



Revista Chilena de Historia Natural

ISSN: 0716-078X

editorial@revchilhistnat.com

Sociedad de Biología de Chile

Chile

MUÑOZ, ARIEL A.; GONZÁLEZ, MAURO E.

Patrones de regeneración arbórea en claros a una década de la floración y muerte masiva de *Chusquea quila* (Poaceae) en un remanente de bosque antiguo del valle central en el centro-sur de Chile

Revista Chilena de Historia Natural, vol. 82, núm. 2, 2009, pp. 185-198

Sociedad de Biología de Chile

Santiago, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=369944290002>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Patrones de regeneración arbórea en claros a una década de la floración y muerte masiva de *Chusquea quila* (Poaceae) en un remanente de bosque antiguo del valle central en el centro-sur de Chile

Tree regeneration patterns in canopy gaps after a decade of *Chusquea quila* (Poaceae) dieback in an old-growth remnant forest in the lake district of south-central Chile

ARIEL A. MUÑOZ* & MAURO E. GONZÁLEZ

Laboratorio de Ecología de Bosques, Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Núcleo Milenio FORECOS, Casilla 567, Valdivia, Chile

* Autor correspondiente: arielmunoz@live.cl

RESUMEN

En bosques de elevaciones bajas del centro-sur de Chile (38-42° S) *Chusquea quila* (Poaceae) es la especie del sotobosque de mayor influencia en el proceso de regeneración de especies arbóreas en claros naturales y antropogénicos. Su floración y muerte sincrónica, después de un extenso periodo en estado vegetativo, constituye una alteración de gran escala que puede afectar importantemente la dinámica de regeneración arbórea en claros. El último episodio de muerte masiva de *C. quila* (1989-1995), que afectó a los escasos remanentes de bosques antiguos dominados por *Nothofagus obliqua* y especies siempreverdes, ofreció la oportunidad de monitorear la respuesta de la regeneración arbórea en seis claros del dosel entre los años 1994 y 2003. El objetivo central de este estudio fue analizar, luego de 10 años desde dicho evento, los principales patrones de respuesta de la regeneración arbórea en claros. La regeneración avanzada —establecida en los claros previa a la floración y muerte de *C. quila*— estuvo dominada por las especies tolerantes *Aextoxicon punctatum*, *Laureliopsis philippiana* y *Amomyrtus luma*. Después de 10 años desde la muerte de *C. quila* en los claros, la mortalidad de la regeneración avanzada fue 42 % y ocurrió principalmente en individuos originados de semillas. Por su parte, la respuesta de los nuevos establecimientos estuvo marcada por la abundante regeneración de *N. obliqua*, *Podocarpus saligna* y *Aristotelia chilensis* durante los primeros años postdisturbio; sin embargo, al cabo de 10 años solo unos pocos individuos de estas especies sobrevivieron a la competencia de la nueva cohorte de *C. quila*. Los individuos originados por rebrotes de raíces de las especies *Eucryphia cordifolia*, *Gevuina avellana* y *L. philippiana* presentaron mayor sobrevivencia y crecimiento que aquellos originados de semillas. Finalmente, el aumento temporal de recursos asociado a la muerte de *C. quila* en claros, favorece a especies arbóreas tolerantes y semitolerantes, especialmente a aquellas de exitosa reproducción vegetativa. Especies pioneras en estos bosques como *N. obliqua* no fueron favorecidas por esta alteración endógena en claros pequeños (< 1.000 m²), sugiriendo que alteraciones de mayor magnitud serían necesarias para su exitoso establecimiento.

Palabras clave: dinámica regenerativa, claros, muerte de *Chusquea quila*.

ABSTRACT

In old-growth forests at low elevations in south-central of Chile (38-42° S), the native understory bamboo *Chusquea quila* plays an important role on the establishment and growth of tree species in tree-fall gaps. Bamboo dieback that occurs after an extensive vegetative period represents a large-scale endogenous disturbance that could influence tree regeneration dynamics in gaps. The main goal of this study was to analyze the main patterns of the tree regeneration in canopy gaps in an old-growth remnant forest, 10 years after the bamboo dieback in 1994. Six gaps tree-fall gaps were located and permanent plots were established to study the demography and growth changes of the advanced regeneration and new recruitments. These changes were evaluated between the years 1994 and 2003. The advanced regeneration was composed mainly of the shade-tolerant tree species *A. punctatum*, *L. philippiana* and *A. luma*. Their mortality after 10 years averaged 42 % and affected mostly individuals originated from seeds. In contrast, individuals of *L. philippiana* and *E. cordifolia*, originated from rootstocks, showed higher growth rates and lower mortality. On the other hand, new recruitment

