base en las distribuciones diamétricas de varios sitios Donoso (1982, 1993), sugiere que las poblaciones de *Austrocedrus* tienden al autorreemplazo (i.e. con regeneración al interior de los rodales), especialmente en situaciones de bosque mixto, aunque no hay antecedentes sobre la distribución de edades de las poblaciones.

No se han realizado otros estudios que vinculen la dinámica de regeneración de *Austrocedrus* al régimen de perturbaciones en Chile. Se ha propuesto que los incendios también serían importantes, especialmente en Chile central (Donoso 1982, LeQuesne 1988). Veblen et al (1993) han interpretado las curvas de crecimiento diamétrico de *Austrocedrus* presentadas por LeQuesne (1988), como resultado de establecimiento post-incendio y una supresión inicial por la presencia de arbustos. A excepción de los causados por la actividad volcánica, en Chile la mayoría de los incendios son de origen antrópico, y su frecuencia es relativamente baja al sur de los 37° S debido al aumento de las precipitaciones. En sitios con altas pendientes se ha determinado la ocurrencia de perturbaciones de menor escala, originadas por deslizamientos de tierra, rodados y caídas de árboles (Veblen 1989).

En Chile central-sur el efecto antrópico se refleja no solo en la incidencia de incendios, sino también en la tala y utilización de las tierras forestales para la ganadería, alterando las estructuras diamétricas y de la composición de los bosques dominados por *Austrocedrus* (Donoso 1982, 1993).

AREA DE ESTUDIO

Localidad

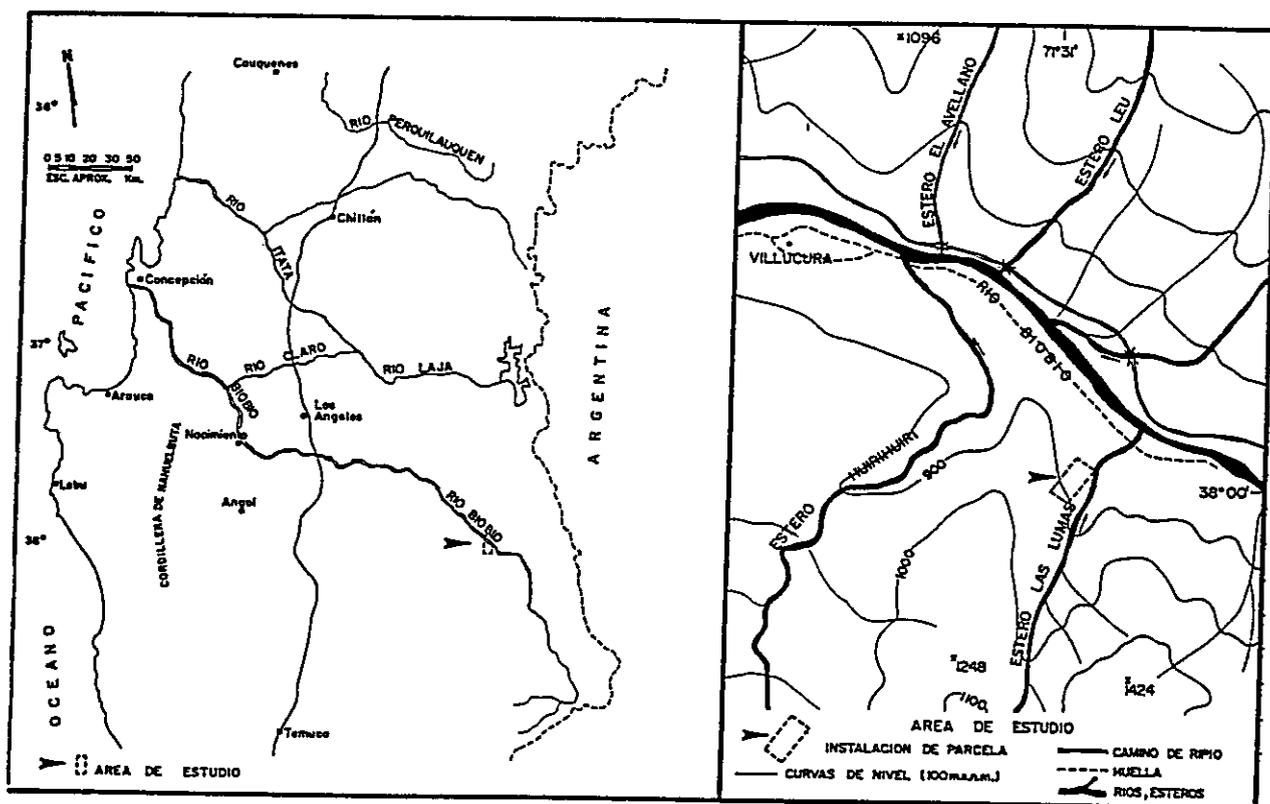
El estudio se realizó en un rodal de *Austrocedrus chilensis* en la ribera suroeste del río Bío Bío, en los faldeos de exposición este del cordón montañoso de Pemehue, sector Ñideco-Villucura (38°00'S, 71°42'W). El sitio de estudio se encuentra aproximadamente a 800 m.s.n.m. (Fig. 2). El área corresponde al valle superior del río Bío Bío cuya geografía está caracterizada por fuertes pendientes. El rodal seleccionado alcanza aproximadamente 1 ha y se distribuye como una franja a lo largo de la pendiente (Fig. 3), inmerso en una matriz de *Nothofagus obliqua*. La forma y aparente homogeneidad del rodal sugieren que el establecimiento ocurrió sobre un antiguo deslizamiento de tierra.

Clima

La información climática se obtuvo a partir la estación Pangué de ENDESA, ubicada en el sector de confluencia de los ríos Pangué y Bío Bío, a 500 m.s.n.m. (37°53'S, 71°37'W), la más cercana al lugar de estudio. En Pangué la precipitación anual alcanza los 3700 mm caracterizando la zona como de clima

FIGURA 2

Localización del área de estudio. La vista general corresponde a la VIII región, y el detalle al alto Bío Bío. La parcela se sitúa cercana al estero Las Lumas.



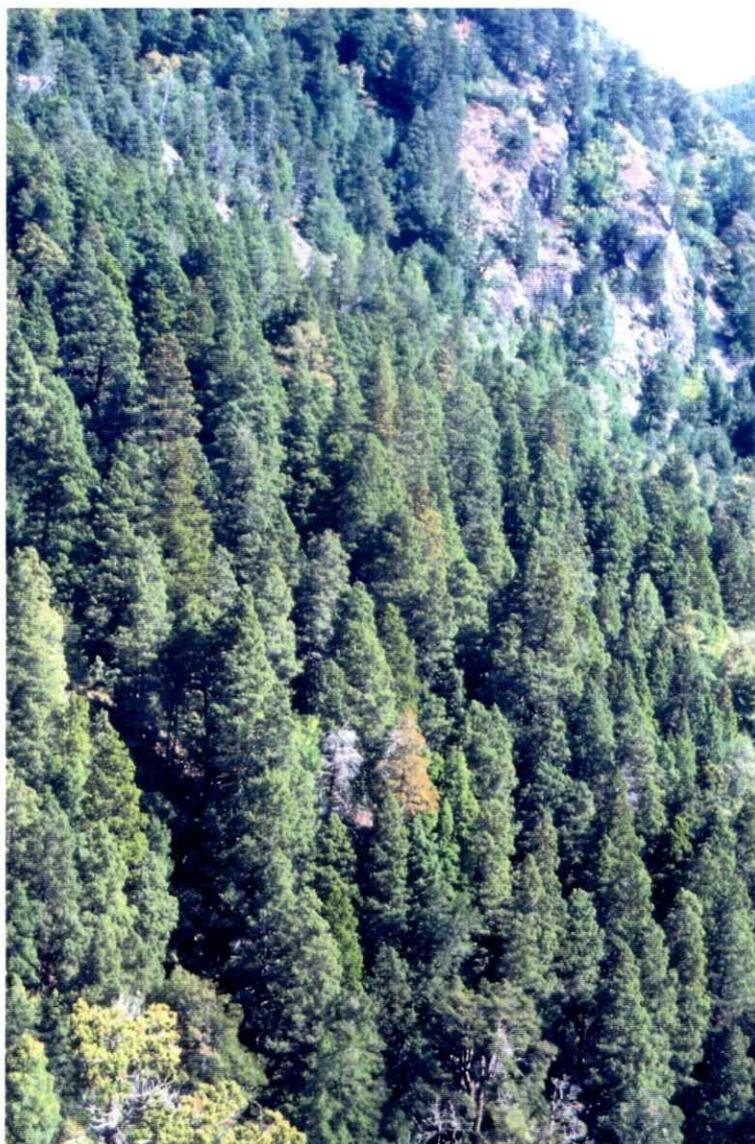


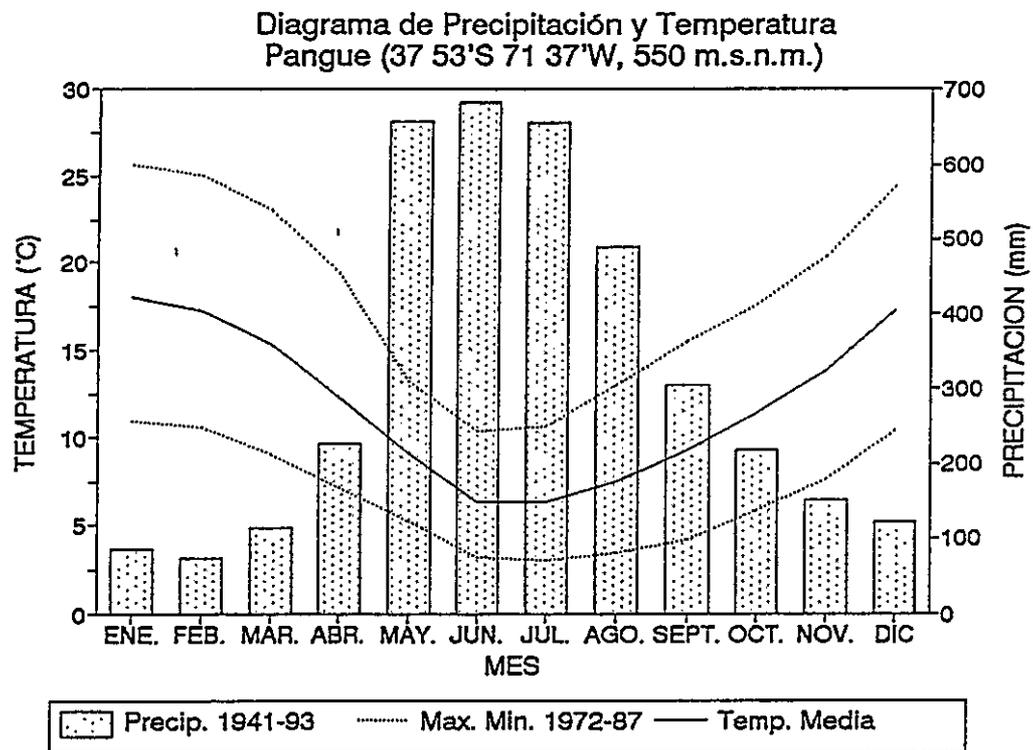
FIGURA 3

Fotografía del rodal estudiado. Al fondo se observan individuos de *Nothofagus obliqua*.

mediterráneo perhúmedo (sensu DiCatri y Hajek 1976). El 66% de la precipitación se concentra entre mayo y agosto, y en los meses fríos cae en forma de nieve. La temperatura media anual para 15 años de datos (1972-1987) es de 12°C, la media mensual mínima para el mismo período es de 6.4°C en los meses de junio y julio, y la media mensual máxima alcanza los 18°C en enero (Fig. 4).

Vegetación

La vegetación dominante corresponde al bosque caducifolio de *Nothofagus obliqua*, principalmente en las laderas de exposición norte y este. En sectores de baja pendiente se observan rodales mixtos de *N. obliqua* - *Austrocedrus chilensis*, distribuidos en forma discontinua en laderas de pendientes fuertes y en los sectores ribereños. En sitios con mayor pendiente se observan rodales dominados por *Austrocedrus*, coberturas menores de la Podocarpacea *Prumnopitys andina*, y especies de latifoliadas como las Proteaceas *Lomatia dentata*, *L. hirsuta* y la Monimiacea *Laurelia sempervirens*. Estas últimas especies se localizan principalmente en los estratos medios del dosel.



Fuente: Empresa Electrica Pangue S.A. Estación Ecológica.

FIGURA 4

Precipitación y Temperatura media mensual en la estación Pangue de ENDESA.

METODOLOGIA

1. *Establecimiento de las parcelas*

En el rodal se demarcaron dos parcelas de 36x72 m (0.26 ha) localizadas a lo largo de la pendiente en el centro del rodal. Todas las medidas se corrigieron según la pendiente para obtener el tamaño deseado de las parcelas en proyección horizontal. La primera parcela (*parcela 1*) tiene una pendiente promedio de 35°, e inmediatamente sobre ella se localiza la segunda parcela (*parcela 2*), con una pendiente promedio de 10°. Cada parcela se dividió en 288 cuadrantes de 3x3 m. En ambas parcelas se midió la frecuencia de cada especie en el dosel y subdosel. Las especies arbóreas más abundantes son *Austrocedrus chilensis* (51,29%), *Lomatia dentata* (24,35%) y *Laurelia sempervirens* (15,29%); con menor frecuencia es posible encontrar *Prumnopitys andina* (5,91%), *Nothofagus obliqua* (1,47%), *Dasyphyllum diacanthoides* (0,74%) y *Lomatia hirsuta* (0,95%). La cobertura de las especies presentes en el sotobosque se estimó en el 5% de los cuadrantes (N=15) de cada parcela, seleccionados mediante una tabla de números aleatorios. En el estrato arbustivo las especies más abundantes son *Aristotelia chilensis*, *Azara integrifolia* y *Chusquea* sp.; con menor frecuencia y cobertura se encuentra *Dasyphyllum diacanthoides*, *Lomatia dentata* y *L. hirsuta*, *Schinus* sp., *Ribes* sp., *Sophora microphylla* y *S. macrocarpa* (Tabla 1a). En el estrato herbáceo la especie más frecuente es *Osmorhiza chilensis*, *Relbunium hipocarpium* y *Adiantum* sp. (Tabla 1b).

TABLA 1

Composición del estrato arbustivo y herbáceo de ambas parcelas.
Frecuencia de tres valores de cobertura de arbustos y hierbas en ambas parcelas.

Censos en base a cuadrículas de 3x3 m, en cada parcela se muestreó 15 cuadrículas, N total = 30.

La frecuencia de valores de cobertura se determinó como en número de cuadrículas de 3x3 m en los que la especie presentaba dicho valor.

El valor *presente* indica ausencia en la cuadrícula pero observada en el entorno inmediato.

a.- Composición del estrato arbustivo. Número de cuadrículas en las que se observó la especie

Especie	presente	Cobertura	
		< 10%	≥ 10%
<i>Aristolelia chilensis</i>	8		10
<i>Azara integrifolia</i>	7		3
<i>Chusquea</i> sp.	2		4
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	2	3	
<i>Lomatia dentata</i>	1	6	2
<i>Lomatia hirsuta</i>		5	2
<i>Schinus</i> sp.	4		
<i>Ribes</i> sp.		4	
<i>Sophora microphylla</i>	2		
<i>Sophora macrocarpa</i>		10	

b.- Composición del estrato herbáceo. Número de cuadrículas en las que se observó la especie

Especie	presente	Cobertura	
		< 10%	≥ 10%
<i>Arachnitis uniflora</i>	4	4	
<i>Eryngium paniculatum</i>	4	4	
<i>Osmorhiza chilensis</i>	4	22	2
<i>Oxalis</i> sp.	1		
<i>Uncinia</i> sp.	8	5	
<i>Vicia</i> sp.	2		
<i>Juncus procerus</i>	2	2	
<i>Relbunium hipocarpium</i>	15	2	
<i>Calceolaria</i> sp.		3	
<i>Adiantum</i> sp.	7	3	
<i>Blechnum hastatum</i>	2	6	
<i>Cheilantes glauca</i>	2	6	
<i>Hydrangea serratifolia</i>		3	5

2. *Identificación de los individuos*

Para el análisis de la dinámica del rodal, los árboles fueron clasificados de acuerdo a las siguientes categorías de tamaño:

- 1 *Plántulas* Individuos hasta 10 cm de altura.
- 2 *Brinzales* Individuos mayores a 10 cm y hasta 2 m de altura.
- 3 *Juveniles* Individuos mayores a 2 m de altura, con DAP menor a 5 cm.
- 4 *Adultos* Individuos con DAP mayor o igual a 5 cm.

En ambas parcelas se mapearon todos los brinzales, juveniles y adultos, vivos y muertos. El mapeo se hizo determinando la posición de cada árbol en los cuadrantes de 3x3 metros. Cuando el árbol estaba muerto caído se mapeó la posición de la base o tocón, el largo (altura) y la orientación en la parcela. Todos los tocones fueron mapeados, su diámetro medido, y se indicó si presentaba marcas de fuego o hacha. En un número limitado de casos los árboles quebrados caídos y los tocones pudieron ser identificados como el mismo individuo. Se utilizó la posición de los tocones para todos los análisis que involucraran la posición de los árboles muertos. A cada árbol vivo o muerto se le asignó un número de identificación, y se registró la especie; el diámetro a la altura del pecho (DAP), la altura total, y en los árboles vivos la altura a la primera rama viva. Además se registraron las características morfológicas que sugirieran eventos que hubiesen alterado su crecimiento, ej: cicatrices de fuego, marcas de golpes por caídas de otros árboles.

3. *Estructura vertical*

La estratificación de las especies arbóreas en el dosel se determinó por las mediciones de altura y profundidad de copa de cada árbol. La profundidad de copa de los árboles se estimó a partir de la diferencia entre la altura en el tronco de la primera rama viva y la punta del árbol. Usando la información de posición de los árboles, especie, altura y profundidad de copa, se hizo un perfil vertical del rodal (Mueller-Dombois & Elleberg 1974), usando como base un transecto de 36 x 9 metros. Se calculó la relación *profundidad de copa / altura* del árbol, como una estimación de la distribución de la biomasa aérea en el rodal. Se analizó la frecuencia de clases de altura y la frecuencia del índice *profundidad de copa / altura* de ambas parcelas. Para determinar la variación de la profundidad de copa con el tamaño de los individuos se analizó la relación entre la profundidad de copa y el diámetro de los árboles.

4. *Estructura horizontal*

Con los datos de posición de cada árbol, ingresados como coordenadas XY para la parcela, se calculó la función $K(t)$ (Ripley 1977) para determinar el patrón de distribución horizontal de *A. chilensis* a diferentes escalas espaciales. La función $\lambda K(t)$ se define como el número esperado de árboles a una distancia t de un árbol elegido aleatoriamente. Si los árboles se distribuyen en forma aleatoria, en una distribución de Poisson, entonces $K(t) \approx \pi t^2$ (Duncan 1991). Para el cálculo de $K(t)$ se usaron las

distancias entre todos árboles, corrigiendo el efecto borde según Diggle (1983). Se escogió este índice por estimar la agregación de los árboles a distancias crecientes, lo que otorga cierta independencia respecto al tamaño del área muestreada (Kenkel 1988); además la estimación de la agregación es independiente de la densidad de los individuos en el área total. Cuando el valor observado de $K(t)$ es superior al esperado para una distribución aleatoria, existe una tendencia a la agregación entre los individuos; cuando el valor observado de $K(t)$ es inferior al valor esperado para la distribución aleatoria, existe una tendencia a la regularidad en el espaciamiento. La significancia estadística de los valores observados se determinó mediante la generación del límite superior e inferior para la distribución aleatoria, usando simulaciones de Montecarlo (Diggle 1983). Se usó un programa de análisis espacial univariado escrito por Richard Duncan (Department of Plant Sciences, Canterbury University, Christchurch, New Zealand).

El procedimiento se aplicó a los individuos vivos de ambas parcelas. Además, gracias a la gran cantidad de árboles muertos presentes en la parcela superior, es posible analizar para este sector el patrón espacial de la mortalidad. Si se considera al conjunto de árboles vivos y muertos como la población "inicial" sobre la que han actuado autorraleo y otros agentes de mortalidad, entonces es posible determinar si la muerte de los árboles ha ocurrido en forma aleatoria en el tiempo. Para esto se aplicó el análisis de Kt a:

- i.- Todos los individuos vivos y muertos en conjunto (población "inicial"). Se comparó así la agregación de los individuos previa a las sucesivas muertes, con el patrón de agregación actual.

- ii.- Individuos muertos, para determinar el patrón espacial de la mortalidad.
- iii. Se realizaron 20 simulaciones de mortalidad aleatoria (95% confianza). Cada simulación se hizo removiendo en la población "inicial" un número de individuos igual al número de árboles muertos de la parcela. Los árboles fueron escogidos al azar, y el patrón espacial resultante se comparó con el patrón observado actualmente.

5. *Estructura de tamaños*

Se registró el diámetro a la altura del pecho y la altura de todos los individuos adultos de cada especie presente en ambas parcelas. También fueron medidos los árboles muertos tendidos, en pie y los tocones. Se analizó la relación altura-diámetro y se construyeron histogramas de distribuciones de clases diamétricas. Además se comparó la distribución de diámetros de los individuos vivos con los muertos en la parcela superior. Con la información diamétrica y de la edad (ver a continuación) se analizó la relación edad-diámetro del rodal.

6. *Estructura de edades*

Usando taladros de incremento se sacaron dos muestras dendrocronológicas de todos los individuos adultos de *Austrocedrus* presentes en ambas parcelas. La edad de los individuos fue determinada contando el número de anillos de crecimiento en las muestras. Como las muestras fueron tomadas a la altura del pecho existe una

subestimación general de la edad de acuerdo al tiempo necesario para que el árbol alcance dicha altura (aprox. 1,30 m).

Para determinar la edad aproximada de los brinzales y juveniles, se realizó un conteo de los anillos de crecimiento de una muestra de individuos. 10 árboles juveniles fueron seleccionados al azar y taladrados a 30 cm del suelo; mientras que 6 brinzales fueron cortados desde la base.

Para evitar errores en la lectura de los anillos por la presencia de madera de reacción (Fritts 1976, Schweingruber 1988), se sacaron dos muestras por árbol, una transversal y otra perpendicular al sentido de la pendiente. Las muestras fueron montadas de acuerdo a técnicas dendrocronológicas estándar (Stokes & Smiley 1968), los anillos de crecimiento fueron contados, fechados, medidos y cofechados mediante el programa COFECHA (ver apéndice I). El conteo final de anillos permitió determinar la edad de los individuos, y por lo tanto la distribución de edades de *Austrocedrus* en cada parcela. La estimación de la edad de los individuos se realizó con aquellas muestras que incluyen el centro, y las que permitían estimar geoméricamente el centro del árbol.

7. *Análisis de la presencia de claros*

7.1 *Claros actuales*

Aunque en el sitio de estudio la riqueza de especies arbóreas es baja, la compleja estructura vertical hace difícil definir con precisión los límites de un claro. Se usó la definición de Runkle (1985), es decir, el área inmediatamente debajo de una apertura del dosel, a pesar que el área de influencia de un claro puede ser mayor que el área estimada

a partir de la proyección del dosel (Runkle 1982). Los claros presentes en la parcela fueron mapeados a partir de la proyección en el suelo del dosel de los árboles remanentes.

7.2 *Claros antiguos*

La identificación de los claros antiguos se realizó por medio de un análisis dendroecológico, a partir de períodos de liberación y supresión del incremento radial, aislando en la serie temporal de anchos de anillos la señal única $D1_t$ (Cook 1985) según el procedimiento descrito en detalle en el **anexo 1**. Con esta información disponible para cada árbol se construyó un histograma de la frecuencia de liberaciones y supresiones en cada parcela durante los últimos 150 años; identificando períodos críticos de alta frecuencia de "perturbaciones" de formación de claros.

Estos cambios en las tasas de crecimiento están relacionados a la apertura y cierre de claros en el dosel (Henry & Swan 1974, Oliver & Stephens 1977, Lorimer 1980, Payette et al. 1990). Se definirá una liberación del crecimiento como el incremento diamétrico anual igual o superior 2,5 veces al incremento de los años previos, mientras que se consideró una supresión del crecimiento, al incremento anual igual o menor 0,4 veces el crecimiento previo (Henry & Swan 1974). En ambos casos el cambio de la tasa de crecimiento debería mantenerse durante al menos 4 años. La presencia de un claro se determinó entonces por la liberación del crecimiento en un individuo o un incremento sincrónico del crecimiento en un grupo de árboles adyacentes. Como en ciertos casos

solo un individuo muestra una liberación en el crecimiento, para cada claro reconstruido se estableció un *área mínima* de influencia. Para establecer el área mínima del claro se usó como criterio la presencia de tocones, troncos o ramas caídas, ausencia de *Austrocedrus* de gran altura, presencia de plántulas, o presencia de especies de latifoliadas.