was characterized by the abundant regeneration of *N. obliqua*, *P. saligna* and *A. chilensis* during the first season after the dieback; however few individuals of these species survived the competition of the new bamboo cohort. Similarly, juveniles originated from rootstocks of *E. cordifolia*, *G. avellana* and *L. philippiana* showed higher growth rates and survivorship than plants originated from seeds. These results suggest that the temporary increase of resources in canopy gaps, due to the bamboo dieback, would favor tree species of mid-late successional stands, especially those originated from vegetative reproduction. Pioneer species in these forests such as *N. obliqua* were not favored by the bamboo dieback in small gaps (< 1,000 m²), suggesting these species that would depend mostly on large-scale catastrophic disturbances.

Key words: regeneration dynamics, tree-fall gaps, *Chusquea quila* dieback.

INTRODUCCIÓN

En bosques templados antiguos, disturbios de pequeña escala (i.e. "fine-scale gap-phase" sensu Veblen 1992) son aprovechados por especies arbóreas para su establecimiento (Veblen et al. 1979, Armesto & Fuentes 1988, Veblen 1989, Bustamante & Armesto 1995, Gutiérrez et al. 2004). Dichos disturbios juegan un papel preponderante en la estructura, composición y dinámica de estos bosques (Veblen et al. 1980, 1981, Donoso 1993, Armesto et al. 1996, Lusk 1996, Veblen et al. 2004).

La regeneración arbórea en claros del dosel puede ocurrir por uno o más de los siguientes mecanismos: (i) semillas que arriban antes o después de la creación del claro (i.e., semillas almacenadas en el suelo o recientemente dispersadas); (ii) plántulas establecidas previamente a la formación del claro (regeneración avanzada); o (iii) rebrotes vegetativos desde raíces, tejidos dañados, u otras estructuras (Canham & Marks 1985, Veblen 1992). Los últimos dos mecanismos serían importantes en claros del dosel donde permanecen algunos individuos sobrevivientes y donde la competencia por recursos es relativamente intensa (Sousa 1984, Brokaw 1985, Runkle 1985).

La inhibición de la regeneración de especies intolerantes y el retardo del establecimiento de especies arbóreas más tolerantes a la sombra, debido a la cobertura de plantas de sotobosque que sobreviven a la formación de claros o que rápidamente los ocupan, es un factor de gran relevancia en la dinámica regenerativa en claros (Armesto et al. 1996, Veblen et al. 2004). La distribución y abundancia del sotobosque juega un rol tanto en la tasa y composición de la regeneración a establecerse como en la oportunidad de colonización (Lorimer 1980, Huenneke 1983, Stewart et al. 1991, George & Bazzaz 1999).

En bosques templados lluviosos de elevaciones bajas dominados por especies de *Nothofagus* spp. en el centro-sur de Chile (38-42° S aproximadamente), el bambú *Chusquea quila* (Kunth) es la especie del sotobosque más frecuente y abundante en claros formados por caídas de árboles y en sitios recientemente alterados (Veblen et al. 1977, Veblen 1982, Veblen & Schlegel 1982, Donoso 1993). Su rápida colonización y densa cobertura constituyen un factor clave en la dinámica sucesional de las especies arbóreas (Veblen 1982, Armesto et al. 1996, Veblen et al. 1996, 2004). En claros del dosel, esta cobertura resulta en niveles lumínicos que pueden llegar a ser menores a los registrados bajo el dosel cerrado del bosque, determinando en buena parte el éxito de establecimiento de las especies arbóreas (Lusk 2001).

Una particularidad de muchas bambúceas, incluyendo a *C. quila*, la constituye su extenso periodo vegetativo al cabo del cual la población florece y muere sincrónicamente. La ocurrencia cíclica de esta alteración, estimada en un intervalo de 60 a 70 años para *C. quila* (González & Donoso 1999, González-Cangas & González 2006), genera recursos disponibles en una ventana temporal de pocos años, promoviendo el desarrollo de los individuos ya establecidos (regeneración avanzada) y el establecimiento de nuevos individuos en claros (González et al. 2002). Considerando el rol clave que se le ha reconocido a *C. quila* en estos ecosistemas boscosos (Veblen et al. 1996), la comprensión de la influencia de su muerte sincrónica sobre la dinámica regenerativa de las especies arbóreas es aun incompleta.

La última floración de *C. quila* ocurrida entre los años 1989 y 1995, que afectó aproximadamente un millón de hectáreas desde la provincia de Valdivia (39°38' S) hasta la provincia de Aisén (44°38' S), ha constituido

una de las floraciones de mayor extensión espacial dentro del rango de distribución de las especies de *Chusquea*, registrada tanto en Chile como en Argentina (González & Donoso 1999). Este evento afectó poblaciones de *C. quila* presentes en bosques intervenidos y en claros de bosques adultos de roble-laurel-lingue (remanentes originales sensu Donoso 1981) y bosques siempreverdes ubicados bajo 600 m de altitud. En este contexto, el presente estudio tuvo por objetivo central comprender el efecto de la floración de *C. quila* en el desarrollo y en los cambios demográficos de las principales especies arbóreas presentes en los claros de un bosque antiguo dominado por *N. obliqua* y especies siempreverdes. Con la perspectiva temporal ofrecida por una década de seguimiento, este estudio pretende responder las siguientes preguntas: ¿Cuáles fueron los cambios demográficos y composicionales de las especies arbóreas después de la floración y muerte de *C. quila* en los claros?, ¿Estuvo esta respuesta dominada por el desarrollo de los individuos ya establecidos (regeneración avanzada), por un nuevo establecimiento de individuos de semillas, o ambos patrones?, ¿Cuál fue la respuesta de la propia especie *C. quila* luego de la mortalidad masiva?

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el bosque experimental San Martín (39°48' S, 73°14' O), ubicado 15 km al noroeste de la ciudad de Valdivia, a una elevación de 10 m. Este bosque colinda con el estuario del río Cruces y está rodeado principalmente por plantaciones forestales y terrenos agrícolas (Fig. 1). Desde el año 1973 ha sido preservado con objetivos experimentales, excluyendo las actividades de ganadería y explotación maderera (R. Murúa comunicación personal).

La zona posee un clima templado lluvioso de costa occidental, caracterizado por un bajo rango de oscilación en las temperaturas debido a la influencia marina (Fuenzalida 1971). Las precipitaciones alcanzan los 2.000 a 2.500 mm, distribuyéndose durante todo el año, pero concentrándose en los meses de otoño e invierno y disminuyendo en los meses de

verano. El régimen térmico se caracteriza por una temperatura media anual de 12,2 °C (Huber 1970, Novoa et al. 1989). El suelo es tipo trumao franco arenoso, con un alto contenido de materia orgánica. Su drenaje es moderado y solo en depresiones se vuelve imperfecto (Cárdenas 1976, IREN-CORFO-UACH 1978).

El bosque experimental San Martín se caracteriza por la presencia de grandes individuos (DAP > 1 m) de *Nothofagus obliqua* (Fagaceae) y *Eucryphia cordifolia* (Eucryphiaceae) que emergen del dosel. El dosel principal y el intermedio son dominados por *Aextoxicon punctatum* (Aextoxicaceae), *Laureliopsis philippiana* (Monimiaceae) y *Podocarpus saligna* (Podocarpaceae). En los estratos intermedios y en los inferiores participan típicamente *Amomyrtus luma* (Myrtaceae), *Gevuina avellana* (Proteaceae) y en forma menos frecuente *Luma apiculata* (Myrtaceae) y *Amomyrtus meli* (Myrtaceae). Las especies *Laurelia sempervirens* (Monimiaceae) y *Persea lingue* (Lauraceae) se encuentran poco representadas producto de su explotación selectiva (floreo) en décadas previas. El sotobosque está compuesto principalmente por *Raphitamnus spinosus* (Verbenaceae), *Rhamnus diffusus* (Rhamnaceae) y *Lomatia dentata* (Proteaceae). La bambúcea *Chusquea quila* domina en forma exuberante en áreas de bosque abierto y en claros de dosel. Producto del madereo selectivo realizado hace más de cuatro décadas, *C. quila* colonizó densamente los claros generados por estas actividades (Cárdenas 1976, Álvarez 1982, San Martín et al. 1991).