La edad del claro se estima a partir del momento en que ocurre la liberación del crecimiento en el o los árboles que lo delimitan. Incrementos lentos en el crecimiento también podrían estar relacionados a aperturas del dosel, sin embargo en estos casos se complica el fechado del evento. En este trabajo los árboles que presentaban cambios graduales en las tasas de crecimiento fueron considerados solo como información de apoyo a los individuos que presentaban liberaciones o supresiones del crecimiento súbitas.

Algunos individuos pueden mostrar diferencias en el fechado de un evento particular, debido a un retardo en la respuesta a la apertura del dosel (Payette et al. 1990). En este caso se aceptó una diferencia máxima de cinco años para el fechado de un mismo evento. Para disminuir el error de la estimación por la presencia de falsos anillos o anillos ausentes, el fechado de las liberaciones se hizo previo cofechado y corrección de las series de anchos de anillos.

Se construyó histogramas del número de claros formados y del área mínima total perturbada por década entre 1830 y 1990. También se calculó la frecuencia del área mínima de todos los claros reconstruidos en todo el período estudiado.

7.3 Régimen de perturbaciones

Se usaron los siguientes descriptores del régimen de perturbación, utilizados por Payette et al. (1990):

i.- Intervalo Libre de Perturbaciones

$$ILP = [\sum(t_{i+1} - t_i)] / N$$

donde $t_{i+1} - t_i$ es el número de años entre dos claros sucesivos, y N es el número total de claros.

ii.- Tasa de formación de claros, que es el valor inverso de ILP, i.e. el número de caídas de árboles que originan claros, por año o por década en el rodal.

8 Agentes de perturbación

Incendios

La presencia de fuego es fácilmente reconocible por las cicatrices en árboles vivos, y carbón en árboles muertos. A partir de la orientación de la cicatriz de fuego en el árbol, se puede inferir la dirección del incendio.

El impacto del fuego en el rodal se estimó a partir de la superficie afectada en ambas parcelas. Mapeando todos los árboles con cicatrices y conociendo la dirección del fuego por la orientación de la cicatriz, se puede reconstruir los frentes de fuego; por medio de la identificación de árboles adyacentes que fueron afectados en la misma dirección. Por otra parte, el árbol puede presentar varios tipos de respuesta, dependiendo

del daño que cause el fuego sobre la copa y el tejido floemático. En situaciones de daño severo pueden presentar una disminución en la tasa de crecimiento (Schweingruber 1988). Los árboles del margen del incendio también pueden presentar una liberación del crecimiento, por disminución de la interferencia por otros individuos (Veblen & Lorenz 1987). Por lo tanto, analizando el patrón de anillos de crecimiento en árboles viejos, de los sectores con indicios de fuego, es posible fechar la ocurrencia de los incendios.

Viento

El viento es un factor importante en determinar la forma y propiedades físicas de la madera (Bannan & Bindra 1970), y la orientación de caída de los árboles (Harmon et al. 1986), su importancia puede ser estimada a partir del porcentaje de troncos que yacen en la dirección de los vientos predominantes (Henry & Swan 1974). La tabla climática para la zona de Concepción (Miller 1976) muestra que entre Noviembre y Abril los vientos provienen del SW, mientras que entre Mayo y Agosto predomina el viento N.

Todos los árboles caídos en ambas parcelas fueron mapeados, registrando la orientación de los troncos en el suelo (Henry & Swan 1974). Se determinó el porcentaje de los troncos enteros y quebrados tendidos en cada dirección.

Caidas de rocas

En las zonas andinas de la zona mediterranea chilena ocupadas por *Austrocedrus*, las laderas suelen presentar paredes rocosas intemperizadas, desde las cuales se desprenden rocas que puede dañar o matar algunos árboles. A lo anterior se suman otros dos factores que aumentan la probabilidad de ocurrencia de desprendimientos rocosos durante el tiempo vital de *Austrocedrus*: las altas pendientes y la alta sismicidad. Debido a lo anterior, se determinó el probable efecto de la caída de rocas al interior del rodal. Se relacionó la posición de árboles muertos y dañados, con la presencia de rocas al interior de la parcela 2, y el probable curso de caída de las rocas inferido a partir de la pendiente.

Intervención antrópica

La actividad humana se observa en la presencia de algunos árboles talados y la presencia de restos de fuego localizado.

Se mapeó los árboles muertos, y se cuantificó la presencia de marcas de hacha sobre los tocones remanentes.

La probable presencia antigua de ganado y sus consecuencias no son cuantificables con la aproximación metodológica de esta tesis, por lo que solo será discutida en términos generales.

9. *Efectos de los claros*

El efecto de los claros de pequeña escala se determinó relacionando la distribución espacial de los juveniles y la posición de los individuos muertos, con claros presentes en el dosel y los claros formados en los últimos 150 años determinados a partir de las muestras dendroecológicas.

Establecimiento reciente

Se registró la posición de los brinzales en ambas parcelas, enseguida los individuos fueron removidos y seccionados en la base, se contó el número de anillos. Lo anterior permitió determinar la edad y posibles relaciones entre la formación de claros y el establecimiento de estos individuos jóvenes.

Crecimiento de los individuos

Se cuantificó la tasa de incremento anual de cada árbol, durante el período que cubre la muestra dendrocronológica. Se calculó la tasa promedio de incremento diamétrico durante todo el período analizado, y durante los períodos de liberación del crecimiento del árbol. Además se discutirá el efecto de aperturas del dosel sobre las tasas de crecimiento de individuos de menor tamaño.

RESULTADOS

1. Estructura del rodal

En ambas parcelas la especie dominante es *Austrocedrus chilensis* con mayor número de individuos en la parcela superior (Tabla 2). Los valores registrados de área basal son altos, comparables a los obtenidos en bosques puros en la vertiente oriental de los Andes.

Tabla 2. Estructura cuantitativa y características generales de ambas parcelas.

	Parcela Inferior	Parcela Superior
No. Individuos de <i>Austrocedrus</i>	138	184
No. Total de Individuos	270	445
Area basal de <i>Austrocedrus</i> (m ²)	55,27	56,98
Densidad de <i>Austrocedrus</i> (Ind./ha)	530	707
Densidad Total (Ind./ha)	1038	1711
Pendiente Promedio	35°	10°
No. Ind. Muertos	10	234

1.1. *Estructura vertical*

El análisis de la distribución de los individuos en el dosel muestra la presencia de tres estratos: un estrato bajo (<12 m de altura), dominado por *Lomatia dentata* y *Prumnopitys andina*, con individuos de *Laurelia sempervirens*. Esta última especie forma un estrato medio sobre 12 metros de altura. El tercer estrato (>18 m de altura) está dominado exclusivamente por individuos de *Austrocedrus chilensis* que pueden alcanzar hasta 30 metros de alto (Fig. 5a y 5b). Aunque existen individuos de *Austrocedrus* de todos los tamaños, es importante considerar que estos se encuentran espacialmente segregados, comúnmente no hay *Austrocedrus* creciendo bajo el dosel de conespecíficos de mayor altura.

A pesar de la baja sobreposición observada entre las copas de los individuos, se observa una baja luminosidad al interior del rodal. Lo anterior puede deberse a la gran profundidad de copa que alcanza entre 30% y 80% de la altura total del árbol (Fig.6). La profundidad de copa aumenta con el tamaño de los individuos, variando comúnmente entre 1 y 10 metros, y alcanzando 20 metros en los árboles mayores (Fig.7).

1.2. *Estructura horizontal*

En ambas parcelas el análisis de la distribución espacial de los individuos vivos muestra un patrón agregado para las escalas espaciales que van desde 1 a 18 m. Esto significa que en promedio en cada clase de distancia, hay más individuos de los que se esperaría por azar ($p < 0.05$)

Estructura vertical del rodal

- a.- Perfil vertical del sitio.
 Las especies representadas son: 1 *Austrocedrus chilensis*, 2 *Laurelia sempervirens*, 3 *Lomatia dentata*, 4 *Prumnopitys andina*.
- b.- Frecuencia relativa de las clases de altura de las especies presentes

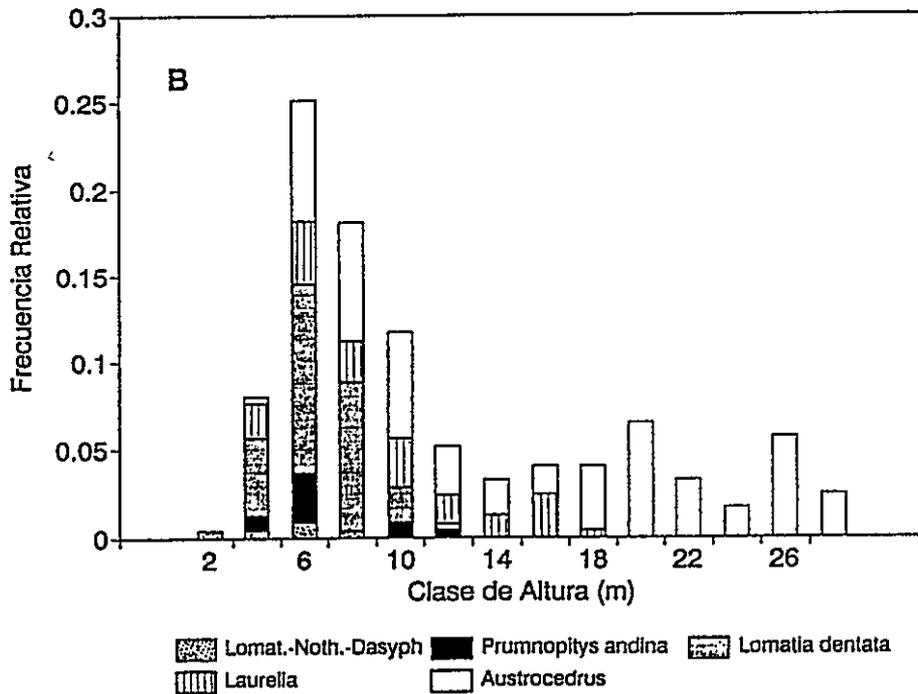
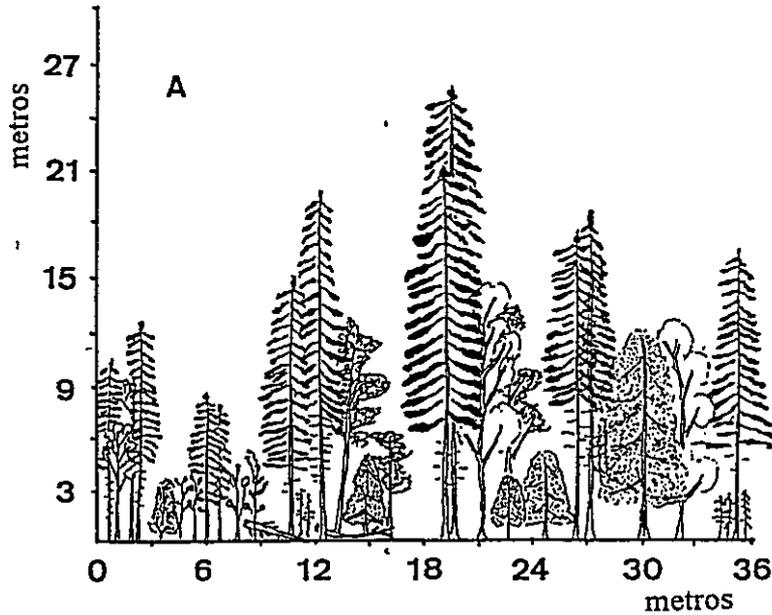


FIGURA 6

Distribución de frecuencias de la relación profundidad de copa/altura del árbol. Información proveniente de todos los individuos de *Austrocedrus chilensis* de ambas parcelas.

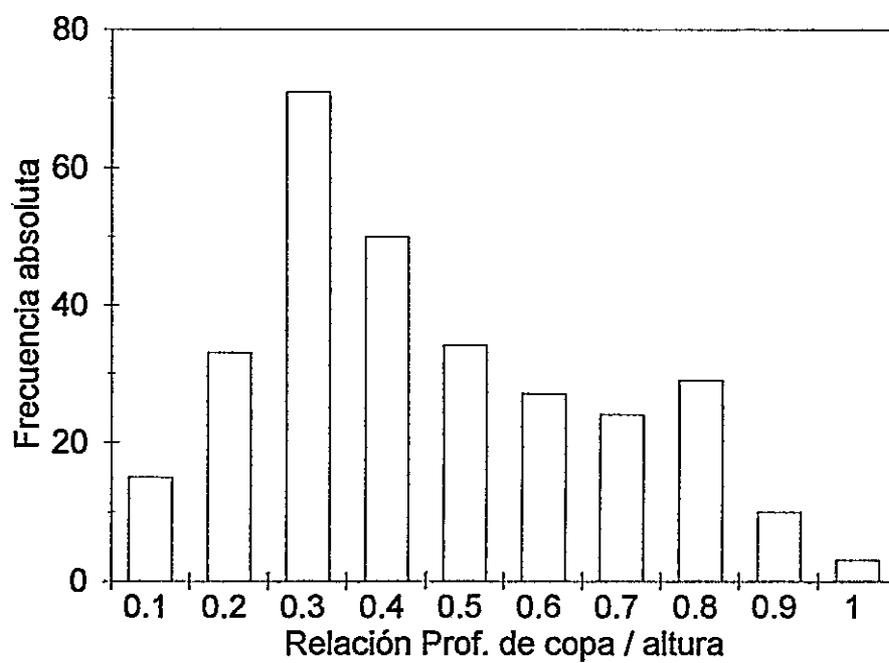
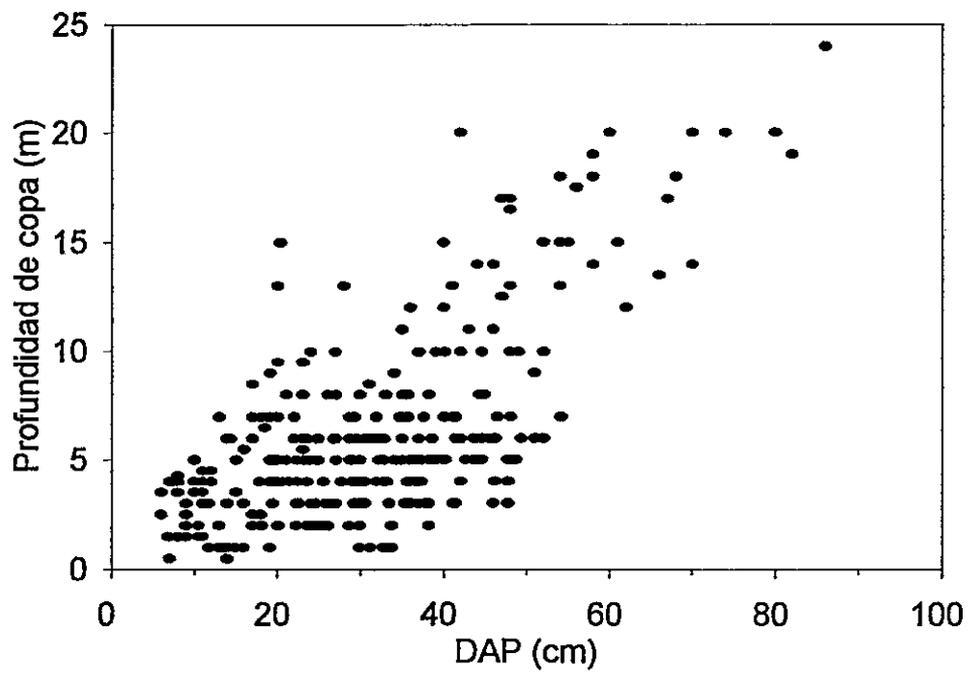


FIGURA 7

Profundidad de copa en relación al diámetro a la altura del pecho (DAP) de los individuos de *Austrocedrus chilensis* de ambas parcelas.



Al calcular los valores del índice K_t para los individuos de diámetro menor a 25 cm el patrón que se observa es agregado (Fig. 8a). Sin embargo al calcular el índice para las clases de tamaños >35 cm DAP, se observa que el patrón tiende a la aleatoriedad (Fig. 8b), resultando significativamente aleatorio en las clases de distancia inferiores a 7 metros, a distancias mayores los árboles se encuentran agregados.

1.3. Estructura espacial de la mortalidad

Cuando se analiza espacialmente el conjunto "inicial" de árboles vivos y muertos, se obtiene que la distribución es agregada en todas las distancias estudiadas por lo que no hay diferencia con el patrón de distribución actual. Sin embargo, la distribución actual de los individuos es estadísticamente distinta de la que se obtendría si la mortalidad ocurriese en forma aleatoria, como la obtenida a partir de una mortalidad aleatoria simulada. La agregación en todas las distancias estudiadas ($p < 0.01$) se observa también en la población "inicial", que incluye individuos vivos más los individuos muertos (Tabla 3). Si a esta población "inicial" se le extrae en forma aleatoria el mismo número de individuos que los individuos muertos ($N=234$), y se compara el patrón resultante de esa "mortalidad aleatoria" con el patrón producto de la mortalidad real, se observa que el patrón de la población real es distinto del esperado para una mortalidad aleatoria ($p < 0.05$). Lo anterior sugiere que la mortalidad de los individuos a ocurrido en forma agregada (Tabla 4).

Como la muerte de algunos individuos de la población genera cambios en el

Variación del índice Kt vs t para dos categorías de tamaños en *Austrocedrus chilensis*

- a.- Índice Kt vs. t en individuos con DAP menor que 25 cm.
- b.- Índice Kt vs. t en individuos con DAP mayor que 35 cm.
Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza estadística para una distribución aleatoria.

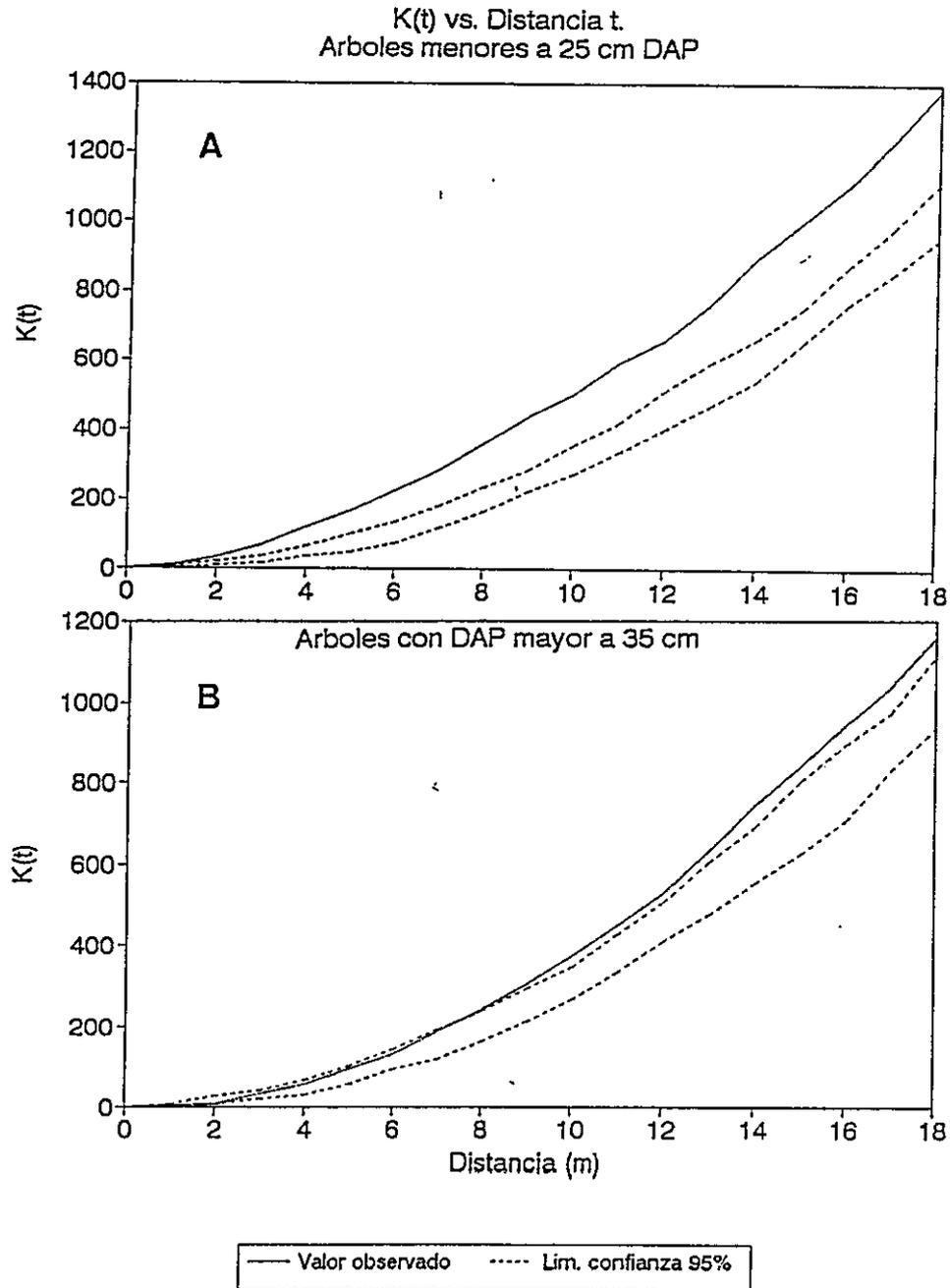


TABLA 3

Variación del índice Kt con la distancia "t" en la población inicial de los individuos vivos mas los individuos actualmente muertos. Las columnas "Lim. sup." y "Lim. inf." corresponden a los límites estadísticos de confianza del para una distribución aleatoria ($p < 0.01$).

Distancia (m)	Kt	Lim. sup.	Lim. inf.
0	0.00	0.00	0.00
1	4.34	2.16	2.11
2	16.31	9.98	9.74
3	30.38	26.30	25.11
4	59.00	53.36	50.11
5	89.50	79.05	71.08
6	125.82	115.62	109.01
7	172.41	166.01	156.62
8	225.36	219.10	212.97
9	283.89	277.23	268.68
10	347.21	339.06	329.96
11	426.51	416.50	394.86
12	508.40	496.46	465.45
13	589.78	575.93	537.14
14	680.63	664.65	629.94
15	782.44	764.07	728.41
16	879.03	858.39	825.52
17	994.30	970.95	934.91
18	1116.04	1089.84	1037.17

TABLA 4

Comparación entre los valores de Kt de la población actual y los resultantes de una mortalidad aleatoria simulada en la población "inicial". Las columnas "Sup. dis." e "Inf. dis." corresponden a los límites de confianza estadísticos para una distribución aleatoria de la población actual ($p < 0.01$) Las columnas "Sup. mort." e "Inf. mort." corresponden a los límites estadísticos de confianza para una distribución actual resultante de una mortalidad aleatoria ($p < 0.05$).

Distancia (m)	Kt	Sup. dis.	Inf. dis.	Sup. mort.	Inf. mort.
0	0.00	0.00	0.00	0.00	0
1	5.43	5.42	1.99	4.29	1.419128
2	17.18	15.30	9.95	15.99	11.353342
3	36.18	32.66	22.86	35.04	25.995864
4	64.79	56.13	43.35	61.69	44.60508
5	101.15	85.00	70.93	92.23	72.683568
6	141.61	121.10	103.10	132.84	101.13304
7	192.76	161.49	143.74	171.75	147.35142
8	251.20	209.30	193.17	221.57	194.94173
9	310.85	262.85	242.43	284.09	254.51701
10	376.00	323.61	296.82	347.01	300.74382
11	450.05	390.66	362.43	418.26	374.51851
12	524.41	460.47	432.97	496.06	430.12421
13	609.82	542.44	500.78	587.34	520.73343
14	706.13	625.92	576.21	683.66	614.23971
15	789.72	723.81	669.45	774.50	715.40049
16	888.94	827.87	765.46	854.98	800.66889
17	1003.97	930.70	866.50	982.11	911.10716
18	1121.73	1045.17	971.77	1087.98	1030.3573

espaciamiento de los individuos, se comparó la distribución de distancias al vecino más próximo en la población "inicial" y en la población actual. En esta comparación se observa que ha ocurrido una disminución de la frecuencia en las clases de distancia menores a 1,5 m, lo que sugiere una mortalidad diferencial hacia aquellos individuos más próximos entre sí (Fig. 9).