Establecimiento del estudio

El monitoreo de la regeneración en claros comenzó al final del periodo que abarcó la floración y muerte de *Chusquea quila* en el bosque experimental San Martín (1992-1994). El proceso de floración desde la aparición de las inflorescencias (septiembre de 1992) hasta el secamiento, caída de hojas y desmoronamiento de los culmos (julio 1994) duró aproximadamente dos años (González 2001). Al final de este proceso, cuando la especie aún presentaba los culmos secos en pie, se seleccionaron en forma dirigida seis claros densamente cubiertos por bambú (> 90 % de cobertura), cuyos tamaños variaron entre 250 y

970 m² (Tabla 1). El criterio para la selección de los claros consideró la variabilidad de tamaños comúnmente observados en el bosque. Estos claros fueron originados por caída natural de árboles y/o por madereo selectivo (floreo), principalmente de *N. obliqua*, *L. sempervirens* y *P. lingue* hace más de tres décadas. En el presente, aún se conservan los tocones de los individuos extraídos. El tamaño efectivo de los claros (sensu Veblen 1989) se definió el año 1994 con mapas de proyección de copas elaborados en base a coordenadas X e Y, midiendo el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la proyección perpendicular de la copa de los árboles dominantes del borde. El tamaño del claro efectivo se determinó con una red de puntos de 5 x 5 mm sobre el mapa de proyección de copas escala 1:100 (Valeria 1996).

Regeneración avanzada

En el mes de junio de 1994, en el centro de cada claro se estableció una parcela permanente de 200 m² (20 x 10 m), donde se etiquetaron todos los individuos de las especies arbóreas entre 5 cm y 2 m de altura y brinzales (> 2 m de altura y < 5 cm de DAP). La determinación de estas plantas como regeneración avanzada (predisturbio) fue basada en el desarrollo que presentaban (todas > 5 cm, sin cotiledones) al momento en que aún *C. quila* se encontraba en una condición de desmoronamiento (González 2001). A cada individuo se le registró su altura y origen (semilla o raíz). Tomando en cuenta las claras evidencias de que estas plantas se encontraban establecidas previo al fenómeno de muerte de *C. quila*, el presente estudio establece a esta primera evaluación, en junio de 1994,

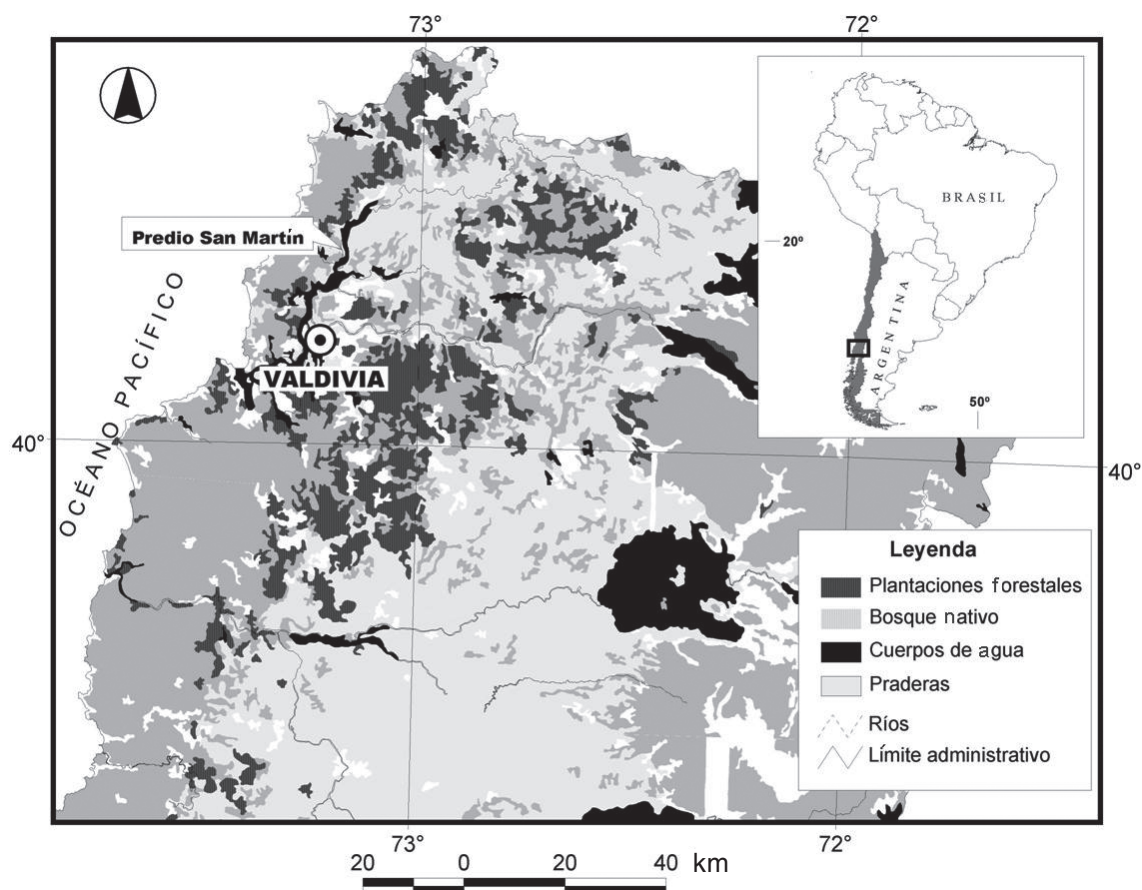


Fig. 1: Ubicación del bosque experimental San Martín, uno de los escasos bosques remanentes originales existentes en el llano central, en el contexto del actual paisaje forestal.

Location of the San Martín experimental forest, one of the last remnant old-growth forests in the central valley of the Lake District, in the context of the present forest landscape.

como la condición predisturbio. Estas parcelas fueron reevaluadas en noviembre de 1995, mayo de 1996 y durante el invierno de 2003.

Nuevos establecimientos

La regeneración establecida después del desmoronamiento de los culmos del bambú (i.e. nuevos establecimientos) se cuantificó en diciembre de 1994, en cuatro de los seis claros seleccionados para el estudio. En cada claro se establecieron en forma aleatoria veinte parcelas de 1 x 1 m, donde se registró la altura y origen (semilla o raíz) de cada planta. Estas parcelas se reevaluaron en octubre de 1995 y mayo de 1996. Con la finalidad de realizar un seguimiento más exhaustivo de los nuevos establecimientos a una década de la floración y muerte de *C. quila*, durante los meses de invierno de 2003, estos fueron censados en los seis claros, en las mismas parcelas de 20 x 10 m utilizadas para la regeneración avanzada. En cada parcela se etiquetaron todos los nuevos

individuos establecidos, registrando su altura y su origen (semilla o raíz).

Respuesta de Chusquea quila

La regeneración del bambú se registró en 20 subparcelas de 0,2 x 0,2 m anidadas en las parcelas de 1 x 1 m utilizadas para estudiar la respuesta inicial de los nuevos establecimientos. En cada subparcela se determinó la densidad y la altura promedio de los culmos de bambú. Estas subparcelas se establecieron en diciembre de 1994 y fueron reevaluadas en abril de 1995, octubre de 1995 y mayo de 1996. Considerando el tamaño y densidad de los culmos luego de una década de la floración, la regeneración de *C. quila* en el año 2003 se estimó en 20 parcelas de 1 x 1 m distribuidas sistemáticamente en cuatro transectos dentro de cada uno de los seis claros. En estas parcelas se registró la altura promedio y el número de culmos vivos (i.e., tallos verdes) de la especie.

TABLA 1

Características generales de los claros estudiados en el bosque experimental San Martín.

General characteristics of canopy gaps studied in the San Martin experimental forest.

Variable	Claro 1	Claro 2	Claro 3	Claro 4	Claro 5	Claro 6
Tamaño (m ²)	970	254	320	440	480	750
Orientación	NW	NW	SW	NW	W	NW
Árboles formadores	Ec	Ls	Ec	Ap	Ap	Ls
	No	No	Ls	Ec	No	No
	Pl	Pl	No	No	Pl	Pl
			Pl			
Árboles borde	Ap	Ap	Ap	Ap	Ap	Ap
	Am	Al	Al	Ec	Al	Al
	Ec	Am	Ec	Lp	Ec	Ec
	Lp	Ga	Ga	No	Lp	Ga
	No	Lp	La	Ps	No	La
	Ps	No	Ld	Rs		Lh
		Ps	Lp			Lp
		Rs	No			No
			Ps			Ps
			Rs			

Clave de especies: Al = *A. luma*; Am = *A. meli*; Ap = *A. punctatum*; Ec = *E. cordifolia*; Ga = *G. Avellana*; La = *L. apiculata*; Ld = *L. dentata*; Lh = *L. hirsuta*; Lp = *L. philippiana*; Ls = *L. sempervirens*; No = *N. obliqua*; Pl = *P. lingue*; Ps = *P. saligna*; Rs = *R. spinosus*

Análisis de datos

Para las comparaciones de medias entre grupos independientes (i.e., densidad de individuos originados de semillas versus originados de raíces, crecimiento en altura de sobrevivientes vs no sobrevivientes, crecimiento en altura de *C. quila* vs especies arbóreas, mortalidad de individuos originados de semillas vs originados de raíces) se utilizó la prueba U de Mann-Whitney. Todas las pruebas estadísticas se evaluaron a un nivel de confianza de 95 % ($P < 0,05$). La nomenclatura sigue a Marticorena & Quezada (1985).