1.4. Estructura de tamaño

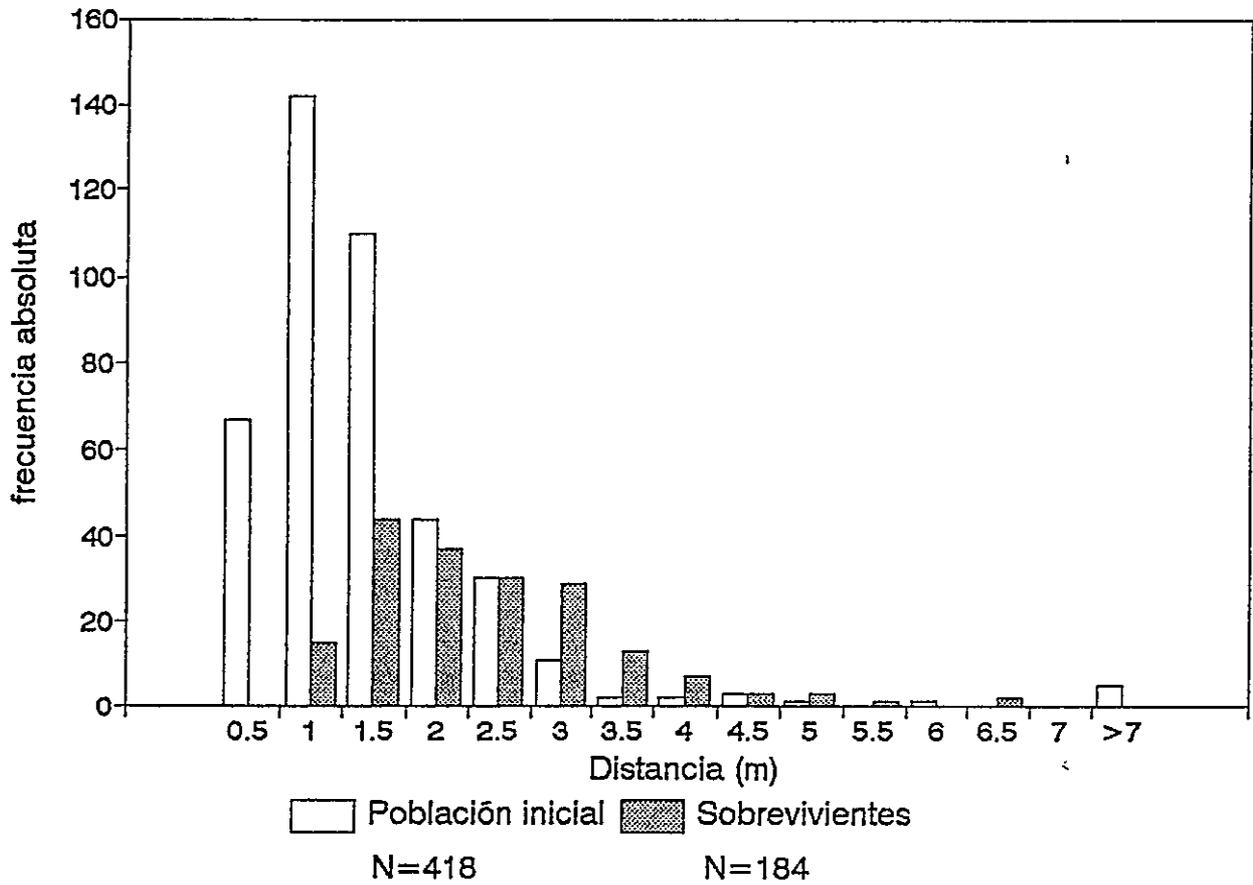
Casi no se observan plántulas de *Austrocedrus* (Tabla 5), en las dos parcelas estudiadas se encontró un total de 328 plántulas (<10 cm altura), i.e. 3744 plántulas por ha de las cuales ninguna corresponde a *Austrocedrus*. Esta misma subrepresentación numérica se observa con los brinzales, donde de 32 individuos (363 ind./ha) solo 6 (18%) corresponden a *Austrocedrus*.

De la frecuencia de individuos en las distintas categorías de tamaños, se desprende que la proporción entre las categorías de tamaños (plántulas, brinzales, juveniles, adultos) está sesgada hacia la categoría de adultos.

La distribución de diámetros de la parcela 1 es levemente bimodal, con una moda de diámetros alrededor de 10 a 15 cm y otra menos marcada entre 35 y 50 cm. Al comparar entre ambas parcelas se encuentra que la parcela 1 presenta una dispersión en los valores de diámetros mayor que la parcela 2, con un rango que va entre 5 y 85 cm. A su vez la parcela 2 tiene un rango de diámetro que va entre 10 y 60 cm, con la mayor frecuencia en la clase de diámetro de 35 cm (Fig. 10).

Comparación de la frecuencia absoluta de distancias al vecino más cercano en la población "inicial" y en la población actual de *Austrocedrus chilensis*. Determinación en base a los individuos vivos y muertos de la Parcela 2.

Distribución de distancias al vecino más cercano



Abundancia total de plántulas y brinzales de *Austrocedrus chilensis* en ambas parcelas de estudio.

Regeneración de especies leñosas en ambas parcelas

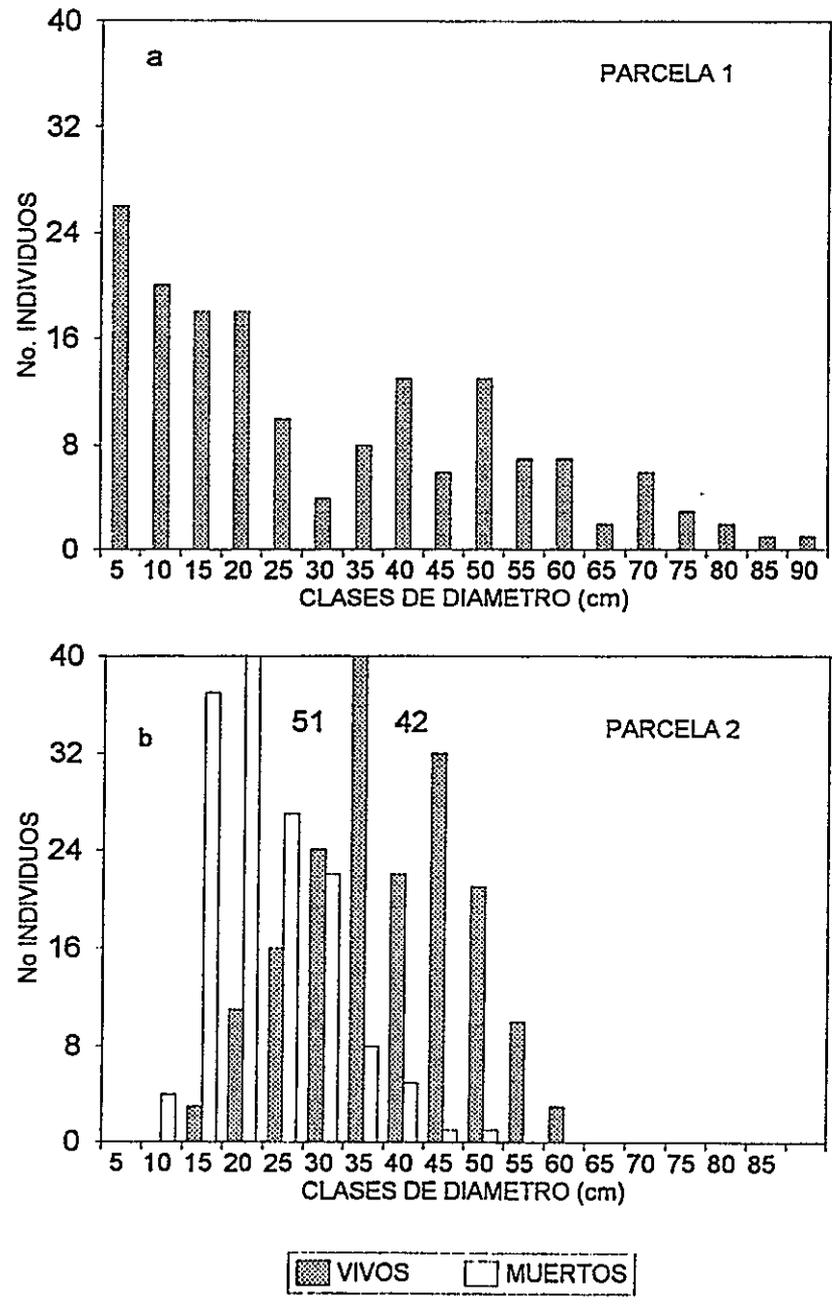
ESPECIE	h < 0.1 m		0.1 < h < 2.0 m	
	N	N / Ha	N	N / Ha
<i>Austrocedrus chilensis</i>			6	68
<i>Prumnopitys andina</i>	12	137	18	205
<i>Nothofagus obliqua</i>			1	11
<i>Lomatia dentata</i>	189	2157	6	68
<i>Lomatia hirsuta</i>	17	194		
<i>Laurelia sempervirens</i>	89	1016	1	11
<i>Aristotelia chilensis</i>	21	240		

Area muestreada = 876 m² (17 %)

FIGURA 10

Estructura diamétrica de *Austrocedrus chilensis* en el rodal

- a.- Distribución de diámetros de los árboles vivos en la parcela 1.
- b.- Distribución de diámetros de los individuos vivos y muertos en la parcela 2.



1.5. *Estructura de edad*

Al comparar la distribución de edades se encuentra que la parcela uno muestra una distribución bimodal (Fig. 11), con máximos en las clases de edades de 60 y 170 años respectivamente, mientras que la parcela 2 es marcadamente unimodal, con la mayor frecuencia de individuos en la clase de edad de 170 años. Los árboles más viejos en ambas parcelas alcanzan 200 años, estableciendo esta edad mínima para el rodal. La ausencia de individuos jóvenes en la segunda parcela indica que el establecimiento de nuevos individuos está espacialmente localizado en la parcela inferior.

Un muestreo de las edades de los brinzales y juveniles revela que se trata de individuos con edades superiores a 30 años (Fig. 12).

Conclusión sobre la estructura del rodal

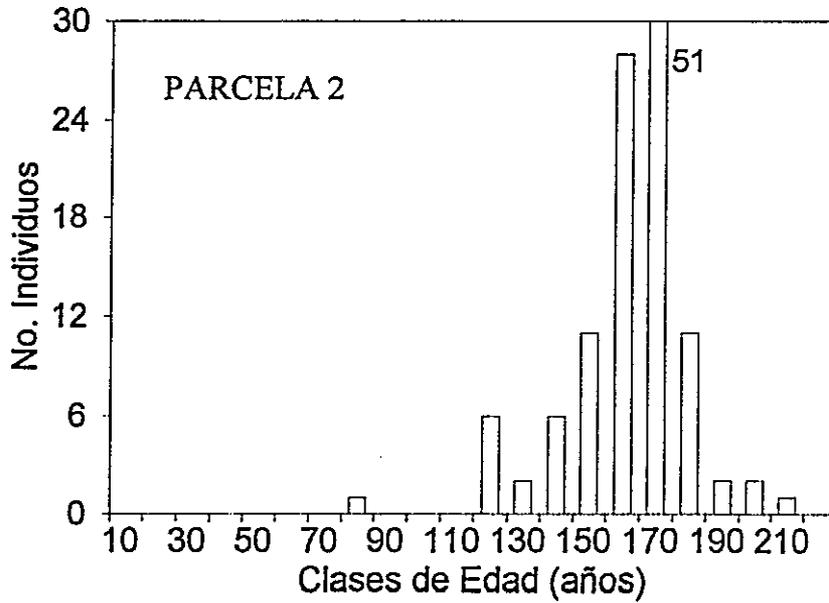
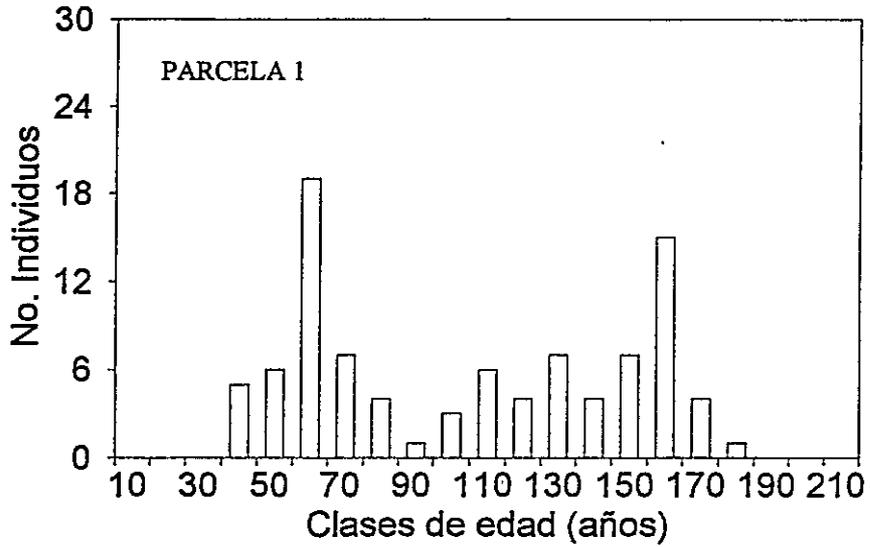
Las diferencias de densidad de *Austrocedrus* y del diámetro de los individuos entre ambas parcelas pueden deberse a las pendientes de ambos sitios. Es probable que el establecimiento inicial de los individuos haya sido más espaciado en la parcela 1. Eso explicaría también la ausencia de individuos muertos, explicable por una menor interferencia entre los individuos de la parcela 1, comparado con la parcela 2.

Las especies latifoliadas ocupan los estratos bajos del dosel, por lo que una posible interferencia ocurriría principalmente entre individuos de *Austrocedrus*. Aunque una alta profundidad de copa puede ser interpretado como un dosel abierto,

Estructura de edades de *Austrocedrus chilensis* en el rodal

- a.- Parcela 1
- b.- Parcela 2

DISTRIBUCION DE EDADES
Austrocedrus chilensis



EDAD DE LOS INDIVIDUOS JOVENES
BRINZALES Y JUVENILES - AMBAS PARCELAS

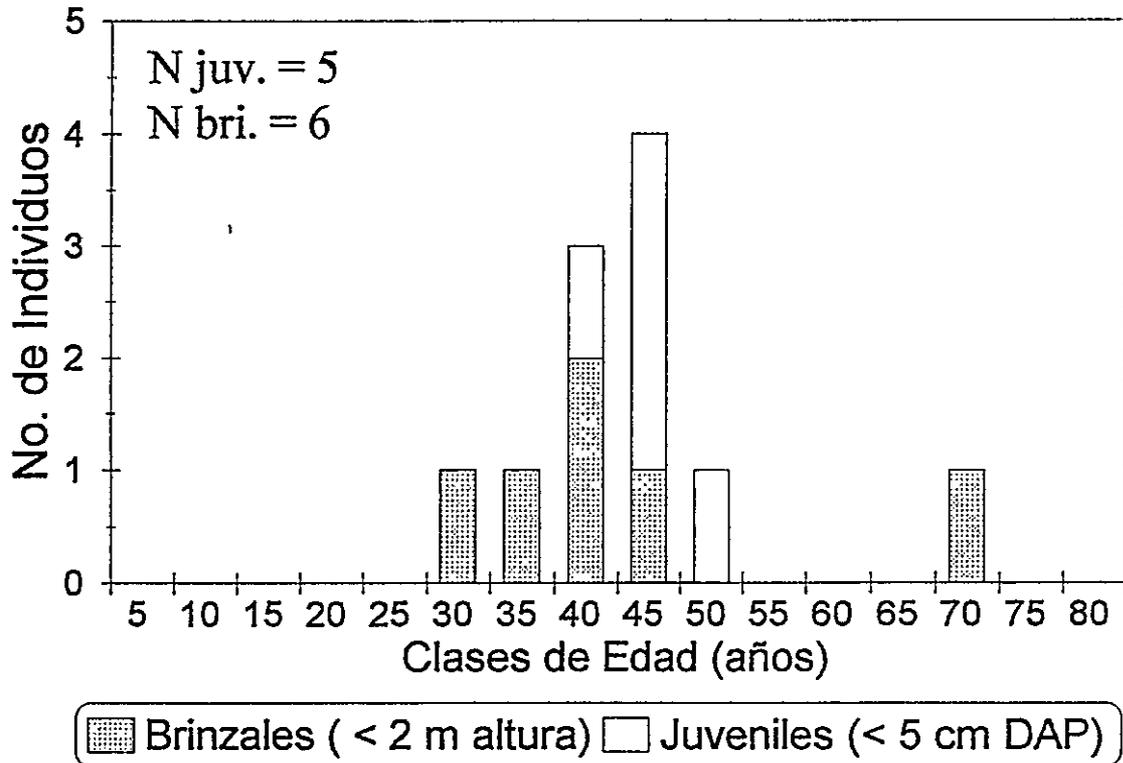


FIGURA 12

Distribución de edades de brinzales y juveniles de ambas parcelas

con balance fotosintético positivo en los estratos bajos (Fritts 1976), en este rodal el resultado neto es una disminución de la luminosidad a nivel del suelo, lo que podría explicar la ausencia de plántulas de *Austrocedrus* y la baja densidad de plántulas de las especies latifoliadas.

El patrón de distribución espacial de *Austrocedrus chilensis* en el rodal es agregado, sin embargo el grado de agregación disminuye en distancias cortas a medida que aumenta el tamaño de los individuos, como se observa al comparar la distribución de individuos pertenecientes a dos clases diamétricas distintas. La distribución actual de *Austrocedrus* es significativamente distinta y más agregada de la que resultaría de una mortalidad que opere al azar. Por lo tanto, probablemente el patrón de distribución espacial agregado se mantiene en el tiempo por un mecanismo de mortalidad espacialmente agregada. Las causas más frecuentes de mortalidad agregada en pequeña escala son: caídas de árboles que botan algunos vecinos y/o aumentan la susceptibilidad a los efectos del viento; la ocurrencia de plagas que afectan a pequeños grupos de individuos (Brubaker 1986), desafortunadamente en Chile no hay información sobre este tema para las especies forestales nativas. Estudios realizados en la Patagonia argentina sugieren que otra probable causa es la enfermedad llamada "el mal del ciprés" (Havrylenko et al. 1989, Rosso et al. 1989), sin embargo en Chile no hay evidencias de la presencia de esta patología, que en Argentina parece estar asociada a condiciones edáficas de mal drenaje (Cwielong y Rajchenberg 1994). También pueden generarse algunos patrones de mortalidad agregada por efecto

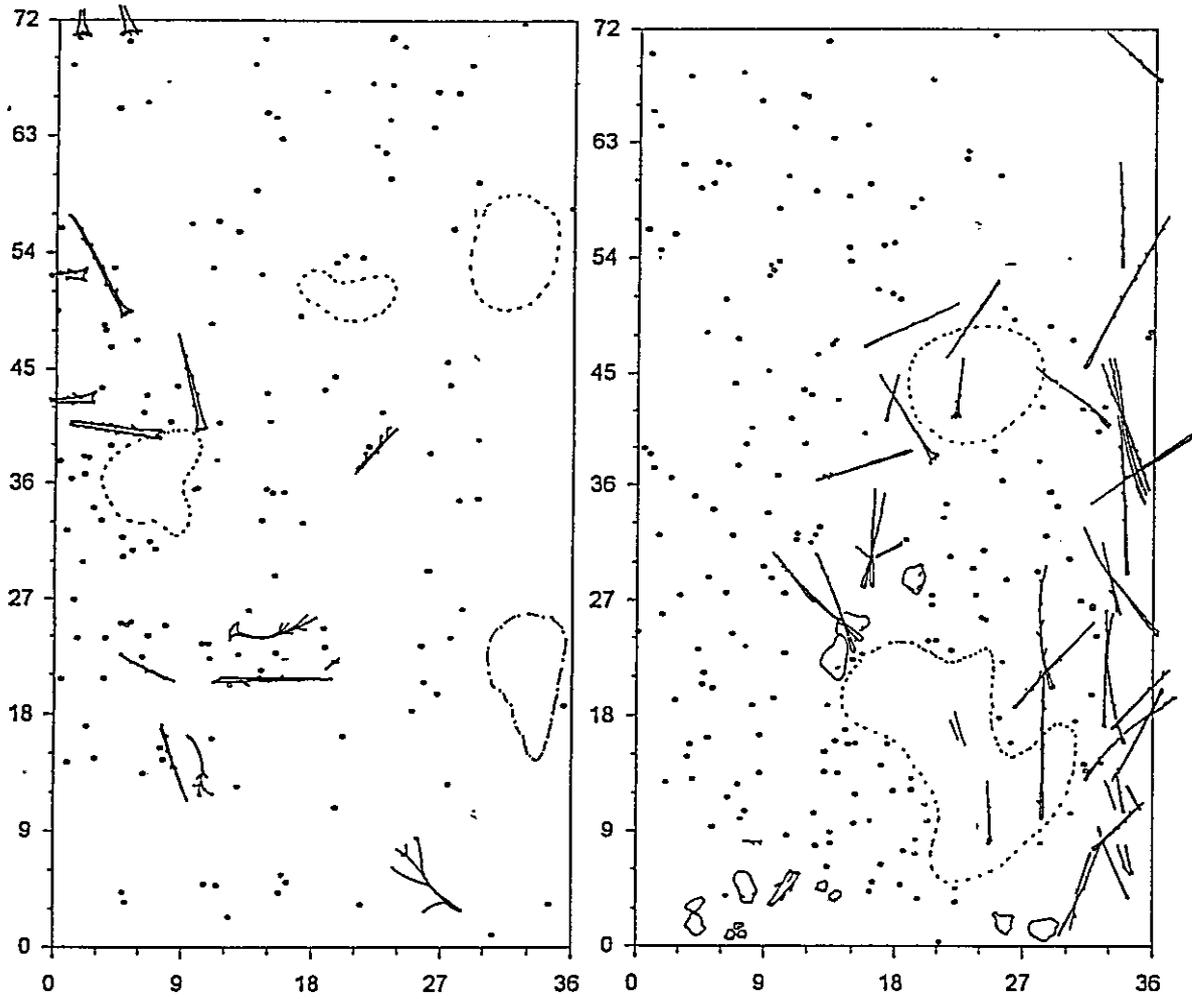
antrópico. La mortalidad asociada a distancias cortas al vecino más cercano sugiere un proceso densodependiente, de mayor mortalidad en sectores con alta densidad de individuos; esto puede indicar que la mortalidad de los individuos responde a un proceso de autorraleo, lo que se corresponde con el patrón espacial aleatorio encontrado en las clases de distancia cortas para los individuos de mayor diámetro.

La estructura de tamaños y edades muestran la ausencia de individuos de las clases más jóvenes. La parcela inferior presenta una estructura de edad y tamaños bimodal, lo que señala dos eventos aislados de establecimiento masivo. La presencia de dos cohortes de individuos (de 60 y 170 años) en las parcelas de estudio sugiere la ocurrencia de regeneración en parches de escala espacial pequeña (<0,5 ha). La interpretación de la presencia de ambas cohortes, debe hacerse a la luz del mecanismo de regeneración subyacente.

2. *Formación de claros en el dosel*

Se identificaron cuatro claros en ambas parcelas, dos claros en la parcela inferior y dos en la parcela superior (Fig. 13). La superficie total de claros de ambas parcelas alcanza los 450 m² (aprox. 9%). El claro mayor se encuentra en la parte superior de la segunda parcela y alcanza los 80 m²; mientras que el más pequeño se encuentra en la parcela inferior con una superficie de 25 m².

Localización de árboles, troncos caídos y claros del dosel presentes en ambas parcelas del rodal de *Austrocedrus chilensis*.



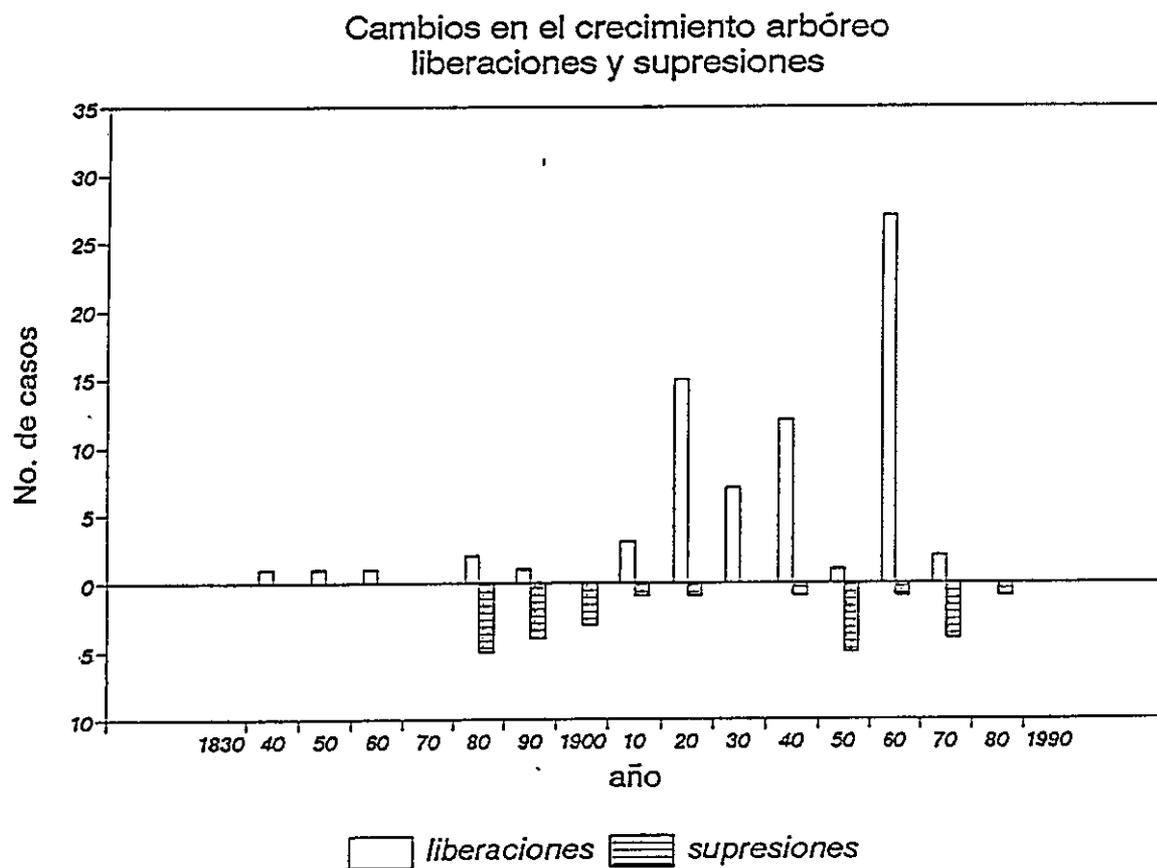
2.1. *Frecuencia de formación de claros*

Se identificaron 12 períodos de liberaciones del crecimiento en ambas parcelas, entre la década de 1830 y la década de 1970. Cerca del 90% de las liberaciones se observan entre 1920 y 1960. Las supresiones del crecimiento aumentan su frecuencia a fines del siglo pasado, y en las décadas de 1950 y 1970. Grandes variaciones en el crecimiento anual comienzan a ser observables a partir de 1880 (Fig. 14). Lo anterior es solo parcialmente atribuible a la intensidad de muestreo, ya que la mayor parte de los árboles tienen edades superiores a 100 años. Al comparar las frecuencias acumuladas del número de individuos muestreados y el número de liberaciones detectadas (Fig. 15), se observa que la cantidad de liberaciones encontradas disminuye más rápidamente de lo que disminuye el número de individuos muestreados hacia el pasado ($P < 0.001$ prueba de Kolmogorov-Smirnov).

En el período estudiado (1830-1992) se identificaron 54 claros con áreas entre 10 y 150 m² ($\bar{x} = 25$ m²). La tasa promedio de formación (TFC) es de 0,64 claros/ha año, y por lo tanto con un valor del intervalo libre de perturbaciones (ILP) de 1,56 años. Como se ha mencionado, existe un marcado aumento de la frecuencia de liberaciones del crecimiento y por lo tanto de la formación de claros detectables, a partir de 1920. Si se comparan los valores de TFC e ILP del período previo y

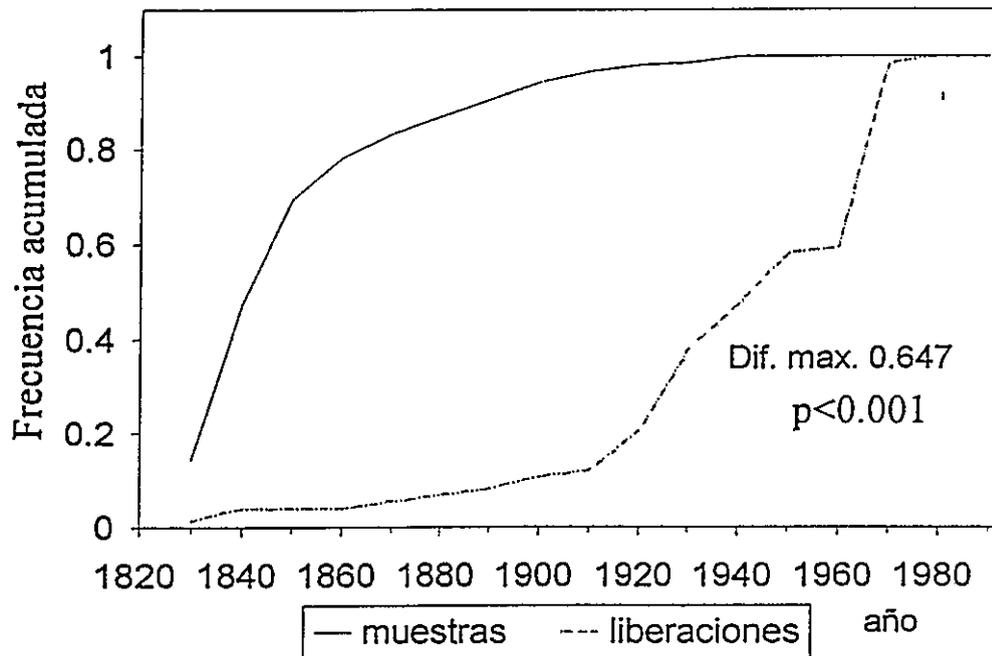
FIGURA 14

Número de liberaciones detectadas en *Austrocedrus chilensis* de ambas parcelas en función del tiempo.



Comparación de las frecuencias acumuladas del número de muestras analizadas y el número de liberaciones detectadas en el rodal de *Austrocedrus chilensis*. Prueba de Kolmogorov-Smirnov.

Frecuencia acumulada del número de liberaciones detectadas y número de muestras analizadas



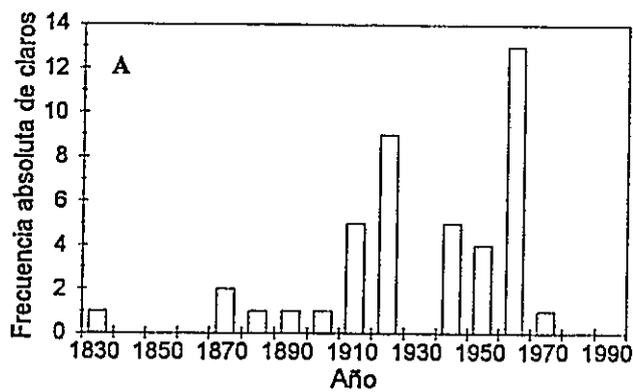
posterior a 1920 se observa que la mayor parte de los claros se han formado recientemente (Tabla 6).

En ambas parcelas el número de claros formados es mayor en el último siglo, especialmente en las décadas de 1920-1930 y 1960-1970 (Fig 16a). La ausencia de indicaciones adicionales hacen difícil determinar exactamente el tamaño máximo que tuvieron los claros. Una estimación del área mínima de cada claro revela que puede tratarse en muchos casos de la muerte de árboles individuales, ya que la mayor parte de los casos se trata de áreas inferiores a 25 m² (Fig. 16b). Un análisis del área mínima total perturbada refuerza la idea de dos eventos mayores de perturbación en las décadas de 1920-1930 y 1960-1970 (Fig 16c).

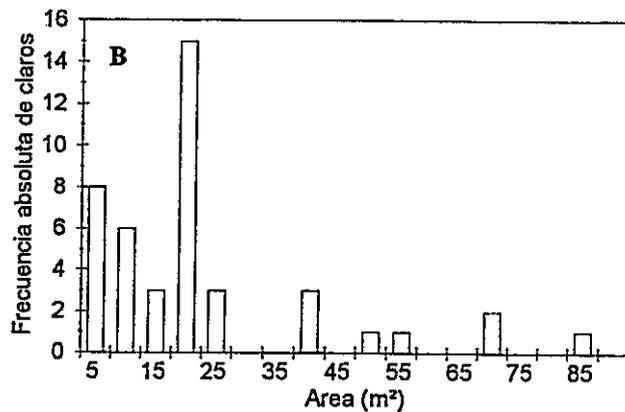
Tabla 6. Frecuencia de formación de claros en tres períodos de tiempo.

Período	No de claros	TFC (Claros/ha año)	ILP (años)
1830-1992	54	0,64	1,56
1830-1919	6	0,13	6,93
1920-1992	48	1,28	0,78

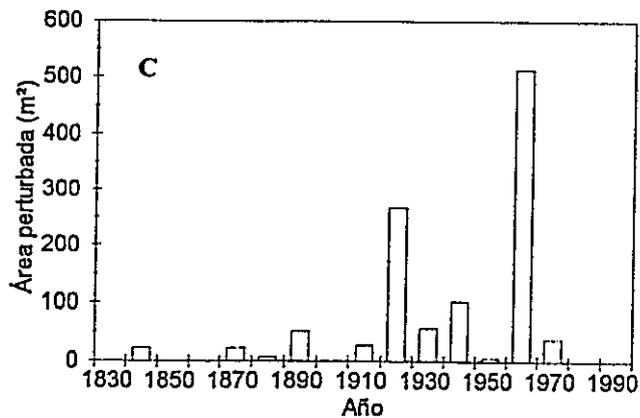
Número de claros formados entre las décadas de 1830 a 1990. Información sintética para ambas parcelas.



Frecuencia del área mínima de los claros reconstruidos. Información proveniente de ambas parcelas.



Área mínima total perturbada entre las décadas de 1830 y 1990. Información proveniente de ambas parcelas.



2.2. *Análisis a escala fina*

A continuación se analizaré seis sectores representativos de formación de claros. Dos en la parcela 1 y cuatro en la parcela 2.

En la parcela número 1 se detectó un total de 25 árboles con liberaciones del crecimiento que pueden corresponder a 18 - 22 claros pequeños (Fig 17)

Los dos sectores destacados en la parcela 1 corresponden a la formación de claros por caídas de árboles y ramas. En el primer recuadro (Fig. 18) se observa la presencia de *Austrocedrus* de varias edades, y la presencia de individuos de *Lomatia dentata* y *Laurelia sempervirens*. El árbol C corresponde a un individuo de edad superior a 150 años con 80 cm de diámetro, mientras que los árboles A y B corresponden a individuos con 53 y 60 años respectivamente. A partir del patrón de anchos de anillo del árbol C se observan dos períodos de rápido crecimiento, que corresponderían a claros abiertos con un desfase de 40 años. El primer claro se abrió en 1925 tras un período de 30 años de bajo crecimiento iniciado cerca de 1890. El período de mayor crecimiento observado entre 1860 y 1880 también puede ser atribuible a un claro. En el período 1860 - 1880 el rodal se encontraba aún en una fase de establecimiento, según se desprende de la estructura de edades. El diámetro estimado del árbol en ese momento es aproximadamente 10 a 15 cm. No es posible inferir si el crecimiento ocurría bajo la presencia de una cubierta arbustiva o arbórea.

Es notable la liberación observada en 1920, probablemente debida a la muerte de árboles adyacentes. A juzgar por la tasa de crecimiento de C, el período de mayor

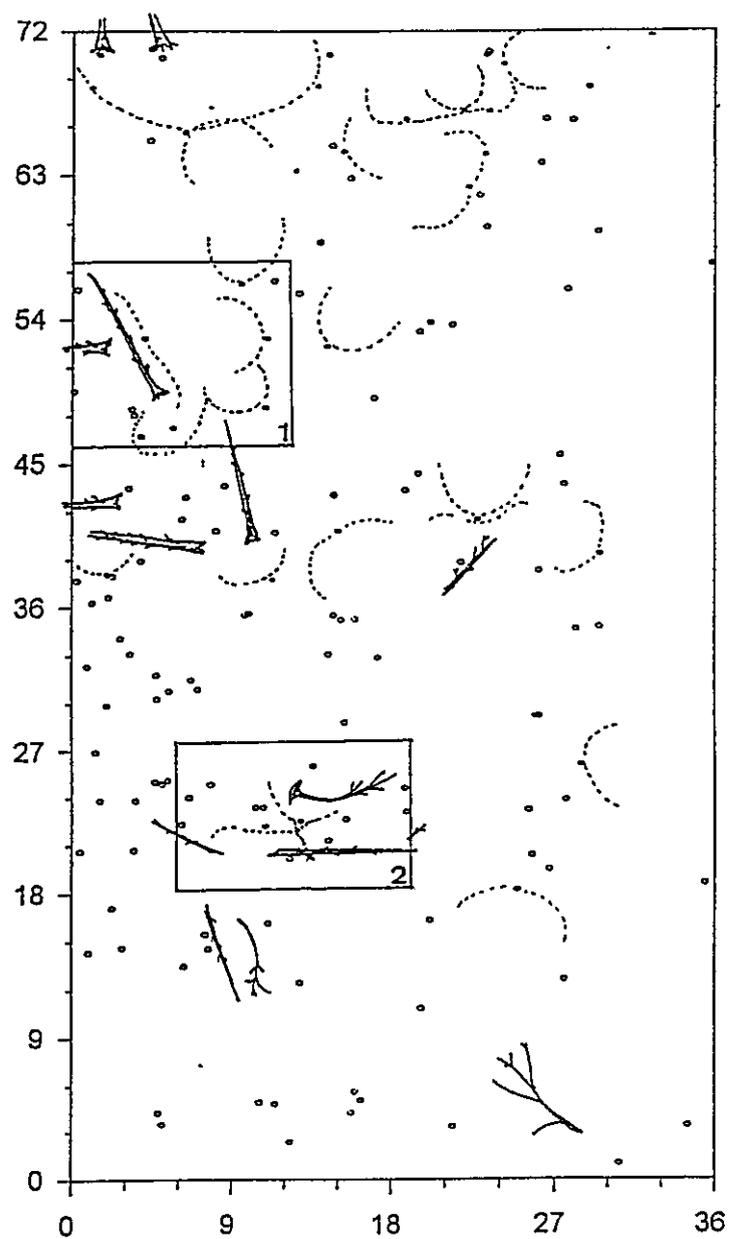


FIGURA 17

Localización de los claros reconstruidos en la parcela I.
 Los recuadros indican las áreas que se detallarán a
 continuación.

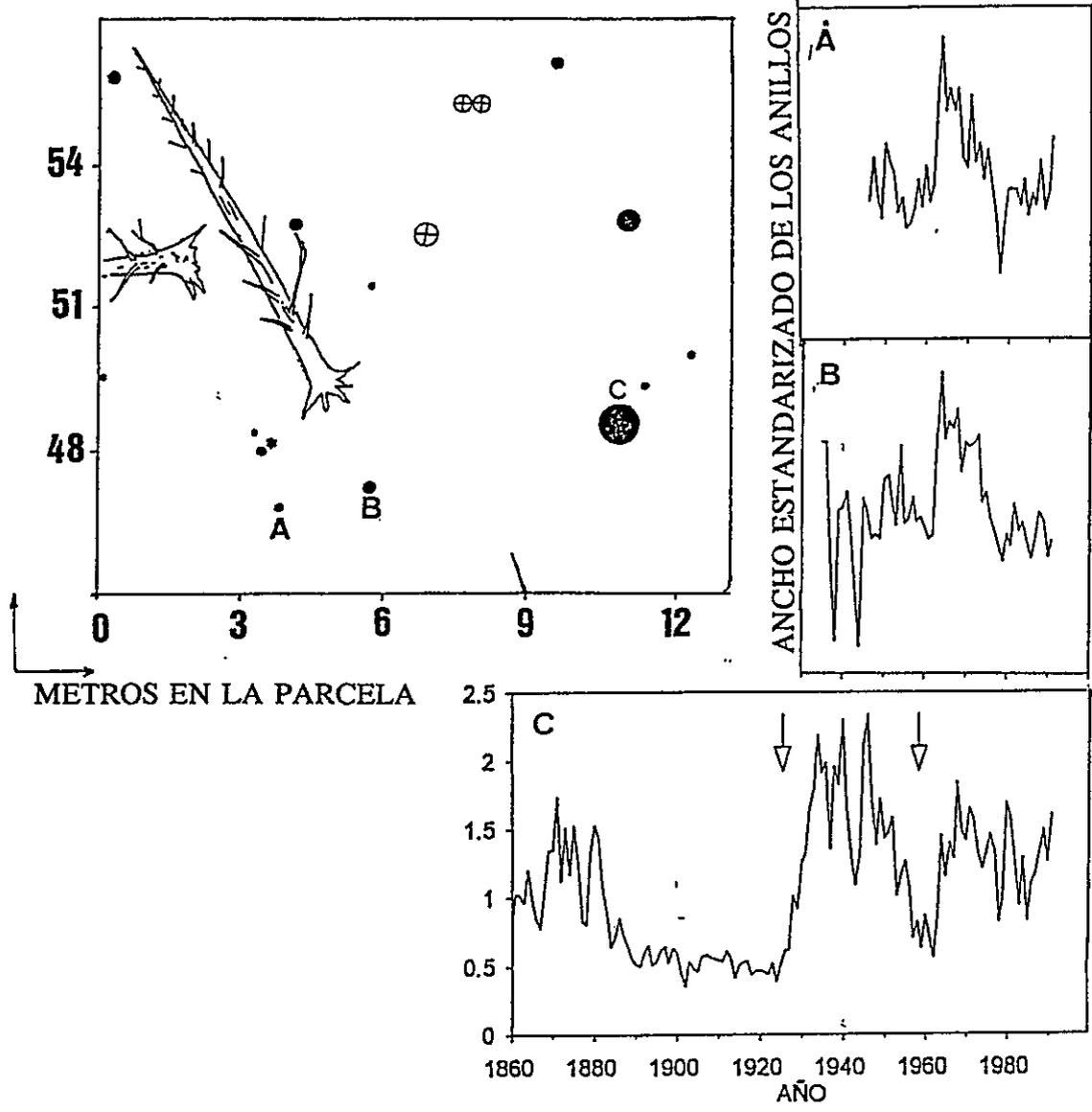
FIGURA 18 (Contrapágina)

Detalle de la parcela mostrando el sector de claros 1 y serie de anchos estandarizado de los anillos de crecimiento.

Los gráficos de anchos de anillos vs. año corresponden a los árboles señalados alfabéticamente.

- individuos vivos de Austrocedrus
- individuos muertos de Austrocedrus
- ‡ juveniles de latifoliadas
- * juveniles de Austrocedrus
- ⊕ individuos de especies latifoliadas

Se señalan además troncos y ramas caídas



crecimiento se extiende aproximadamente 20 años, lo que indica cierre lento del dosel. Es probable que este claro favoreciera el establecimiento de los individuos menores **A** y **B**.

El siguiente período de liberación corresponde a 1960, reflejado en un nuevo aumento en la tasa de crecimiento del árbol **C**. Este claro estaría espacialmente sobrepuesto al claro de 1920, aunque probablemente más pequeño, como se deduce por el menor tiempo necesario para el cierre del dosel. Quizá el hecho más importante es el aumento simultáneo en la tasa de crecimiento de los árboles **A** y **B** durante más de 10 años que duró la apertura.

Adyacentes a los árboles **A**, **B** y **C** se encuentran tirados dos troncos de gran tamaño, aparentemente desarraigados. Desafortunadamente no es posible saber si la caída de estos árboles ocurrió con posterioridad a 1920. El diámetro aproximado de los árboles caídos es de 60 cm, lo que indica que se trataba de un árbol antiguo al momento de caer, o que a 1920 haya presentado una tasa de crecimiento extraordinariamente grande. Las tasas de descomposición descritas para coníferas en climas templados indican que el período de tiempo requerido para la pérdida de la corteza y la corona se encuentra entre 40 y 70 años (Graham 1982), aunque podría ser mayor en ambientes sujetos a altas temperaturas y sequía estacional (Harmon et al. 1986).

En el siguiente sector de claros (Fig. 19) los individuos **A** y **B** tienen edades estimadas de 58 y 112 años y DAP de 14 y 36 cm respectivamente. El árbol mayor muestra un aumento del crecimiento cerca de 1920. El tiempo total de apertura y

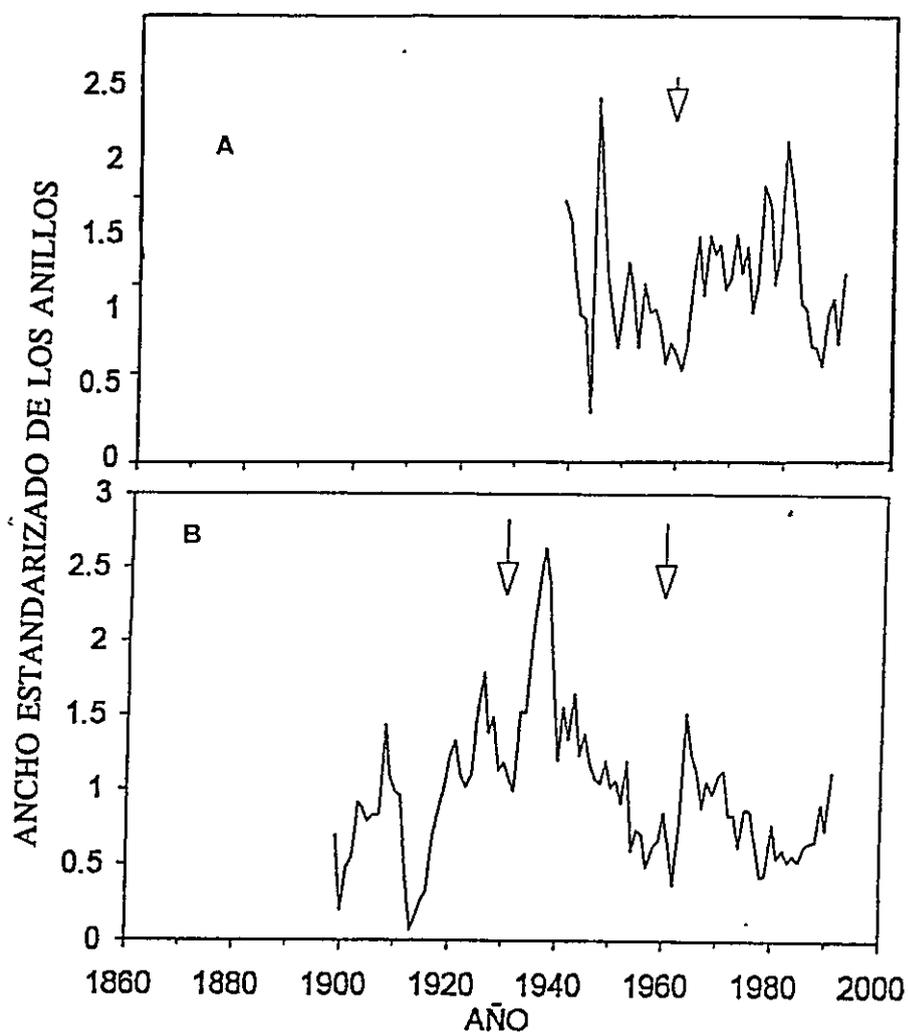
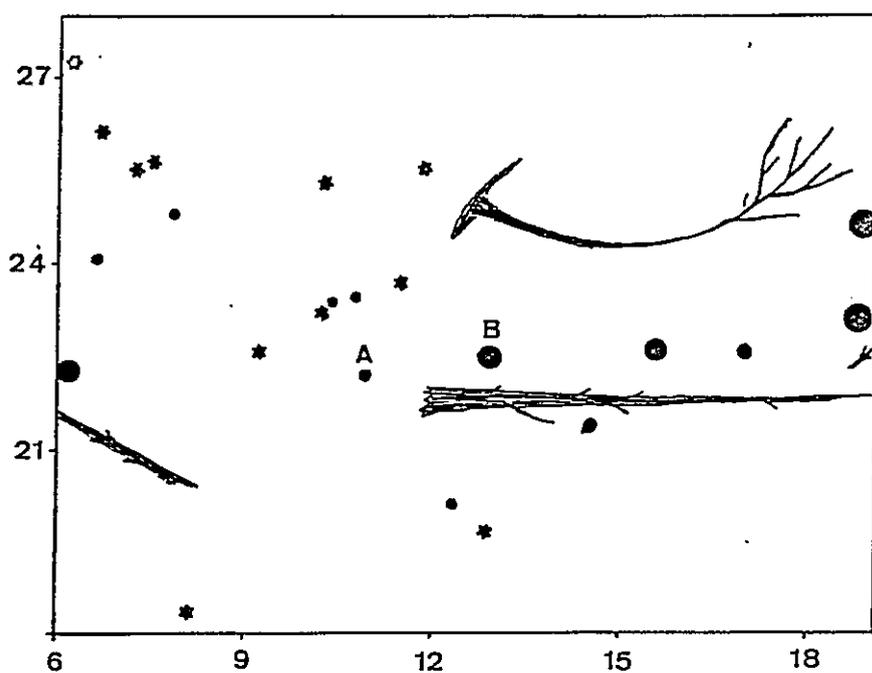
FIGURA 19 (Contrapágina)

Detalle de la parcela mostrando el sector de claros 2 y serie de anchos estandarizado de los anillos de crecimiento.

Los gráficos de anchos de anillos vs. año corresponden a los árboles señalados alfabéticamente.

- individuos vivos de Austrocedrus
- individuos muertos de Austrocedrus
- ☆ juveniles de latifoliadas
- ★ juveniles de Austrocedrus
- ⊕ individuos de especies latifoliadas

Se señalan además troncos y ramas caídas



cierre del dosel alcanza aproximadamente 30 años. Probablemente en este período se establecen los árboles más jóvenes como el árbol **A**, y los juveniles cercanos. Una nueva liberación se observa a partir de 1960, ambos árboles muestran el mismo patrón de anchos de anillos. Dada la respuesta que presentan ambos árboles, al igual que en el ejemplo anterior, se debe suponer entonces que el claro ha ocurrido en el estrato superior del dosel.