RESULTADOS

Cambios demográficos y crecimiento de la regeneración avanzada

La regeneración avanzada (año 1994) estaba constituida por las especies sombra-tolerantes *A. punctatum* (40 %), *L. philippiana* (34 %) y *A. luma* (10 %, Fig. 2A). En algunos claros también fueron importantes las especies semi-tolerantes *E. cordifolia* (9 %), *L. dentata* (3 %) y *G. avellana* (3 %). Las proporciones de participación de las especies en los claros no cambiaron sustancialmente en 10 años (Fig.

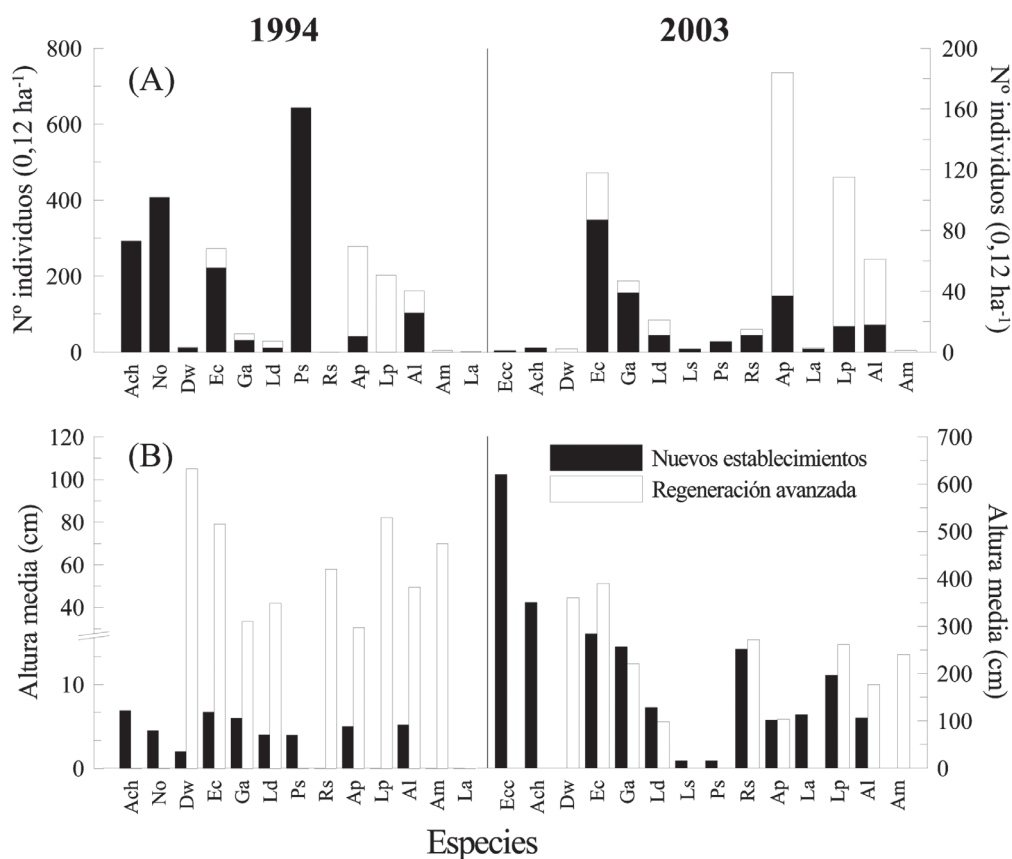


Fig. 2: Cambios en abundancia (a) y altura media (b) de las especies según tipo de regeneración (regeneración avanzada o nuevos establecimientos) durante el periodo de estudio (1994-2003). Clave de especies: Ecc = *Embothrium coccineum*, Ac = *Aristotelia chilensis*, No = *Nothofagus obliqua*, Dw = *Drimys winteri*, Ec = *Eucryphia cordifolia*, Ga = *Gevuina avellana*, Ld = *Lomatia dentata*, Ls = *Laurelia sempervirens*, Ps = *Podocarpus saligna*, Rs = *Raphitamnus spinosus*, Ap = *Aextoxicon punctatum*, La = *Luma apiculata*, Lp = *Laureliopsis philippiana*, Al = *Amomyrtus luma*, Am = *Amomyrtus meli*.