En la parcela 2 el patrón es más complejo, por la presencia de numerosos individuos muertos y la mayor densidad observada (Fig 20).

La sección 1 (Fig. 21) corresponde a un sector perturbado masivamente en el centro de la parcela, donde una gran cantidad de árboles presentan liberaciones. El árbol **B** presenta claramente una liberación en 1880, este incremento marcado del crecimiento aparece menos marcado en el resto de los árboles de la parcela, indicando que podría tratarse de algún evento climático.

Luego aparece marcadamente la liberación de 1920. Como se presenta muy destacada en los individuos **C**, **D**, **G** y **H** se puede suponer que estos individuos están bordeando un claro abierto en ese período. Al interior del área acotada se encuentran árboles muertos, troncos caídos y abundante regeneración de *P. andina* y especies de latifoliadas. En los cuatro individuos señalados el aumento del crecimiento dura aproximadamente 25 años, lo que indica el tiempo necesario para cerrar el dosel, y por lo tanto la gran extensión del claro cercano a 100 m².

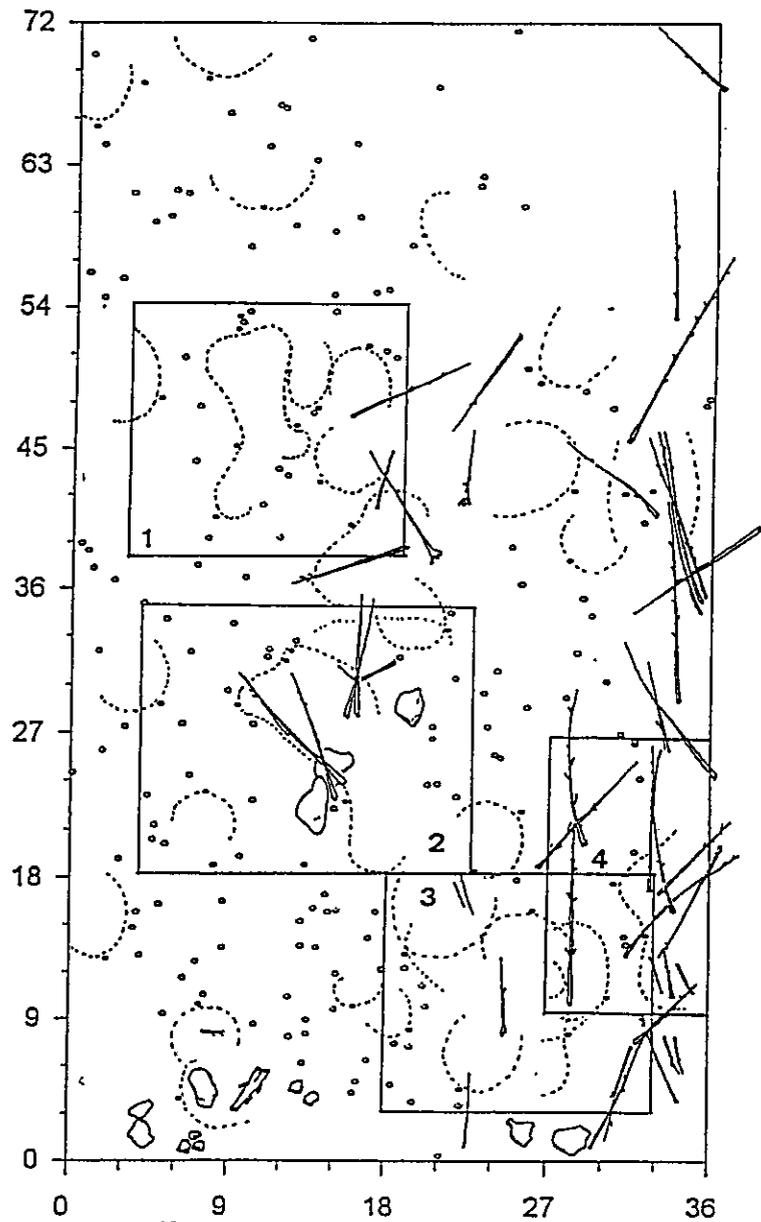


FIGURA 20

Localización de los claros reconstruidos en la parcela 2. Los recuadros indican las áreas que se detallarán a continuación.

FIGURA 21 (Contrapágina)

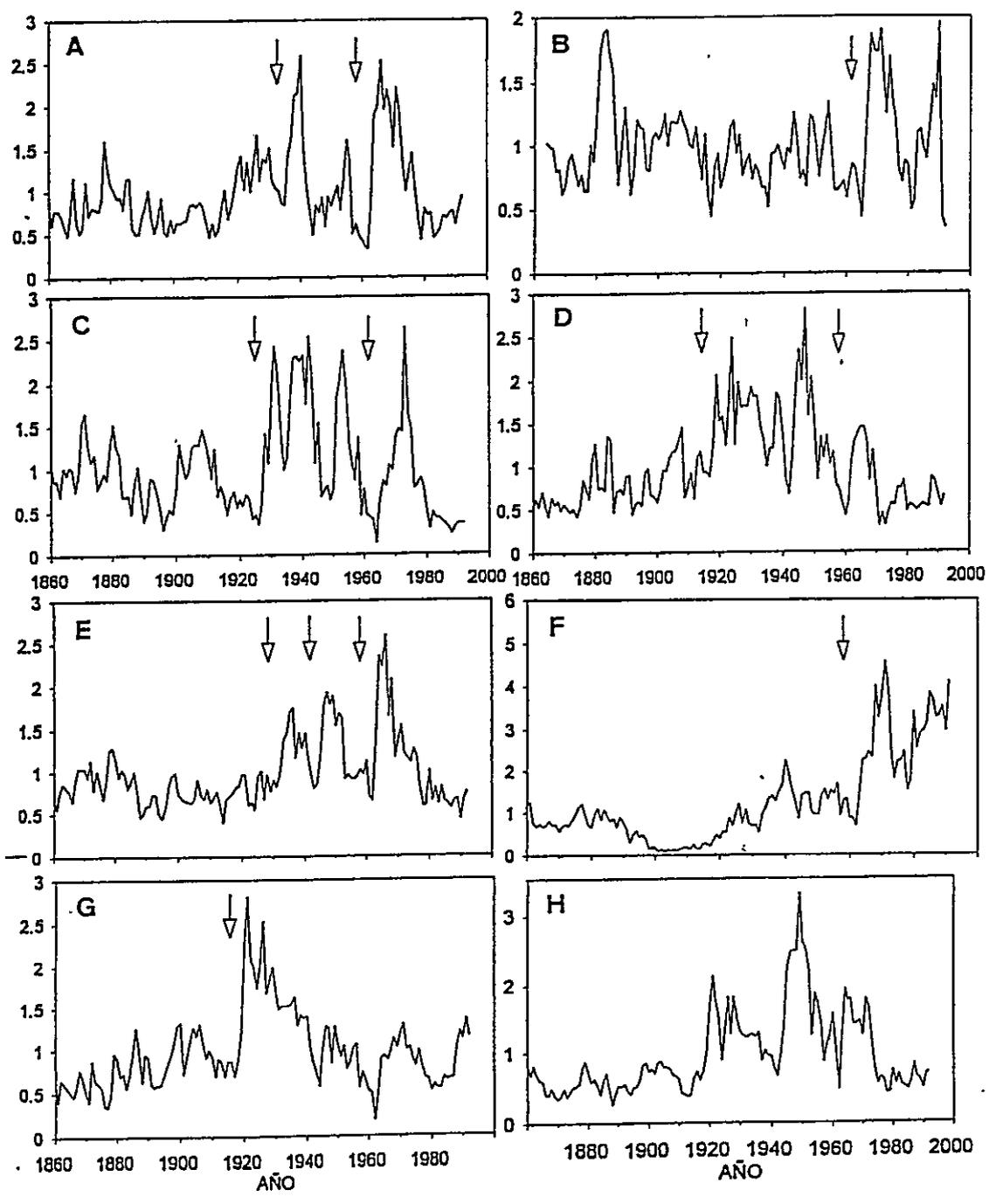
Detalle de la parcela mostrando el sector de claros 1 y serie de anchos estandarizado de los anillos de crecimiento.

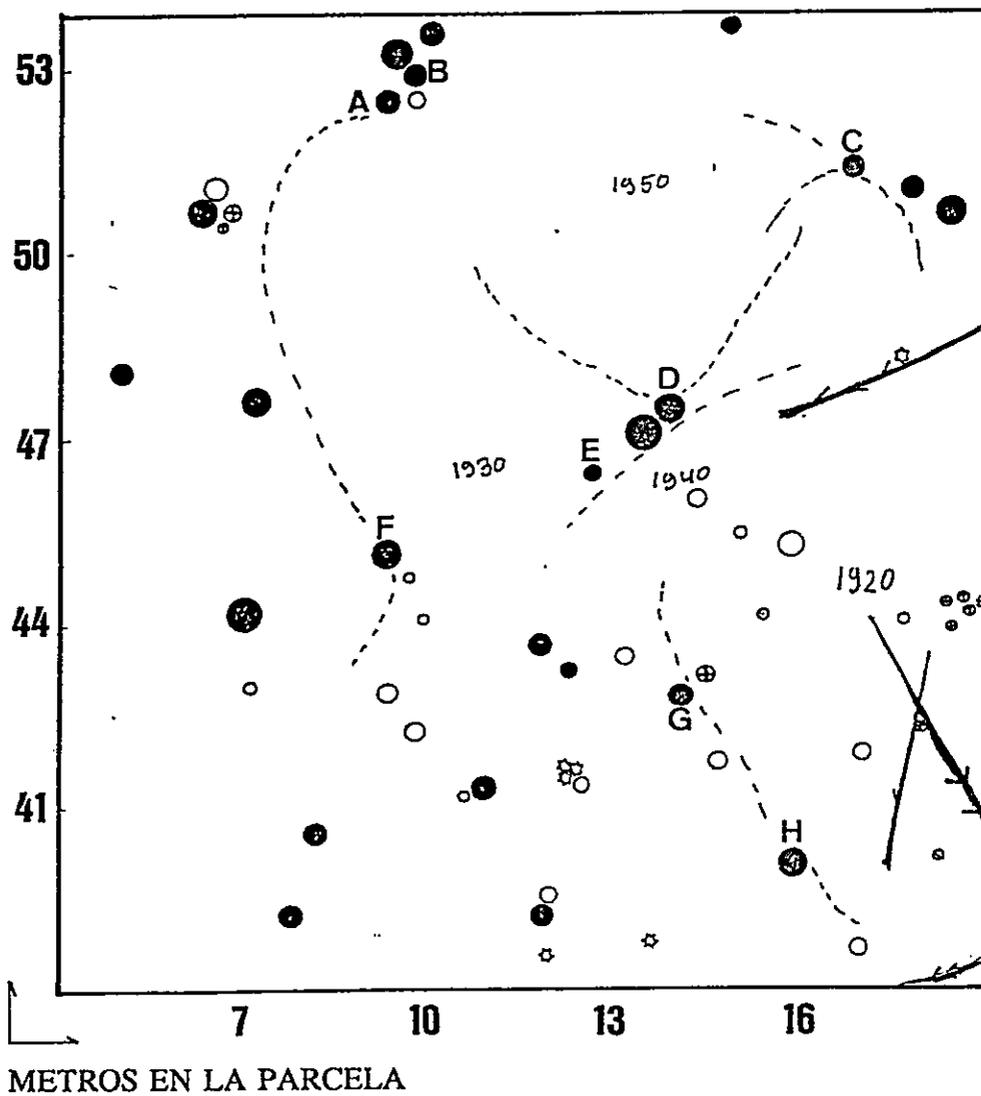
Los gráficos de anchos de anillos vs. año corresponden a los árboles señalados alfabéticamente.

- individuos vivos de Austrocedrus
- individuos muertos de Austrocedrus
- ⊕ juveniles de latifoliadas
- * juveniles de Austrocedrus
- ⊕ individuos de especies latifoliadas
- Υ brinzales de Austrocedrus
- T tocón cortado
- S árbol muerto en pie

Se señalan además troncos y ramas caídas

ANCHO ESTANDARIZADO DE LOS ANILLOS





A continuación aparece el claro de 1930 acotado por los individuos **A**, **F** y **E**. Se trataría de un claro pequeño de unos 25 m² de origen desconocido debido a la falta de árboles muertos en el área demarcada.

Los árboles **D**, **E**, **G** y **H** presentan una liberación adicional alrededor 1940, delimitando un área que se sobrepone al claro de 1920. No es posible delimitar un área para este claro, pero alcanzaría al menos 15 m², en condiciones similares a las del claro de 1920. Posteriormente aparecen liberaciones alrededor de 1950 (árboles **B**, **C** y **D**) y 1980 (árboles **B**, **F**, **G**).

El otro sector destacado (2) corresponde al margen inferior del claro mayor presente en la parcela (Fig. 22), en este sector se observa una gran cantidad de árboles muertos en pie y tocones, así como individuos bajos de *Laurelia sempervirens* y *Lomatia dentata*. A pesar del diámetro pequeño la mayor parte de los árboles tienen edades superiores a 130 años. En este sector la liberación más antigua se determinó en 1920 y 1930 (árbol **B**), aunque ningún otro árbol presenta liberación en el mismo período. El árbol vecino **A** presenta una supresión del crecimiento durante el mismo período e incremento del crecimiento a partir de 1930, sin embargo es poco probable que se trate de una respuesta desfasada a la apertura del dosel, más bien es posible que la apertura de 1920 haya afectado solo al árbol **B**, y que la supresión de **A** sea resultado del mayor crecimiento de su vecino. Una manera de que esto haya ocurrido sería la muerte del árbol que se encuentra adyacente a **B**.

FIGURA 22 (Contrapágina)

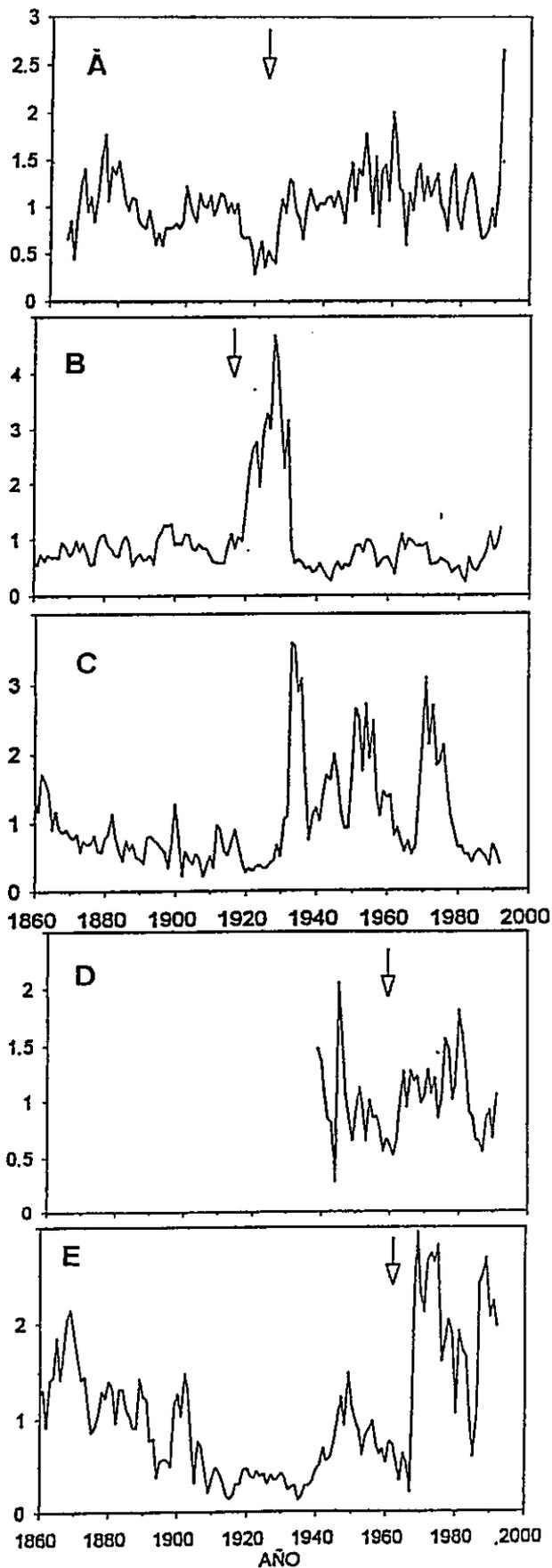
Detalle de la parcela mostrando el sector de claros 2 y serie de anchos estandarizado de los anillos de crecimiento.

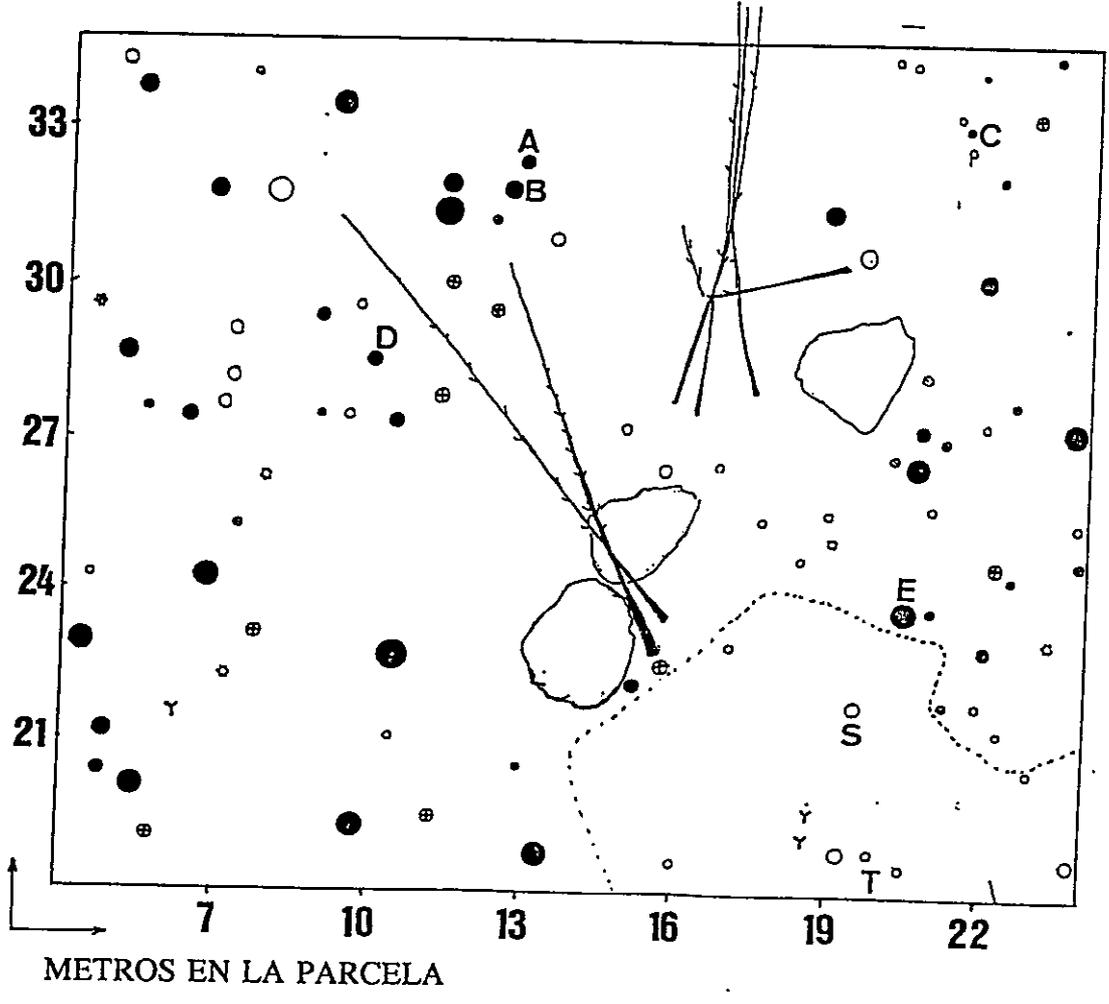
Los gráficos de anchos de anillos vs. año corresponden a los árboles señalados alfabéticamente.

- individuos vivos de Austrocedrus
- individuos muertos de Austrocedrus
- ✱ juveniles de latifoliadas
- ★ juveniles de Austrocedrus
- ⊕ individuos de especies latifoliadas
- γ brinzales de Austrocedrus
- T tocón cortado
- S árbol muerto en pie

Se señalan además troncos y ramas caídas

ANCHO ESTANDARIZADO DE LOS ANILLOS





Posteriormente la liberación del crecimiento de 1930 es coincidente con la liberación que muestra el árbol **C**, por lo que probablemente el claro se generó afectando ambos árboles.

El árbol **C** corresponde a un individuo suprimido bajo el dosel, tal vez esta condición determina que el árbol presente alta sensibilidad a aperturas del dosel como se aprecia por la serie de liberaciones del crecimiento que se observan en la figura 22. Otra liberación se observa alrededor de 1940 en los árboles **C** y **E**. Probablemente se trata de dos eventos distintos, ya que ambos están distanciados cerca de 9 metros, y hay tres individuos de *Austrocedrus* entre ellos. La liberación en el árbol es del tipo gradual, lo que permite suponer un cambio lento del dosel.

Además de las liberaciones ya mencionadas, el individuo **C** presenta altas tasas de crecimiento cerca de 1950 y 1970. En ninguna de ambas fechas se encuentran otros individuos cercanos que presenten esas liberaciones.

Finalmente los árboles **C**, **D** y **E** presentan un aumento notorio del crecimiento en 1960. A partir de 1960 el árbol **D** presenta un alto crecimiento sostenido durante 20 años, indicando que el dosel permaneció abierto durante ese lapso. Esta liberación es especialmente notoria en el árbol **E**. Este árbol se encuentra en el borde del mayor claro presente en el rodal, por lo que este sector se abrió en 1940 o 1960. Los árboles marcados **S** murieron en pie y posteriormente se partieron a una altura de 1,5 a 2 metros. mientras que el árbol **T** es un tocón con fecha de muerte desconocida. Como no es posible indicar cuando murieron los árboles, puede suponerse que la muerte en

pie y la fragmentación del tronco ocurrieron en dos momentos distintos. Una posibilidad es la muerte de los árboles en 1940 y su caída en 1960. Al interior del claro es posible observar brinzales de *Austrocedrus*.

Las siguientes representaciones incluyen la presencia de árboles cortados y restos de fuego. Primero el sector superior del claro mayor (3) donde se observan liberaciones del crecimiento en los años 1890, 1920, 1930, 1940 y 1960 (Fig. 23). Los árboles seleccionados tienen edad superior a 100 años, y a excepción del árbol **D**, los tres individuos representados se encontraban creciendo en condiciones de interferencia en el dosel hasta 1920. A partir de ese lapso, en todos se observa alternancia entre períodos de alto y bajo crecimiento.

La liberación más antigua es de 1880 - 1890, y se observa en el árbol **D**, que presentó una alta tasa de crecimiento durante 25 años. Los árboles **C** y **D** presentan una liberación simultánea en 1920, delimitando un claro de una extensión mínima de 36 m².

El siguiente claro detectado es el más importante por su extensión; fechado en 1940, está delimitado por las liberaciones simultáneas de los cuatro árboles destacados (**A**, **B**, **C** y **D**). Sería esta perturbación la que determinó la presencia del claro. Posteriormente en el árbol **C** se observa una liberación en 1960.

Probablemente todos los claros detectados se sobreponen espacialmente en algunos puntos, y a juzgar por las curvas de crecimiento, las perturbaciones posteriores a las señaladas no generaron cambios importantes en los árboles **A** y **D**,

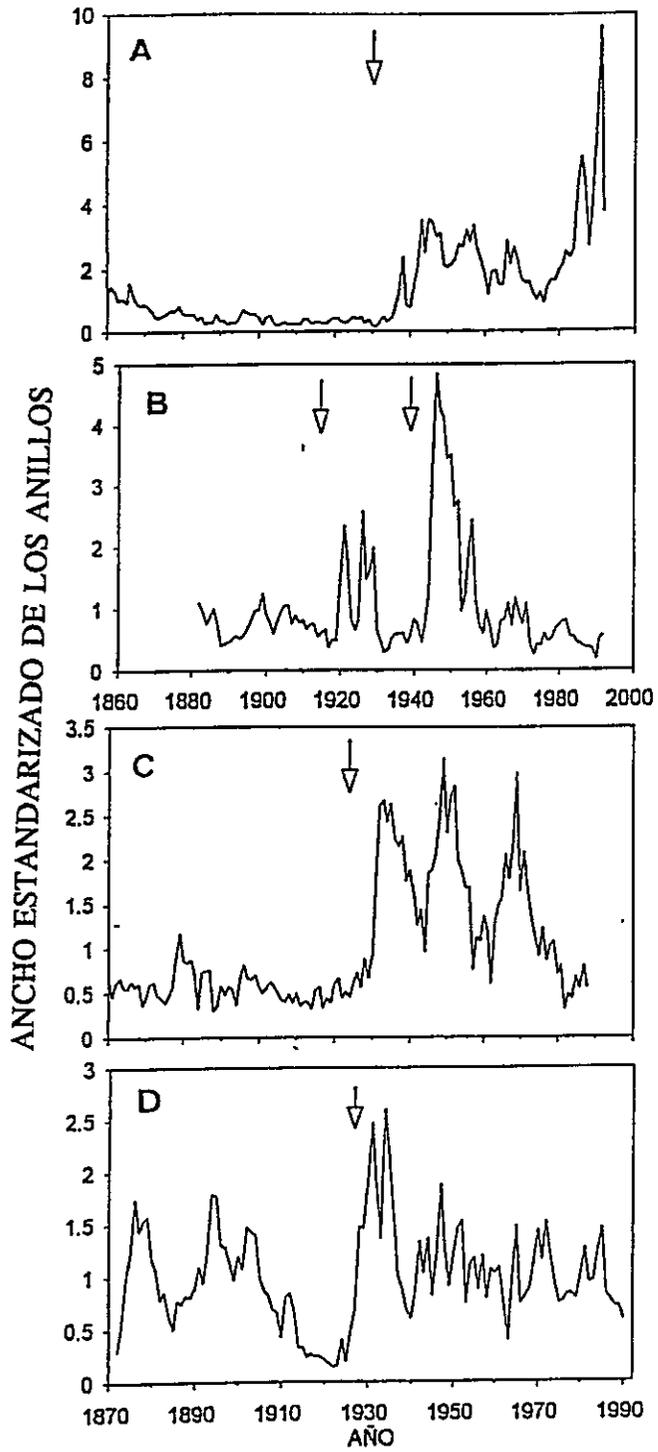


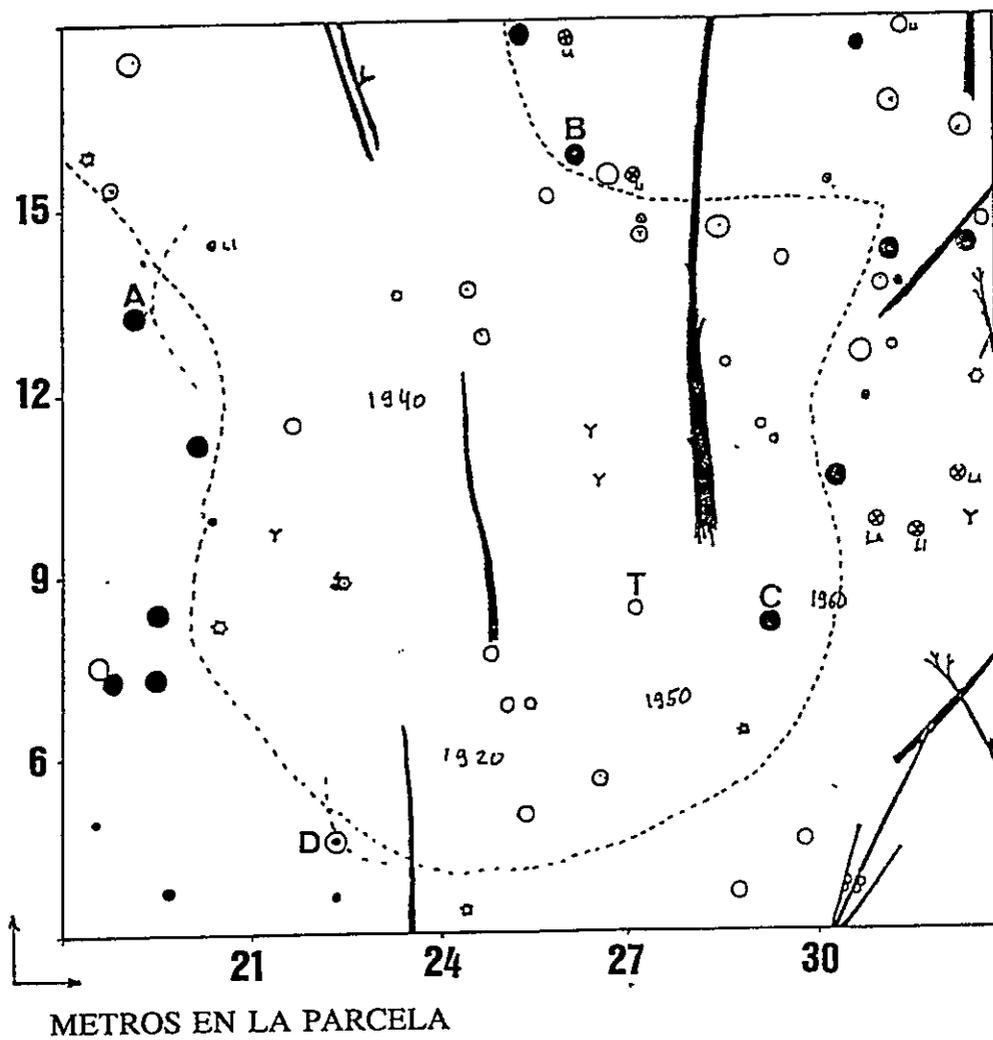
FIGURA 23 (Contrapágina)

Detalle de la parcela mostrando el sector de claros 3 y serie de anchos estandarizado de los anillos de crecimiento.

Los gráficos de anchos de anillos vs. año corresponden a los árboles señalados alfabéticamente.

- individuos vivos de Austrocedrus
- individuos muertos de Austrocedrus
- ◊ juveniles de latifoliadas
- * juveniles de Austrocedrus
- ⊕ individuos de especies latifoliadas
- Υ brinzales de Austrocedrus
- T tocón cortado
- S árbol muerto en pie

Se señalan además troncos y ramas caídas



METROS EN LA PARCELA

por lo que es probable que el dosel circundante se haya mantenido en una condición relativamente abierta desde esa fecha.

En esta parte del claro se observan tocones quemados y con marcas de hacha, esto sugiere que el claro es parcialmente antropogénico. En base a lo anterior es factible que el claro se haya formado en varias etapas entre 1920 y 1960. En este sector hay cuatro brinzales de *Austrocedrus* con edades entre 30 y 70 años, indicando que la regeneración puede ocurrir en claros tan pequeños como 90 m².

Finalmente se muestra un sector adyacente al claro de la figura anterior (Fig. 24). Se trata del sector con la mayor perturbación antrópica, en este sitio se han identificado numerosos árboles cortados que al parecer fueron dispuestos a modo de un cerco rudimentario. Los árboles seleccionados tienen diámetros alrededor de 30 cm y edades superiores a 150 años. En los individuos A y B se observa una liberación del crecimiento a partir de 1930, y en los tres árboles se observa una tendencia a aumento de la tasa de incremento radial a partir de esa época.

2.3. *Mecanismos de formación de los claros*

En el sitio se han identificado 5 posibles mecanismos que generan estas aperturas del dosel, que incluyen mortalidad agregada de los individuos por autorraleo, caídas de árboles individuales, caídas de rocas, fuego y tala en baja intensidad. A continuación analizaré individualmente estos agentes:

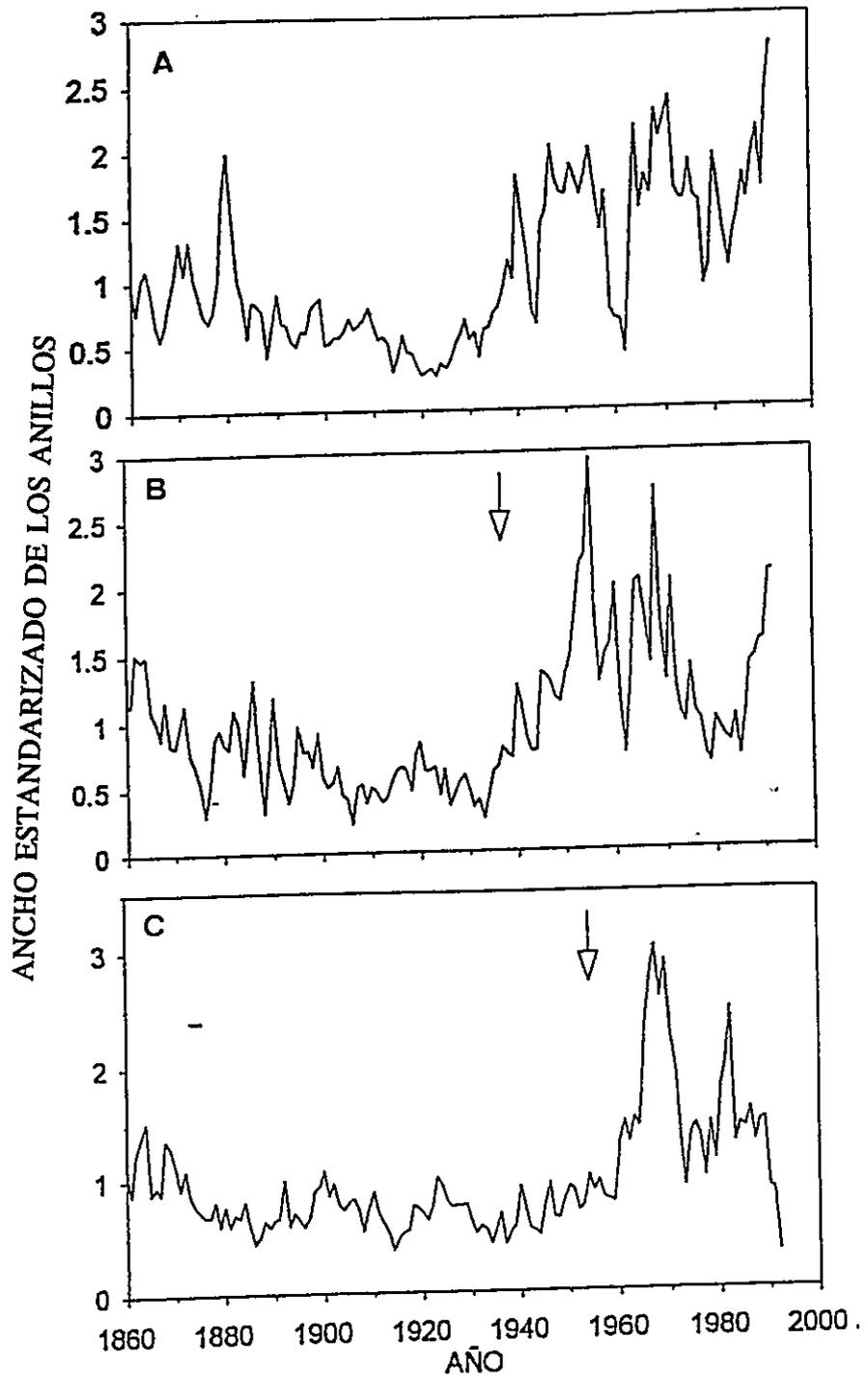
FIGURA 24 (Contrapágina)

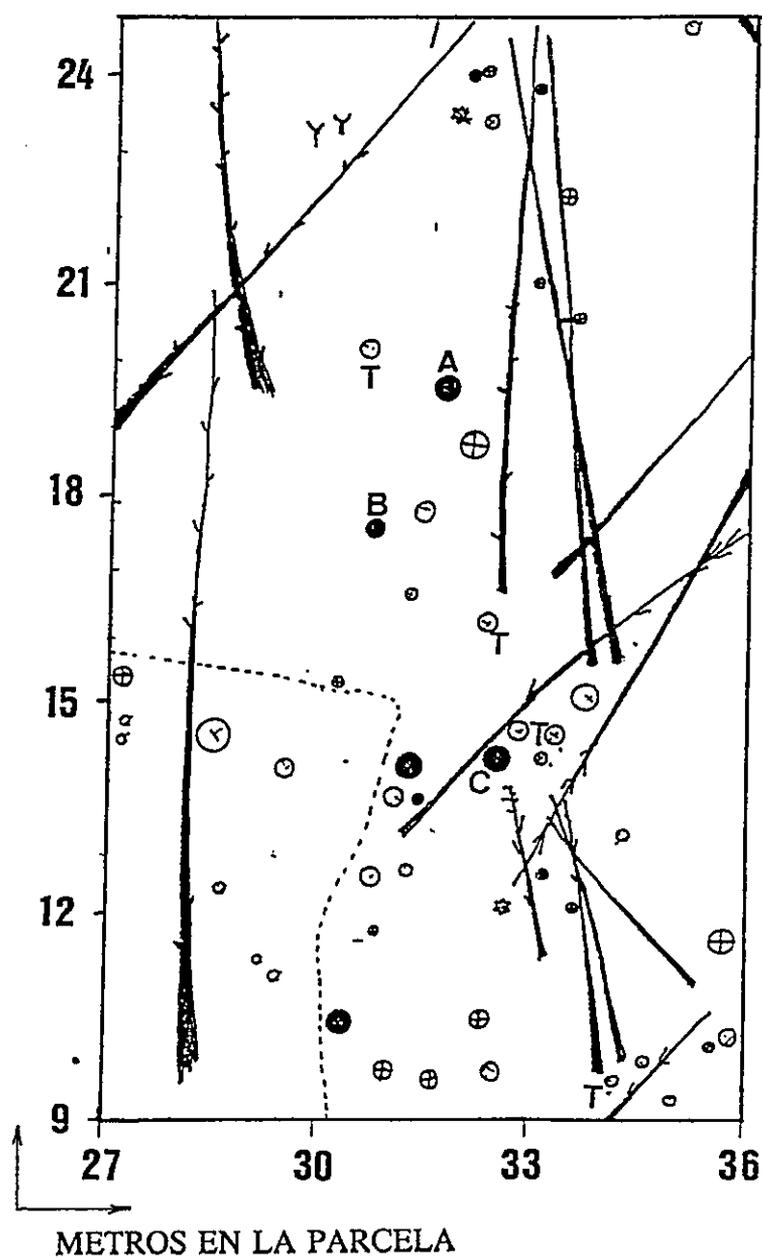
Detalle de la parcela mostrando el sector de claros 4 y serie de anchos estandarizado de los anillos de crecimiento.

Los gráficos de anchos de anillos vs. año corresponden a los árboles señalados alfabéticamente.

- individuos vivos de Austrocedrus
- individuos muertos de Austrocedrus
- ☆ juveniles de latifoliadas
- * juveniles de Austrocedrus
- ⊕ individuos de especies latifoliadas
- Y brinzales de Austrocedrus
- T tocón cortado
- S árbol muerto en pie

Se señalan además troncos y ramas caídas





Muerte de los árboles

En ambas parcelas fue posible identificar tres tipos de árboles muertos: árboles muertos en pie, árboles caídos y tocones de árboles cortados y quebrados. Cada una de estas categorías hace referencia al agente de mortalidad, árboles muertos en pie corresponderían principalmente a un proceso de autorraleo, mientras que árboles caídos enteros dan cuenta de efectos importantes del viento, los tocones no cortados y árboles caídos parcialmente enteros dan cuenta del efecto sinérgico de ambos factores y de la descomposición de árboles muertos en pie.

En total se encontraron 244 árboles muertos en ambas parcelas (Tabla 7), de los cuales el 75 % se encuentra en pie. Se contaron 63 árboles caídos de los cuales 11 se hallan en la parcela 1. De los 8 árboles desarraigados y enteros, 6 se hallan en la parcela 1 y dos en la parcela 2. El resto de los árboles caídos están parcialmente enteros y corresponden a árboles que han dejado tocón. Todos los tocones con marcas de hacha se encuentran en la parcela 2.

Tabla 7. Características de individuos muertos y tocones en ambas parcelas estudiadas

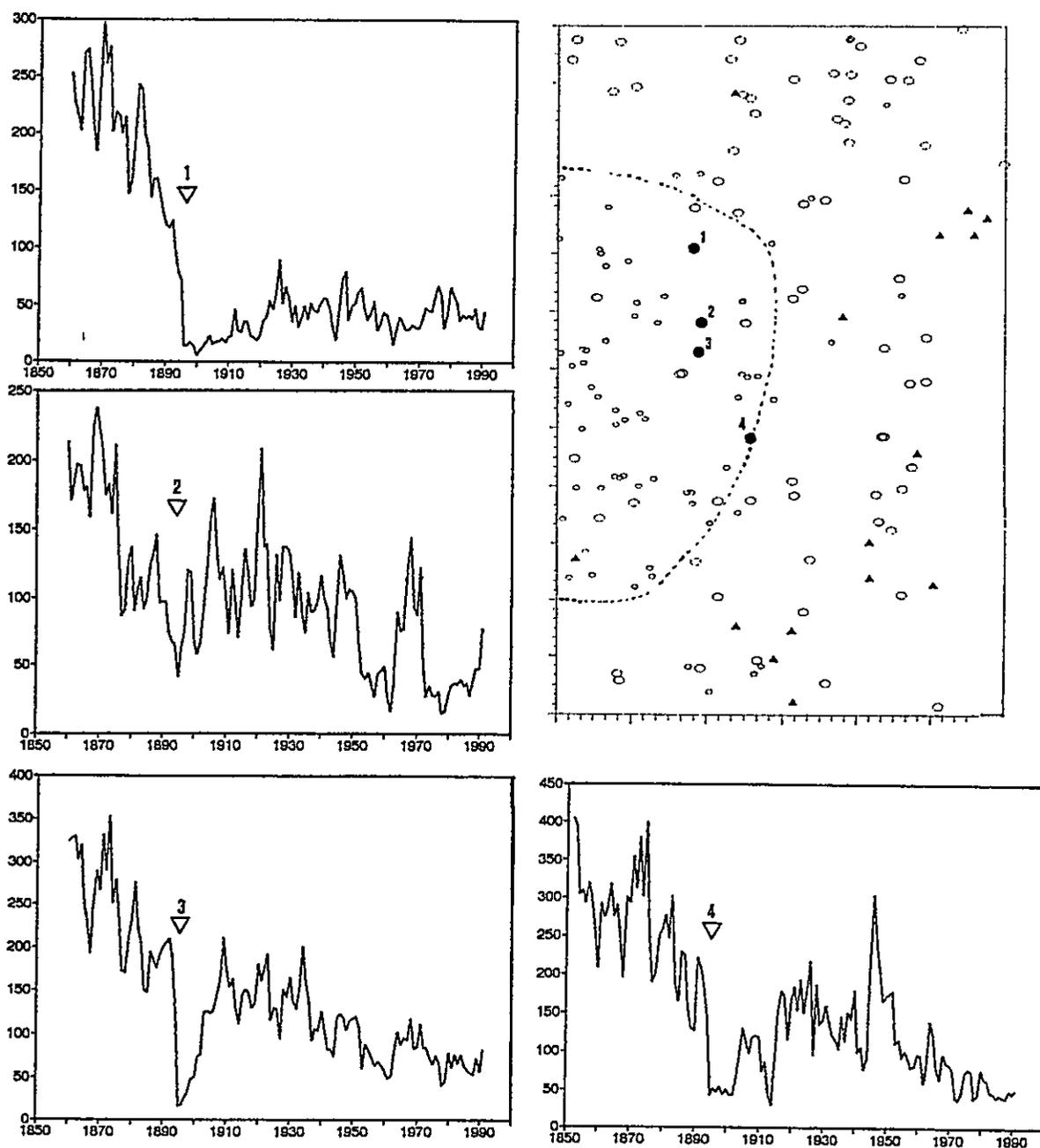
	En Pie	Caído	Tocón
Enteros	164	8	--
Quebrados	--	55	62
Cortados	--	?	7

Incendios

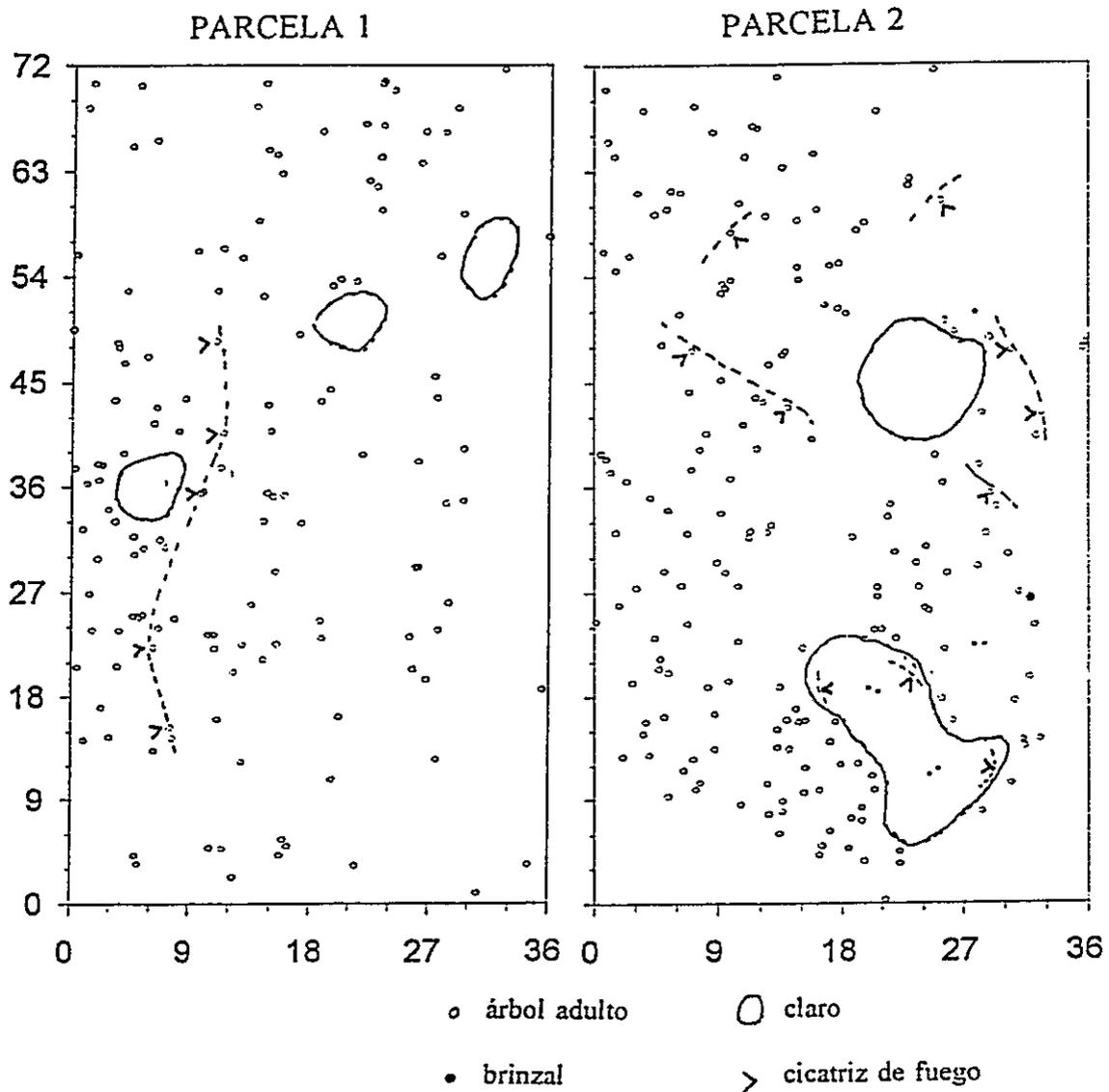
A partir de las cicatrices de fuego presentes en varios árboles, se infiere que una buena parte del rodal ha sido afectada por el fuego (Fig 25), desafortunadamente solo un incendio pudo ser efectivamente fechado, por lo que no es posible deducir la frecuencia de esta perturbación.

La Fig. 26 muestra el crecimiento diamétrico de cuatro árboles localizados en el sector de un incendio, reconstruido a partir de las cicatrices de fuego en los troncos en la parcela inferior. Los cuatro árboles de la figura presentan una disminución dramática del crecimiento en el año 1893 atribuible al efecto del fuego. Este incendio daría cuenta de la baja tasa de incremento diamétrico observada entre 1895 y 1900 en el sector.

Ancho de los anillos de cuatro árboles de *Austrocedrus chilensis* del sector con cicatrices de fuego en la parcela 1.



Presencia de cicatrices de fuego en *Austrocedrus chilensis* de ambas parcelas.
 Reconstrucción de los frentes de fuego a partir de la orientación de las cicatrices.



Viento

De los 8 árboles caídos desraizados, dos se encuentran tendidos en dirección norte y el resto (75%) se encuentra en dirección este-noreste (Fig. 27). Un resultado diferente se observa entre los árboles parcialmente enteros. De 36 árboles quebrados o cortados en el suelo, el 50% se encuentra en dirección noreste. Sin embargo una cantidad importante (36%) yace en dirección sureste. el resto se reparte entre la dirección noroeste (14%) y sur-sureste (<1%) (Fig. 28).

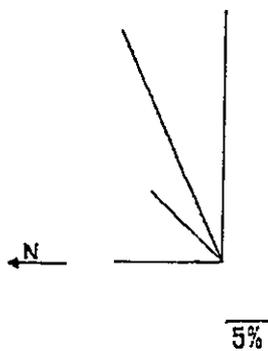


Figura 27. Orientación de los árboles caídos enteros en ambas parcelas. La inclinación de la ladera es en dirección Este

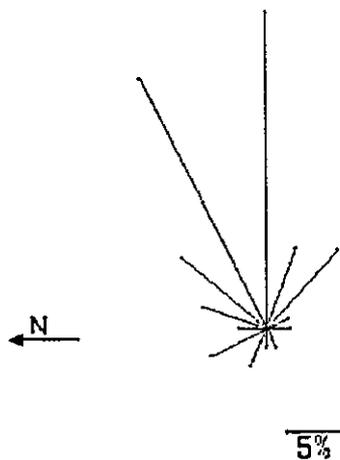


Figura 28. Orientación de los árboles quebrados o cortados caídos en ambas parcelas.