Changes in density (a) and mean height (b) of tree species according to type of regeneration (advanced regeneration or new establishments) during the study period (1994-2003). Key to species names: Ecc = *Embothrium coccineum*, Ac = *Aristotelia chilensis*, No = *Nothofagus obliqua*, Dw = *Drimys winteri*, Ec = *Eucryphia cordifolia*, Ga = *Gevuina avellana*, Ld = *Lomatia dentata*, Ls = *Laurelia sempervirens*, Ps = *Podocarpus saligna*, Rs = *Raphitamnus spinosus*, Ap = *Aextoxicon punctatum*, La = *Luma apiculata*, Lp = *Laureliopsis philippiana*, Al = *Amomyrtus luma*, Am = *Amomyrtus meli*.

2A) a pesar de que la mortalidad para el conjunto de especies fue cercana a 42 %. La mortalidad se relacionó con las estrategias reproductivas de las especies (regeneración vía semillas o rebrotes vegetativos) y con la altura inicial de los individuos. La supervivencia fue mayor en individuos originados vegetativamente (rebotes de raíces) que en los individuos originados vía semillas (Fig. 3A), aunque dichas diferencias no fueron significativas (prueba U de Mann-Whitney; $U = -1,813$; $P = 0,070$). Por otro lado, corroborando lo encontrado por González et al. (2002), los individuos que presentaron una menor altura inicial (i.e., predisturbio) fueron más susceptibles a morir que plantas de mayor tamaño (1994-2003; prueba U de Mann-Whitney; $U = -2,775$, $P = 0,006$).

Al cabo de 10 años, los mayores crecimientos en altura fueron alcanzados por las especies *G. avellana* (25 cm año⁻¹), *L. philippiana* (29 cm año⁻¹) y especialmente *E. cordifolia* (43 cm año⁻¹) que alcanzó una altura cercana a cuatro metros (Fig. 2B). *Amomyrtus meli*, *R. spinosus* y *D. winteri* (Winteraceae) también mostraron crecimientos relativamente rápidos (27, 30 y 40 cm año⁻¹, respectivamente) según los escasos individuos registrados (Fig. 2B). Por su parte, la estrategia reproductiva también fue determinante en el crecimiento en altura de las especies. Así, los individuos originados vegetativamente alcanzaron alturas medias significativamente superiores que aquellos originados vía semillas (prueba U de Mann-Whitney; $P < 0,05$; Fig. 3B).

Cambios demográficos y crecimiento de los nuevos establecimientos

La abundante regeneración arbórea establecida durante las primeras estaciones de crecimiento postmuerte de *C. quila* estuvo dominada por *P. saligna* (37 %), *N. obliqua* (23 %), *A. chilensis* (17 %) (Elaeocarpaceae) y *E. cordifolia* (13 %), esta última establecida principalmente de raíces (Fig. 2A). La mayor parte de las plantas originadas de semillas experimentaron una fuerte mortalidad (Fig. 3A). Tanto individuos de *N. obliqua* como los escasos individuos de *E. cordifolia* establecidos de semillas, no fueron capaces de sobrevivir en ninguno de los claros, y solo unos pocos individuos de *A. chilensis* y *P. saligna* sobrevivieron al cabo de

10 años (Fig. 2A). En contraste, los rebrotes de raíces de *E. cordifolia* presentaron una menor mortalidad, representando el 60 % de los individuos sobrevivientes de origen vegetativo al año 2003 (Fig. 3A). Así, luego de 10 años, los nuevos establecimientos estuvieron constituidos principalmente por las especies *E. cordifolia* (37 %), *G. avellana* (17 %), *A. punctatum* (16 %), *A. luma* (8 %) y *L. philippiana* (7 %) (Fig. 2A).

La tasa de crecimiento en altura de los nuevos establecimientos, al igual que para la regeneración avanzada, estuvo determinada principalmente por las estrategias reproductivas de las especies. De esta forma, los individuos originados vegetativamente lograron alturas significativamente superiores que aquellos originados de semillas (prueba U de Mann-Whitney; $P < 0,05$; Fig. 3B). Las especies que presentaron mayores incrementos en altura fueron *E. cordifolia* (32 cm año⁻¹), *G. avellana* (29 cm año⁻¹) y *L. philippiana* (22 cm año⁻¹). Similarmente, *E. coccineum* (Proteaceae), *A. chilensis* y *R. spinosus*, si bien con una escasa presencia en los claros, también presentaron una rápida tasa de crecimiento en altura (69, 39 y 28 cm año⁻¹, respectivamente, Fig. 2B).