Rodados

Aunque la pendiente en la parcela inferior es mucho mayor, la ocurrencia de perturbaciones a nivel del substrato se limita a unos pequeños deslizamientos pedregosos que no muestran establecimiento arbóreo. El área afectada por el deslizamiento alcanza los 49 m². Las caídas de rocas afectan principalmente el borde superior del rodal en los primeros 30 metros de la parcela 2. En este sector se observa la presencia de grandes rocas desde 0.5 a 2 m de diámetro distribuidas entre los árboles. El límite superior del rodal lo constituye un acumulo rocoso de grandes proporciones que han impactado algunos individuos de *Austrocedrus* y *Prumnopitys andina*. Sin embargo el efecto observable de la caída de rocas se limita al impacto en la zona de borde. Es posible que las rocas presentes en el interior de las parcelas sean tempranas o anteriores al establecimiento arbóreo.

2.4. Efectos de la formación de claros en el establecimiento

Como se ha mencionado, la ausencia de plántulas, y las edades superiores a 40 años de brinzales y juveniles, indican la ocurrencia de reclutamiento esporádico, de muy baja frecuencia en las últimas décadas.

La estructura de edades de la parcela inferior, muestra un pulso de regeneración iniciado hace 100 años y prolongado durante 60 años aproximadamente. La localización de estos individuos jóvenes se encuentran en el sector afectado por el incendio de 1893, sugiriendo que habría sido el fuego el agente iniciador de esta

regeneración. Sin embargo un número reducido de juveniles y brinzales se encuentran dispersos en el rodal sin presentar inicialmente un patrón claro que pueda dar cuenta del modo de regeneración. Serán estos casos los que analizaré a continuación.

Establecimiento en claros

Destaca la presencia de individuos jóvenes principalmente brinzales de *Austrocedrus* al interior del claro representado en las figuras 23 y 24. Se trata de individuos con edad basal entre 30 y 45 años, aunque excepcionalmente un individuo alcanza 70 años. Todos establecidos con posterioridad a 1920, probablemente su sobrevivencia ha estado favorecida por las sucesivas perturbaciones que han ocurrido en el lugar, manteniendo condiciones de dosel abierto durante un tiempo prolongado.

Establecimiento bajo el dosel

Se trata principalmente de individuos juveniles, como los representados en las figuras 17 y 18, con edades entre 50 y 70 años. Aunque están presentes entre el dosel de árboles de mayor altura, se trataría de individuos inicialmente establecidos en condiciones de dosel abierto, y presentes en una "fase de construcción de claro", o en situaciones de dosel bajo con poca profundidad de copa.

2.5. *Efectos de la formación de claros para el crecimiento de los individuos*

La tasa media de crecimiento diamétrico anual de *Austrocedrus* es variable entre individuos. El promedio para la parcela inferior es de $0,28 \pm 0,08$ cm/año, mientras que en la parcela superior es de $0,15 \pm 0,05$ cm/año. Sin embargo se observan liberaciones del crecimiento notablemente sincrónicas y espacialmente localizadas que reflejan la variabilidad temporal y espacial del crecimiento de los árboles. En ambas parcelas, durante períodos de liberaciones el crecimiento diamétrico puede alcanzar valores tan altos como 1,7 cm/año ($\bar{x}=0,54 \pm 0,26$ cm/año).

Destacan la gran cantidad de árboles liberados a partir de 1960-1962. En consecuencia este período de formación de claros aumenta la heterogeneidad de las tasas de crecimiento entre los individuos. Es interesante que solo 1 plántula se estableció a partir de 1960, indicando solo un efecto limitado para la regeneración.

Conclusión sobre la formación de claros

Los claros presentes en ambas parcelas indican la ocurrencia de perturbaciones capaces de originar claros menores que 100 m². La frecuencia de formación de claros ha aumentado en los últimos 80 años, sin embargo es necesario considerar que la mayor parte de las perturbaciones ocurrieron con mayor frecuencia en ciertos períodos (ej. 1920-1924 y 1960-1964). Es difícil determinar la causa de los períodos de mayor formación de claros, probablemente ambos períodos corresponden a dos eventos puntuales de formación de claros. La mayor mortalidad y formación de claros cercanos a 1960 pueden deberse al efecto del llamado terremoto de Valdivia. Varios trabajos han mostrado que terremotos fuertes pueden provocar cambios en las tasas de crecimiento por daño mecánico en las raíces, inclinar, botar o quebrar los árboles (Jacoby et al. 1988; Sheppard & Jacoby 1989). Lo anterior es coincidente con lo descrito por Veblen (1987) para las poblaciones argentinas, donde el terremoto de 1960 habría generado un aumento de las caídas de árboles individuales y grandes deslizamientos del sustrato. Un agente importante de mortalidad, son las tormentas de viento. En la región los vientos provienen del sur-oeste la mayor parte del año, coincidiendo con la orientación de los árboles tendidos, especialmente en los árboles enteros. Aunque la pendiente puede modificar la orientación de los árboles (Harmon et al. 1986), existe una clara tendencia a la dirección N-E. El factor antrópico puede ser parcialmente descartado al no registrarse marcas de hacha en la mayoría de los tocones presentes en claros de ambos períodos.

El número de individuos que presentan liberación del crecimiento es muy inferior al número de individuos muertos en la parcela 2, evidentemente no todos los individuos producen claros al morir. Una posible explicación es que gran parte de los individuos muertos son bajos, sobrepasados por árboles vecinos; y que no originan aperturas importantes del dosel cuando mueren. Por lo tanto, aunque existiría un importante efecto de autorraleo, la mayor parte de las muertes que originan claros se debería a la ocurrencia de perturbaciones capaces de matar árboles de los estratos superiores. El efecto de las perturbaciones puede estar relacionado al crecimiento del conjunto de árboles del rodal (Runkle 1985). A medida que los individuos crecen aumentaría la interferencia entre individuos, especialmente en el dosel, disminuyendo la superficie fotosintética en relación a la biomasa total del árbol; en esta situación disminuye la tasa de crecimiento y vigor general del árbol, aumentando la susceptibilidad a enfermedades y al efecto deletereo de las perturbaciones (Oliver & Larson 1990).

El claro de gran tamaño de la parcela 2, parece haberse formado en varias etapas: algunos árboles de borde que muestran liberación en 1920, posteriormente entre 1940 y 1943 habría ocurrido otro período importante de liberaciones. Entre ambos períodos se habría formado la mayor parte del claro. Los árboles más próximos a los tocones talados y a los troncos caídos en el borde de la parcela presentan liberaciones entre 1930 y 1943, por lo que probablemente, en este período los árboles fueron cortados; dejando una condición de dosel semi-abierto. Lo anterior sugiere que,

además del efecto en la estructura del rodal, las perturbaciones de pequeña escala pueden incidir en la regeneración de *Austrocedrus* dependiendo de su naturaleza y frecuencia. La reincidencia de perturbaciones en parches previamente perturbados puede permitir la regeneración si ocurren antes del cierre del claro. En este sentido las caídas de árboles por efecto del viento son importantes por ocurrir principalmente en condiciones de borde (Oliver & Larson 1990). Un papel similar podrían jugar las perturbaciones antrópicas.

En el rodal, la actividad humana se revela por la presencia de algunos árboles cortados en el sector de la parcela superior, y en la probable quema de restos en lugares talados. Los árboles talados se encuentran en el claro mayor de la segunda parcela y sus alrededores. Además, numerosos indicios de fuego sugieren la incidencia de incendios en el pasado. Al menos un incendio habría ocurrido en 1893-94 según lo sugiere el patrón de crecimiento de varios árboles; un fechado más preciso de cada incendio puede hacerse analizando rodajas de árboles con cicatrices de fuego (Baisan & Swetnam 1990; Swetnam & Betancourt 1990), sin embargo la técnica es más intrusiva, a menos que se disponga de árboles muertos bien conservados.

En síntesis se observa un aumento de la incidencia de perturbaciones de pequeña escala a medida que el rodal envejece; el patrón espacial de las cohortes está relacionado a la escala de ocurrencia de las perturbaciones; y se observan liberaciones del crecimiento y regeneración asociadas a las perturbaciones de origen antrópico. Todo lo anterior apoya las hipótesis de trabajo propuestas, aunque el establecimiento asociado a las perturbaciones pequeñas es escaso.

DISCUSION

En el presente trabajo se analizó exclusivamente la dinámica de *Austrocedrus chilensis* en el rodal, sin embargo es necesario considerar que las especies de latifoliadas presentes, y *Prumnopitys andina*, también podrían afectar la dinámica del rodal. A juzgar por la gran densidad de plántulas de *Lomatia dentata* y *Laurelia sempervirens*, estas especies son más tolerantes a la sombra y podrían mostrar un modo de regeneración en escala fina o continua más eficiente que *Austrocedrus*. Las especies de latifoliadas forman un dosel intermedio que disminuye la luminosidad al interior del rodal y podría afectar la germinación de *Austrocedrus*, cuyas semillas presentan respuesta fotoblástica (Peñaloza et al. 1991; Peñaloza y Fernandez 1993). Además pueden disminuir la sobrevivencia de los brinzales vía bloqueo de la luz y ocupación de los claros.

Probablemente la mayor proporción de la mortalidad es debida a supresión. Normalmente esta afecta a los individuos de menor tamaño (Harper 1977), que mueren en pie. Existiría una relación inversa entre la biomasa arbórea y la densidad del rodal (Smith 1986, Verwijst 1989). El mayor número de individuos muertos en pie en la segunda parcela, y el patrón agregado de la mortalidad a distancias cortas, sugieren que la muerte de los individuos puede ser resultado de un proceso de autorraleo en el rodal.

La mortalidad parece no actuar en forma continua, aumentando en ciertos períodos. Precisamente los eventos de 1920 y 1960 dan cuenta de la mayor parte de las liberaciones encontradas en ambas parcelas.

Austrocedrus presenta crecimientos diamétricos variables entre individuos y en el tiempo. La variabilidad está asociada a interferencia entre individuos y generación de claros en el dosel. La ocurrencia de perturbaciones de pequeña escala es importante en la sobrevivencia de los individuos, ya que determina cuales individuos alcanzarán estratos superiores del dosel, y posibilitan que árboles del límite inferior de distribución de edades puedan sobrevivir y eventualmente alcanzar el dosel. Un buen número de árboles presentaban repetidas liberaciones del crecimiento asociadas a períodos de probable ocurrencia de perturbaciones (ej. 1920, 1940, 1960).

La distribución bimodal de edades, con los individuos jóvenes localizados en una subárea de la parcela inferior, indica que el establecimiento de los individuos del rodal ocurrió en al menos dos eventos relativamente discretos temporalmente. El primer pulso ocurrió alrededor de 1750 a juzgar por las edades máximas de 220 años, la disminución del número de individuos en las clases de edad cercanas a 100 años, indica que el reclutamiento en esta etapa habría cesado alrededor de 1890. El segundo grupo de individuos está localizado espacialmente en la primera parcela. A partir de la distribución de edades se infiere que su establecimiento habría ocurrido entre 1900 y 1960. El establecimiento de estos individuos habría ocurrido posterior a un incendio, como se deduce por la presencia de cicatrices de fuego y disminución abrupta de la tasa de

crecimiento alrededor de 1893 en los árboles viejos del sector con regeneración.

En el resto de las parcelas, solo unos pocos brinzales y juveniles tienen edades menores a 50 años, e inicialmente parecieran no responder a un patrón claro de regeneración, sin embargo es posibles distinguir al menos tres situaciones:

- i regeneración asociada a claros actuales y que han estado abiertos por largo tiempo, como la observada en el claro mayor de la parcela 2.
- ii regeneración bajo dosel, en sitios de antiguos claros ya cerrados, en estos casos se trata de brinzales suprimidos cuya sobrevivencia o acceso al dosel depende de la probabilidad de formación de un nuevo claro y de las condiciones de luz en el futuro.
- iii regeneración remanente en sectores que están en fase cierre. Se trata de los individuos más jóvenes de la cohorte establecidos tardíamente. La sobrevivencia está relacionada a la poca profundidad de copa y baja cobertura de estos sitios con establecimiento reciente.

A partir de los antecedentes aquí presentados, como la estructura de edad bimodal con pulsos de establecimiento masivo de individuos y regeneración esporádica entre pulsos, además de la relativa juventud de los árboles, indican que en la zona estudiada *Austrocedrus chilensis* se encuentra en una fase de colonización de sitios perturbados. Contrastando con lo observado en poblaciones al norte de 34°30'S donde las poblaciones se caracterizan por estructuras de edad envejecidas y ausencia de

regeneración, por lo que han sido definidas como relictas (Schlegel 1962, LeQuesne et al. 1994). Rondanelli (1992) muestra que en la zona de Guallelmapu ($38^{\circ}42' S$, $71^{\circ}13' W$) a 1150 m.s.n.m. *Austrocedrus* aparece y desaparece en el registro polínico de los últimos 4000 años; lo que sugiere una distribución de *Austrocedrus* reciente y de gran dinamismo en la zona andina central sur de Chile. Desde el punto de vista sucesional, considerando la composición de plántulas y brinzales, pareciera que el establecimiento de otras especies distintas de *Austrocedrus* es más frecuente en el rodal actual, lo que podría llevar al reemplazo composicional en la medida que actúa la mortalidad de *Austrocedrus*. Dependiendo del tamaño de los claros y la frecuencia de perturbaciones puede ocurrir reclutamiento esporádico de *Austrocedrus*, lo que en el largo plazo generaría estructuras de edades multietáneas para esta especie, en muy baja densidad de individuos. Un factor crítico es la recurrencia de perturbaciones de gran escala; en la actualidad en Chile hay escasos antecedentes sobre estructuras de edades y edades máximas de los rodales, por lo que no es posible establecer un patrón. Rara vez se encuentran individuos de más de 500 años de edad. En Chile los árboles más viejos observados se encuentran en el límite norte de distribución, y pueden alcanzar edades cercanas a 1000 años (Lamarche et al 1979), mientras que en Patagonia los árboles más viejos se encuentran en el ecotono con la estepa donde la frecuencia de incendios es más baja debido al menor acúmulo de biomasa (Veblen et al. 1993). La alta frecuencia histórica de incendios en el noroeste de la Patagonia argentina determina que la dinámica de los rodales de *Austrocedrus* se mantenga en la fase de individuos jóvenes, con escasa

formación de claros (Tabla 8). En poblaciones chilenas podrían alcanzarse etapas de desarrollo de rodal más tardías donde las perturbaciones de pequeña escala adquieren mayor importancia. En poblaciones jóvenes (edad < 100 años) la formación de claros sería menos frecuente y en consecuencia de menor importancia aparente en la dinámica del bosque. Veblen & Lorenz (1987), Veblen et al. (1993) sugieren que en poblaciones de *Austrocedrus* de 90 a 200 años de la Patagonia noroeste, la ocurrencia eventual de claros podría generar reclutamiento esporádico multietaneo. Como poblaciones de *Austrocedrus* de mas de 100 años son escasas, no hay una evaluación completa del efecto de la dinámica de claros en la mortalidad, crecimiento y regeneración de los individuos en Argentina.

El aumento de liberaciones y supresiones a partir de 1920 puede atribuirse solo parcialmente al muestreo, ya que a pesar que la mayoría de los árboles tienen edades superiores a 150 años solo recientemente muestran períodos de liberación del crecimiento. Una explicación alternativa es que ha medida que los árboles crecen y aumenta la interferencia en el dosel, aumenta la probabilidad de respuesta a la ocurrencia de claros de luz, especialmente a partir de la etapa en que ha cesado el reclutamiento y comienza a actuar un fuerte proceso de autorraleo. En esta etapa las perturbaciones de pequeña escala serían mas frecuentemente reconocibles en el análisis dendrocronológico.

TABLA 8

Resumen de las edades de los arboles, diametro a la altura del pecho, y altura de los rodales de *Austrocedrus chilensis* estudiados por Veblen & Lorenz (1987) Veblen (1989) y Dezzotti (1989) en la Patagonia argentina (referencias en el texto).

Rodal	Edad (años)		DAP (cm)		Altura (m)	
	Media	Intervalo	Media	Intervalo	Media	Intervalo
Rodal 1	10.6	6-19	2.2	1-5	2.7	2-6
Rodal 2	38.4	20-59	10.2	2-33	8.3	2-25
Rodal 3	39.2	11-62	13.3	4-31	7.9	4-15
Rodal 4	44.4	32-60	14.9	8-21	9.4	6-15
Rodal 5	37.1	18-55	12	3-32	8.1	3-12
Rodal 6	84.4	40-122	23.2	7-51	17.3	9-30
Rodal 7	108.1	65-137	52.8	17-84	26.3	10-30
Rodal a	118.2	39-149	56	20-84	25.3	11-35
Rodal b	76	30-164	31.3	2-88	10.7	3-25
Gutierrez	49.2		28		23.8	
Otto	53.9		28		12.8	
Runge	64.6		30		21.8	
Traful	68.3		30		17.7	
Leones	90.5		44		18.5	
Gallinas	110.9		37		24.6	
Mascardi	142.7		43		37.1	

En el caso de *Austrocedrus chilensis*, su establecimiento y regeneración está frecuentemente asociado a la ocurrencia de perturbaciones de escala mediana y grande. En este sentido la estructura inicial del rodal estaría principalmente determinada por un evento de perturbación de gran escala (Fig. 29, punto a). Durante la primera etapa de la historia del rodal, el establecimiento de individuos y la estructuración vertical no parecen sensibles a la ocurrencia de perturbaciones de menor escala (ej. caídas de árboles). En un sentido operacional, las perturbaciones de escala pequeña adquirirían importancia después de la etapa de establecimiento, cuando el rodal alcanza 80 a 100 años. A partir de este momento las perturbaciones que ocurren en la escala $< 1000 \text{ m}^2$ son importantes; aunque tendrían una importancia menor para el establecimiento de nuevos individuos, y mayor para la estructuración vertical del bosque (Fig. 29, punto b). En consecuencia el rodal presenta un nivel bajo de regeneración asociado a la ocurrencia de perturbaciones en la escala

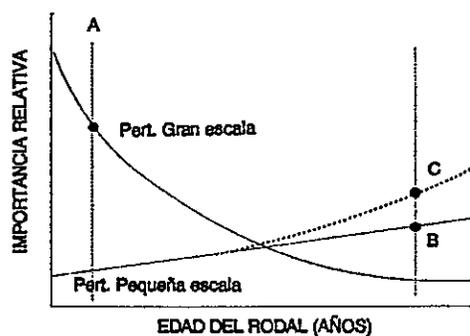


Figura 29 Importancia de las perturbaciones de gran escala y escala fina. Para explicación vea el texto.

estudiada. Por lo tanto aperturas y cierres localizados del dosel inciden principalmente el crecimiento de los individuos y en la estratificación vertical del bosque.

Un bajo nivel de intervención antrópica aumentaría el efecto de las perturbaciones de pequeña escala. En el rodal, un número reducido de plántulas aparecen asociadas a la formación de claros por corta de árboles, ya sea en el establecimiento o por aumento de la probabilidad de sobrevivencia (Fig. 29, punto c). En este sentido la perturbación antrópica a escala pequeña permitiría la regeneración en escala fina, y aumentaría la heterogeneidad espacial.

Si este modelo representa la dinámica de rodal de *Austrocedrus*, entonces esta especie puede regenerar por perturbaciones de gran escala, y en menor grado vía modo de regeneración de escala fina. Una consecuencia es que variaciones en el régimen de perturbaciones afectarían las tasas de reclutamiento, pero permitirían la persistencia de la especie en un amplio intervalo de condiciones ecológicas; desde rodales puros coetáneos en situaciones de alta frecuencia de perturbaciones de gran escala, a rodales mixtos, multietáneos, de baja densidad de *Austrocedrus*, en régimen de menor frecuencia de perturbaciones y menor escala de área perturbada.

CONCLUSIÓN

A juzgar por la estructura de edades el establecimiento del rodal se habría iniciado alrededor de 1770 sobre un derrumbe, como se infiere por la forma del rodal a lo largo de la acentuada pendiente. A partir del establecimiento se distinguen tres períodos característicos de su historia:

1800 a 1840 es el período de máximo establecimiento, ya que la mayor parte de los individuos tienen edades entre 150 y 190 años.

Entre **1840 y 1890** el reclutamiento disminuye gradualmente, y al final del período casi no hay establecimiento arbóreo. En ese momento el rodal está dominado por individuos jóvenes que van cerrando el dosel.

A partir de **1900 al presente** se observa solo un reclutamiento esporádico en el rodal. Solo en la parcela 1 se observa un establecimiento adicional entre 1900 y 1960; esta etapa de regeneración se habría iniciado tras un incendio que habría afectado parte del rodal hacia 1893-94.

Durante este período 1900 - 1992 se observa el mayor número de liberaciones del crecimiento asociadas a la formación de claros, presumiblemente debido al mayor tamaño de los individuos y a que el rodal ha entrado en una fase de marcada diferenciación vertical entre los individuos.

Los antecedentes apoyan la primera hipótesis, que la dinámica de *Austrocedrus chilensis* en el rodal estudiado es distinta de lo descrito para las poblaciones de la

Patagonia nor-occidental. En el rodal se observan una mayor incidencia de perturbaciones en pequeña escala a medida que el rodal envejece, sobreposición de cohortes en la escala espacial estudiada (0,5 ha), y una distribución de las distintas clases de edad relacionado a la escala espacial de las perturbaciones. El elemento determinante de esta diferencia sería la baja frecuencia de perturbaciones de gran escala. Lo anterior determina que el rodal alcance una mayor edad, sobre el que actuarían, con mayor frecuencia relativa, las perturbaciones de escala intermedia y pequeña, estas perturbaciones modularían principalmente la estructura del rodal, y en menor grado la regeneración.

Como se propone en la segunda hipótesis, una intervención antrópica de pequeña escala parece aumentar la importancia relativa del modo de regeneración a escala fina, ya que se observa establecimiento de individuos de *Austrocedrus* asociado a aperturas del dosel generadas por tala selectiva.

APENDICE I
METODOLOGIA DEL ANALISIS DENDROECOLÓGICO

1. *Principio*

Los árboles que crecen en las zonas templadas del planeta presentan anillos de crecimiento anual en el leño del árbol. El ancho del anillo, i.e. el crecimiento radial en un año, es una variable integrativa que responde a muchos factores como disponibilidad de espacio, luz, agua, y agentes de perturbación capaces de alterar el crecimiento. Así el análisis del crecimiento anual de un árbol es a su vez el análisis en conjunto de la serie de factores que alteran el crecimiento radial. Edmund Cook (1985) desarrolló un modelo teórico que considera el crecimiento (R) en un año t determinado como sigue:

$$R_t = G_t + C_t + aD2_t + aD1_t + aP_t + E_t$$

donde G es la tendencia de crecimiento relacionada con la edad; C es la tendencia de crecimiento relacionada con las variaciones climáticas; $D1$ son perturbaciones que ocurren en pequeña escala; $D2$ perturbaciones que ocurren en gran escala; P es la varianza debido a contaminación de origen antrópico, y E corresponde a la serie de efectos más o menos aleatorios que afectan el crecimiento, incluido el error de medición. a es un coeficiente binario de valor 1 si la perturbación está presente, y cero si la perturbación esta ausente. En teoría cada uno de estos efectos es identificable y separable, en base a la escala espacial y temporal en que actúan (Cook 1985, 1986; Briffa et al. 1986).

2. *Toma de muestras*

Las muestras usadas en la realización del análisis dendrocronológico consisten en dos testigos de la madera del tronco, obtenidas en forma centrípeta por medio de taladros de incremento. Normalmente dos muestras, permiten un análisis adecuado del crecimiento del árbol.

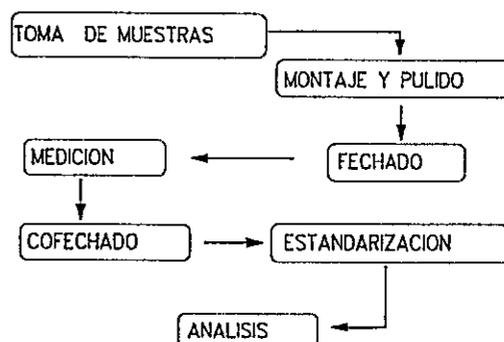


Fig 30. Esquema de trabajo dendrocronológico. La secuencia muestra los puntos descritos en el texto.

3. *Preparación de las muestras*

Las muestras son montadas sobre molduras de madera y luego pulidas acuciosamente hasta obtener una buena visión de la anatomía de la madera bajo la lupa, según el procedimiento de Stokes y Smiley (1968).

4. *Fecha*

Una vez preparadas las muestras, se cuentan todos los anillos de crecimiento y se asigna un año calendario de formación de cada anillo. En el hemisferio Sur, el último anillo corresponde a la temporada de crecimiento del año anterior; mientras que los anillos sucesivamente interiores corresponden a los años anteriores (Schulman 1956). Durante el fechado se obtiene una visión esquemática del patrón de ancho de los anillos, generada por la identificación visual de años indicadores y de eventos (Schweingruber 1992).

Simultáneamente se registra la presencia de liberaciones del crecimiento (o anillos con

más que el doble de ancho que los anillos previos), o **supresiones** (disminuciones abruptas del ancho de los anillos), en ambos casos la alteración del crecimiento debía ser sostenida por al menos 5 años. Para las liberaciones y supresiones se registró el número de la muestra, el año de inicio y duración aproximada.

5. *Medición*

Luego de contados los anillos y teniendo un año para cada anillo, se mide el ancho de cada anillo, obteniendo así información sobre la tasa de crecimiento para un año determinado. En este trabajo la medición se realizó en un dendrocronómetro F.C. Henson con un error máximo de 0.01 mm por cada 10 mm. La máquina conectada a un computador almacena las series de anchos de anillos para las posteriores operaciones.

6. *Cofechado*

El cofechado consiste en la comparación estadística de las muestras para identificar niveles de correlación entre las muestras, la ausencia de anillos y la presencia de falsos anillos (Wigley et al 1987). El cofechado se facilita usando el programa COFECHA (Holmes 1986). Antes de ejecutar el cofechado, el programa transforma los datos para maximizar la señal relevante al cofechado y minimizar la señal considerada ruido¹.

- a.- Se transforman los datos a través de la aplicación de un Spline Cúbico con una onda media de 32 años. La serie resultante tiene media 1 y está libre de ondas largas eliminando la varianza de baja frecuencia en la serie.
- b.- Enseguida un modelamiento autorregresivo elimina ondas cortas que permanecen después del Spline, acercando la serie al supuesto de independencia entre los valores. Luego las diferencias entre medidas son ponderadas logarítmicamente

¹ Se consideró como 'ruido' aquella señal no relevante al objetivo del estudio, como la tendencia de crecimiento relacionada a la edad. En esta parte del trabajo la 'señal' buscada es la correspondiente al clima que afecta a todos los árboles y entrega una base de comparación. Además se buscó la señal correspondiente a perturbaciones locales en el modelo de Cook.

según el procedimiento descrito por Holmes (1986).

Holmes indica que con el filtrado, modelado, y transformación logarítmica, se logra simular matemáticamente la percepción obtenida en el análisis visual de las muestras.

- c.- El total de series es agregado a una serie promedio. Esta serie promedio es llamada **Serie Maestra** y en principio contiene el patrón de anchos de anillo característico del sitio.
- d.- Cada serie transformada es comparada con la serie maestra previa remoción el componente de la serie que se está comparando.

Las series individuales son correlacionadas con la serie maestra en segmentos de 50 años, luego se prueba el 99% de significancia de la correlación resultante. Luego se realiza la misma correlación con el segmento desplazado sucesivamente sobre la serie maestra hasta 10 años tras y adelante, esto indica si la correlación es mayor en una posición distinta de la inicialmente fechada (Holmes 1986).

Con esta información es posible detectar anillos que difieran significativamente del promedio, anillos ausentes y falsos anillos. Los tres tipos anómalos son detectados por el cofechado y luego revisados con lupa en la muestra, de ser necesario el sector es re-medido e ingresado nuevamente a la serie. El procedimiento se repite hasta que en teoría se obtiene un cofechado con una alta correlación y ningún anillo problema, en la práctica existe un número reducido de series anómalas que tras ser revisadas dan niveles de correlación bajos.

7. *Estandarización*

Las muestras fueron estandarizadas para eliminar la tendencia de edad en las series, y maximizar la señal debida a perturbaciones. La estandarización consistió en ajustar una función exponencial negativa o una recta de pendiente negativa a las series individuales. No fué necesario eliminar la señal climática, bajo el supuesto de que afecta a todas las series del mismo modo, y por lo tanto las

diferencias encontradas entre series corresponderán solo al efecto de perturbaciones.

8. *Análisis*

Con las series transformadas de acuerdo a la primera forma de estandarización se comparó las series en busca de señales de liberación y supresión del crecimiento. Las medidas de los anillos fueron complementadas con el registro visual de las liberaciones y supresiones (punto 4), asignando una liberación cuando la medida del anillo era $\geq 2,5$ veces el ancho de los anillos previos; del mismo modo se consideró una supresión el crecimiento $\leq 0,4$ el ancho de los anillos previos. En ambos casos la tasa de crecimiento debía mantenerse al menos 5 años. Como resultado se obtuvo una base de datos de anchos de anillos que incluyó la medida de cada anillo y la posición del árbol en la parcela.

Lo anterior permitió comparar el crecimiento promedio de todos los árboles en períodos de 5 años y obtener un mapa del crecimiento en el rodal e identificar espacialmente las liberaciones y supresiones. Una vez identificado un sector de liberación o supresión se analizó las series individuales a fin de tener una imagen del curso temporal del evento.

APENDICE II
CRONOLOGÍA DE ANCHO DE ANILLOS DEL SITIO ESTUDIADO

Sitio: Alto Bio-Bío sector Ñideco-Villucura

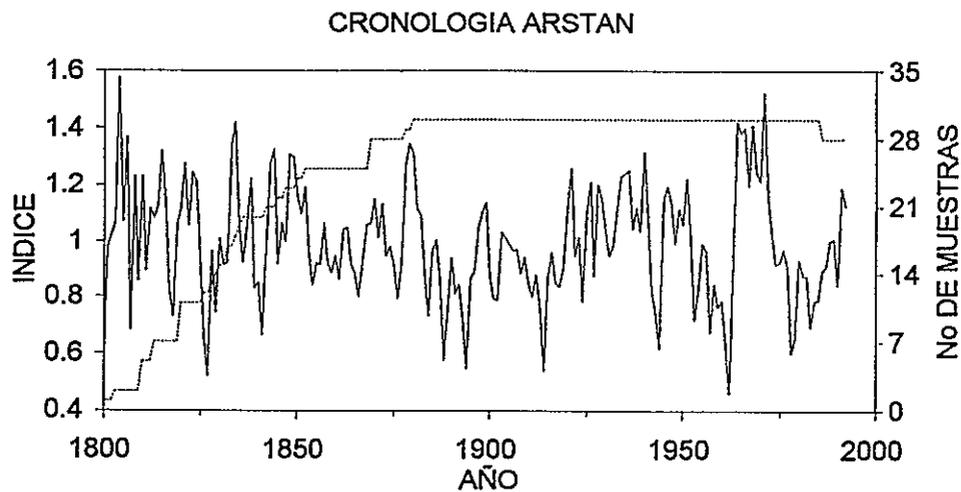
Latitud: 38° Sur

Especie: *Austrocedrus chilensis*

No. de árboles: 30

Cronología: 1800 a 1992 (193 años)

Tipo de Cronología	ESTND	RESID	(AR 1) ARSTAN
Sensitividad Media	.1646	.2078	.1658
Desviación estandard	.2105	.1800	.2061
Autocorrelación de orden 1	.4959	-.1257	.4846
Varianza debido a autorregresión	36.7%		35.5%



CRONOLOGIA ARSTAN

VALOR AÑO	MUESTRAS										
0.585	1800	0.85	1840	1.314	1880	1.113	1920	0.785	1960	1.113	1920
0.98	1801	0.663	1841	1.113	1881	1.26	1921	0.629	1961	1.26	1921
1.025	1802	0.978	1842	1.092	1882	0.946	1922	0.461	1962	0.946	1922
1.069	1803	1.274	1843	0.883	1883	1.014	1923	0.928	1963	1.014	1923
1.576	1804	1.326	1844	0.731	1884	0.782	1924	1.421	1964	0.782	1924
1.068	1805	0.916	1845	0.966	1885	1.103	1925	1.382	1965	1.103	1925
1.366	1806	1.065	1846	1.004	1886	1.209	1926	1.398	1966	1.209	1926
0.682	1807	0.999	1847	0.861	1887	0.872	1927	1.195	1967	0.872	1927
1.23	1808	1.307	1848	0.578	1888	1.199	1928	1.409	1968	1.199	1928
0.857	1809	1.298	1849	0.756	1889	1.147	1929	1.244	1969	1.147	1929
1.229	1810	1.159	1850	0.939	1890	1.036	1930	1.21	1970	1.036	1930
0.895	1811	1.095	1851	0.81	1891	0.945	1931	1.523	1971	0.945	1931
1.116	1812	1.191	1852	0.84	1892	0.984	1932	1.149	1972	0.984	1932
1.083	1813	0.964	1853	0.721	1893	1.118	1933	1.021	1973	1.118	1933
1.123	1814	0.843	1854	0.548	1894	1.229	1934	0.913	1974	1.229	1934
1.32	1815	0.921	1855	0.864	1895	1.238	1935	0.924	1975	1.238	1935
1.14	1816	0.914	1856	0.889	1896	1.25	1936	0.966	1976	1.25	1936
0.827	1817	1.062	1857	1.048	1897	1.041	1937	0.905	1977	1.041	1937
0.732	1818	0.921	1858	1.1	1898	1.115	1938	0.602	1978	1.115	1938
1.064	1819	0.887	1859	1.136	1899	1.034	1939	0.651	1979	1.034	1939
1.112	1820	0.946	1860	0.868	1900	1.317	1940	0.93	1980	1.317	1940
1.274	1821	0.862	1861	0.791	1901	1.074	1941	0.874	1981	1.074	1941
1.056	1822	1.041	1862	0.787	1902	0.82	1942	0.871	1982	0.82	1942
1.244	1823	1.048	1863	1.029	1903	0.737	1943	0.691	1983	0.737	1943
1.213	1824	0.919	1864	1.013	1904	0.618	1944	0.779	1984	0.618	1944
0.945	1825	0.882	1865	0.99	1905	1.144	1945	0.786	1985	1.144	1945
0.661	1826	0.8	1866	0.964	1906	1.192	1946	0.891	1986	1.192	1946
0.522	1827	0.924	1867	0.968	1907	1.131	1947	0.906	1987	1.131	1947
0.964	1828	1.059	1868	0.881	1908	0.992	1948	0.998	1988	0.992	1948
0.744	1829	1.061	1869	0.938	1909	1.114	1949	1.005	1989	1.114	1949
1.008	1830	1.148	1870	0.847	1910	1.057	1950	0.836	1990	1.057	1950
0.915	1831	1.014	1871	0.797	1911	1.218	1951	1.187	1991	1.218	1951
0.924	1832	1.131	1872	0.877	1912	1.009	1952	1.121	1992	1.009	1952
1.327	1833	0.947	1873	0.76	1913	0.717	1953			0.717	1953
1.417	1834	0.982	1874	0.538	1914	0.826	1954			0.826	1954
1.056	1835	0.92	1875	0.866	1915	0.989	1955			0.989	1955
0.924	1836	0.792	1876	0.96	1916	0.963	1956			0.963	1956
1.06	1837	0.914	1877	0.847	1917	0.673	1957			0.673	1957
1.221	1838	1.269	1878	0.833	1918	0.841	1958			0.841	1958
0.832	1839	1.342	1879	0.903	1919	0.763	1959			0.763	1959

REFERENCIAS

- Baisan C.H. & T.W. Swetnam. 1990. Fire history on a desert mountain range: Rincon Mountain Wilderness, Arizona, U.S.A., Can. J. For. Res. 20:1559-1569.
- Bannan M.W. & M. Bindra. 1970. The influence of wind on ring width and cell length in conifer stems. Can. J. Bot. 48:255-259.
- Barden L.S. 1980. Tree replacement in a cove hardwood forest of the southern Appalachians. Oikos 35:16-19.
- Bond, W.J. 1989. The tortoise and the hare: Ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence. Biological Journal of the Linnean Society 36:227-249.
- Boninsegna J.A. y R. Holmes. 1977. Breve descripción de un relicto de *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Endl. en Huinganco (Pcia del Neuquen). Anales del IANIGLA, CRICYT, Mendoza. pp. 115-123.
- Briffa K.R., T.M.L. Wigley and P.D. Jones (1986) Towards an objective approach to standardization. Proceedings of the Task Force Meeting on "Methodology of dendrochronology: East/West Approach. 2-6 June. Kraków, Poland, IIASA. Luxenburg, Austria.
- Brion C.,D. Grigera & P. Rosso. 1993. The reproduction of *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Florin et Boutleje. C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie 316:721-724.

- Brubaker, L.B. 1986. Forest disturbance and tree ring analysis. In: Jacoby G.C. & J.W. Hornbeck (Eds.) Proceedings of the International symposium on ecological aspects of tree ring analysis. August 17-21. Tarrytown, New York.
- Burns, B.R. 1992. Regeneration dynamics of *Araucaria araucana*. Ph.D. dissertation, University of Colorado, Boulder, Colorado, USA.
- Canham C.D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69:786-795.
- Cwielong P.D. y M. Rajchenberg. 1994. El mal del cipres (*Austrocedrus chilensis*) en la patagonia: una hipótesis para su diagnóstico. VI Congreso latinoamericano de botánica, Mar del Plata, 2-8 de Octubre 1994, Argentina. Libro de resúmenes pp 535.
- Cook, E.R. 1985. A Time series analysis approach to tree-ring standardization. Ph.D. dissertation, The University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.
- Cook, E.R. 1986. On the disaggregation of tree-ring series for environmental studies. In: Jacoby G.C. & J.W. Hornbeck (Eds.) Proceedings of the International symposium on ecological aspects of tree ring analysis. August 17-21. Tarrytown, New York.P
- Dezzotti A. 1989. Distribución estructura y dinámica de *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Florin et Boutleje (cupressaceae) bajo distintas condiciones ecológicas. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional del Comahue. Centro Regional Universitario Bariloche, Bariloche, Argentina.
- Dezzotti A. y L. Sancholuz. 1991. Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bosque* 12(2):43-52.
- Di Castri, F. y E. Hajek. 1976. Bioclimatología de Chile. Edit. Univ. Católica de Chile. Santiago. 129 pp.
- Diggle, P.J. 1983. Statistical analysis of spatial point patterns. Academic Press, New York. New York. USA.

- Donoso, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria, Santiago. 484 pp.
- Donoso C. 1982. Reseña ecológica de los bosques mediterraneos de Chile. *Bosque* 4 (2):117-146.
- Duncan, R.P. 1991. Competition and coexistence of species in a mixed podocarp stand. *Journal of Ecology* 79:1073-1084.
- Fritts H.C. 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London. 567 pp. Reprinted in: *Methods of dendrochronology Vols. II and III*, L. Kairiustkistis, Z. Bednarz and E. Feliksik (Eds.). Proceedings of the Task force meeting on methodology of dendrochronology: East/West approaches, 2-6 June, 1986, Krakow, Poland. IISA, Laxenburg, Austria.
- Fritts H.C. & T.W. Swetnam. 1989. Dendroecology: A tool for evaluating variations in past and present forest environments.
- Graham R.L. 1982. Biomass dynamics of dead Douglas-fir and Western hemlock boles in a mid-elevation forests of the Cascade Range. Ph.D. thesis. Oregon State University, Corvallis. (citado en Harmon et al. 1986).
- Harmon M.E., N.H. Anderson, J.F. Franklin, S.P. Cline, F.J. Swanson, N.G. Aumen, P. Sollins, J.R. Sedell, S.V. Gregory, G.W. Lienkaemper, J.D. Lattin, K. Cromack Jr., K.W. Cummins. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in ecological research* vol.15, USDA Forest Service, pp. 133-302.
- Harper J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York. 892 pp.
- Havrylenko, M., P.H.A. Rosso y Sonia B. Fontenla. 1989. *Austrocedrus chilensis*: contribución al estudio de su mortalidad en Argentina. *Bosque* 10 (1):29-36.

- Henry J.D. & J.M.A. Swan. 1974. Reconstructing forest history from live and dead plant material - an approach to the study of forest succession in Southwest New Hampshire. *Ecology* 55:772-783.
- Holmes R.L. 1986. Quality control of crossdating and measuring, a users manual for program COFECHA. In: Holmes R.L., R.K. Adams & H.C. Fritts. Tree ring chronologies of western North America: California, eastern Oregon and northern Great Basin. Laboratory of tree-ring research, University of Arizona, Tucson, Arizona. pp 41-49.
- Ibarra M. y V. Mourgues. 1976. Estudio de las relaciones entre suelos y las asociaciones forestales de *Austrocedrus chilensis* (D.Don.) Florin et Boutelje y *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser en la precordillera de Parral. Tesis de ingeniería forestal. Fac. de Ciencias forestales, Universidad de Chile, Santiago.
- Jacoby G.C.Jr., P.R. Sheppard & K.E. Sieh. 1988. Irregular recurrence of large earthquakes along the San Andreas Fault: evidence from trees. *Science*, Vol. 241, pp 196-199.
- Kenkel N.C. 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology*, 69(4):1017-1024.
- Kitzberger T. 1989. Los disturbios como modeladores de comunidades boscosas Andino-Patagónicas. Unpublished report. CONICET, Buenos Aires.
- Lamarque V.C., R.L. Holmes, P.W. Dunwiddie & L.G. Drew. 1979. Tree-ring chronologies of the southern hemisphere, 2 Chile. In: Chronology series V. Laboratory of tree-ring research, University of Arizona, Tucson, Arizona.
- Lara A. 1991. The dynamics and disturbance regimes of *Fitzroya cupressoides* in south central Andes of Chile. Ph.D. Thesis. Dep. of Geography, University of Colorado, Boulder, Colorado.

- LeQuesne C.E. 1988. Caracterización de bosques de ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutelje), en Radal- 7 tazas, VII región, Chile. Tesis, Fac. Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile.
- LeQuesne C.E., J.C. Aravena, H. Jiménez & L.F. Hinojosa. 1994. Dendroecología de una población relictica de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizz. en la Reserva Nacional Rio Clarillo, Chile. VI Congreso Latinoamericano de Botánica, Reunion de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA) y Dendrocronología. Mar del Plata, 2-8 de Octubre 1994, Argentina. Libro de resúmenes pp 872.
- Lorimer C.G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern appalachian virgin forest. *Ecology* 61:1169-1184.
- Lorimer C.G., L.E. Frelich & E.V. Nordheim. 1988. Estimating gap origin probabilities for canopy trees. *Ecology* 69(3):778-785.
- Lusk C. 1994. Estructura y dinámica de bosques de podocarpaceas, X Región. 3a. Reunión anual de la sociedad de ecología de Chile, 5-6 de Agosto, Puerto Varas. Resúmenes, Noticiero de Biología Vol.2 (3):72.
- Lusk C. & J. Ogden. 1992. Age structure and dynamics of a podocarp - broadleaf forest in Tongariro National Park, New Zealand. *Journal of Ecology* 80: 379-393.
- Miller, A. 1976. The climate of Chile. in: Schwerdtfeger W. (ed.) *Climates of central and south America World Survey of climatology* Vol. 12 *Climatology*. American Elsevier Publishing Company Inc., New York.
- Mueller-Dombois D. & H. Ellemberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley, New York.
- Oliver C.D. & B.C. Larson. 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw Hill, Inc. New York. 468 pp.
- Oliver C.D. & E.P. Stephens. 1977. Reconstruction of a mixed-species forest in central New England. *Ecology* 58:562-572.

- Payette S., L. Filion & A. Delwaide. 1990. Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns: the Tantaré ecological reserve, Quebec. *Can. J. For. Res.* 20:1228-1241.
- Peñaloza, A., G. Fernandez y M. Arroyo (1991) Efecto de la luz y estratificación en la germinación de semillas de *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic. Ser. et Bizz., 34ª Reunión anual de la Sociedad de Biología de Chile, 27-30 de Noviembre, Puyehue, Chile. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* Vol 24(2): R 188.
- Peñaloza, A. y G. Fernandez. 1993. Efecto de la depredación sobre frutos y los efectos de la luz y estratificación en la germinación de semillas de *Austrocedrus chilensis* ((D.Don) Pic. Ser. et Bizz.). Sociedad de Ecología de Chile, II Reunión Anual, 30-31 de Julio. Libro de Resúmenes p. 13.
- Peralta M. 1977. Informe forestal de las áreas de Futaleufú y chaitén. Suelos. Fac. de Cs. Forestales, Dpto de Silvicultura, Universidad de Chile, Santiago.
- Pickett S.T.A. & P.S. White (editors). 1985. *The ecology of natural disturbance in patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Prohaska, F. 1976. The climate of Argentina, Paraguay, and Uruguay. in: Schwerdtfeger W. (ed.) *Climates of central and south America World Survey of climatology* Vol. 12 *Climatology*. American Elsevier Publishing Company Inc., New York.
- Ripley B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the royal statistical society*, London, B39, 172-212.
- Rondanelli M.J. 1992. Historia vegetacional del Holoceno tardío en la subcuenca del ecosistema andino alto valle del Bío-Bío, provincia de Lonquimay, Chile. Estudio paleoecológico basado en el análisis de polen. Tesis de Magister, Universidad de Concepción.

- Rosso P.H., M. Havrylenko y S.B. Fontenla. 1989. *Austrocedrus chilensis*: asociación espacial entre individuos sanos y afectados por la mortalidad. *Bosque* 10 (2):85-88.
- Runkle J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63:1533-1546.
- Runkle J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate Forests. In: Pickett S.T.A. & P.S.White (Eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. New York. pp. 17-33.
- Seibert P. 1982. Carta de vegetación de la región de El Bolsón, Rio Negro y su aplicación a la planificación del uso de la tierra. *Documenta Phytosociologica* 2:1-20.
- Serra V.M.; R. Gajardo & A. Cabello. 1986. Ciprés de la Cordillera: especie vulnerable. CONAF. Ficha técnica de especies amenazadas. Santiago de Chile. 28 pp.
- Schlegel F.M. (1962) Hallazgo de un bosque de ciprés de la cordillera en la provincia de Aconcagua. *Boletín de la Universidad de Chile* 32:42-46.
- Schmithusen J. 1960. Die Nadelholzer in den waldgesellschaften der sudlichen Anden (Conifers in the forest associations of the southern Andes). *Vegetatio* 9:313-327.
- Schulman E. 1956. *Dendroclimatic changes in semi-arid America*. University of Arizona Press, Tucson, AZ. USA.
- Schweingruber F.H. 1988 *Tree rings: basics and applications of dendrochronology*. D.Riedel Publishing Company. Dordrecht, Holland. 276 pp.
- Schweingruber F.H. 1992. Event years and pointer years. In: *Tree rings and environment: proceedings of the International dendrochronological symposium, Ystad, South Sweden, 3-9 September 1990*. pp 288-292.
- Sheppard P.R. & G.C. Jacoby. 1989. Application of tree-ring analysis to paleoseismology: two case studies. *Geology* 17:226-229

- Smith N.J. 1986. A Model of stand allometry and biomass allocation during self-thinning process. *Can. J. For. Res.* 16:990-995.
- Sousa W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15:353-391.
- Stokes, M.A. & T.L. Smiley. 1968. An introduction to tree ring dating. University of Chicago Press. Chicago.
- Swetnam T.W & J.L. Betancourt. 1990. Fire-southern oscillation relations in the southwestern United States. *Science* vol 249:961-1076.
- Taylor A.H. 1990. Disturbance and persistence of sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong) Carr.) in coastal forests of the Pacific Northwest, North America. *Journal of Biogeography* 17:47-58.
- Veblen T.T. & F.M. Schlegel. 1982. Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque* 2:73-115.
- Veblen T.T. & D.C. Lorenz. 1987. Post-fire stand development of *Austrocedrus - Nothofagus* forests in northern Patagonia. *Vegetatio* 71:113-126.
- Veblen T.T. & D.C. Lorenz. 1988. Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone of Northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers*, 78(1):93-111.
- Veblen T.T. 1988. *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Can. J. For. Res.* 19:365-371.
- Veblen T.T. 1989. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. *Ecology* 70 (3): 541-543.
- Veblen T.T. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science* 3: 507-520.

- Veblen T.T., J.J. Armesto, B.R. Burns, T. Kitzberger, A. Lara, B. León, & K.R. Young 1993. The coniferous forests of South America. (Manuscript submitted to N. Enright & R. Hill (eds) Southern Hemisphere forests. To be published by The Australian Society of Botanical Science.
- Verwijst T. 1989. Self-thinning in even aged natural stands of *Betula pubescens*. *Oikos* 56:264-268 (Copenhagen).
- Vitousek, P.M. & P.S. White. 1981. Process studies in succession. In: West D.C., H.H. Shugart and D.B. Botkin (Eds.) *Forest succession, concepts and application*. Springer-Verlag, New York. pp 267-276.
- White P.S. 1979. *Pattern, process, and natural disturbance in vegetation*. The botanical review, Academic press Inc. (London) Ltd.
- Wigley T.M.L., P.D.Jones & K.R. Briffa. 1987. Cross-dating methods in dendrochronology. *Journal of Archeological Science* 14:51-64.