Respuesta de Chusquea quila y su influencia en los cambios demográficos observados

La respuesta de *C. quila*, después de la diseminación de sus semillas (verano 1993-1994), estuvo marcada por un denso establecimiento (primavera de 1994) y un relativamente rápido crecimiento de las plántulas durante las primeras temporadas post-disturbio (Fig. 4). La densidad de culmos de *C. quila* presentó un leve aumento hasta el año 1995, para luego disminuir fuertemente entre el periodo 1996-2003 (Fig. 4). Comparando el crecimiento alcanzado por *C. quila* durante las primeras evaluaciones (1994-1996) se observa que su altura (26 cm) fue significativamente superior (prueba U de Mann-Whitney; $P < 0,05$) a la altura media alcanzada por las especies más densamente establecidas como *N. obliqua*, *A. chilensis* y *P. saligna* (Fig. 5A). Sin embargo, la mayor parte de las especies sombra-tolerantes, principales componentes de la regeneración avanzada, superaron la altura de *C. quila*. Al cabo de 10 años (año 2003) solo las especies sombra-intolerantes *A. chilensis* y

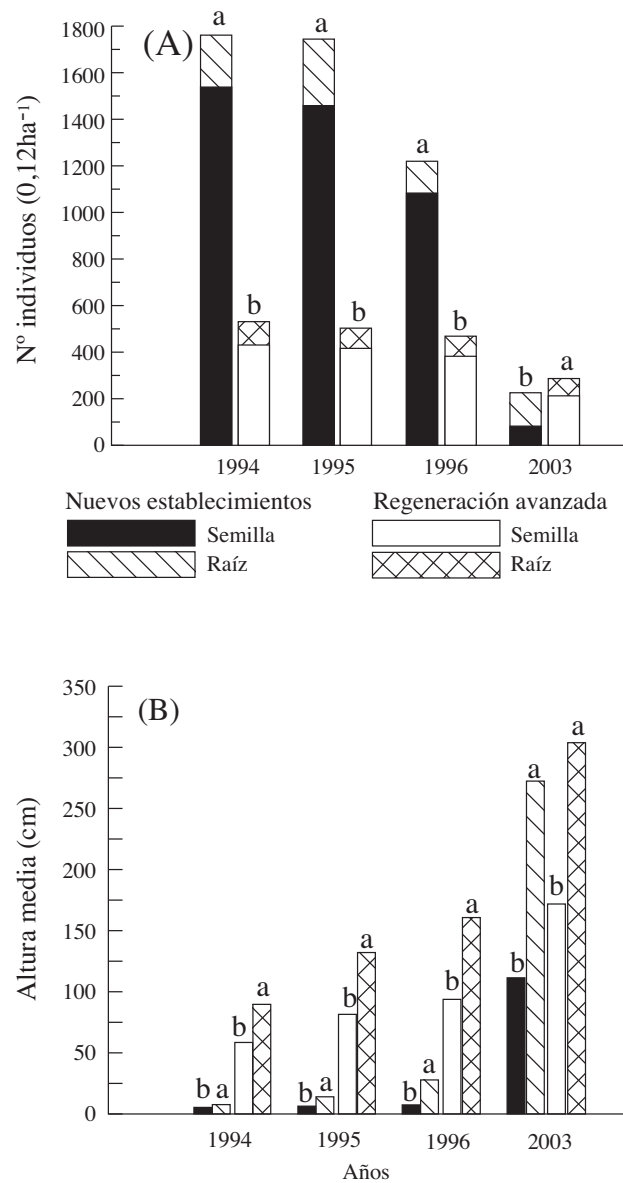


Fig. 3: Abundancia (A) y altura media (B) de las plantas según tipo de regeneración (avanzada o nuevos establecimientos) y estrategia reproductiva (semillas o raíces) a través del periodo de estudio. Letras diferentes en barras del mismo año indican diferencias significativas en abundancia según la prueba U de Mann-Whitney ($P < 0,05$): 1994 ($U = -6,183$; $P < 0,001$), 1995 ($U = -6,989$; $P < 0,001$), 1996 ($U = -7,074$; $P < 0,001$), 2003 ($U = -3,201$; $P = 0,001$). Para la altura media, letras diferentes entre estrategias reproductivas del mismo tipo de regeneración indican diferencias significativas según la prueba U de Mann-Whitney ($P < 0,05$): regeneración avanzada 1994 ($U = -6,077$; $P < 0,001$), 1995 ($U = -5,899$; $P < 0,001$), 1996 ($U = -6,218$; $P < 0,001$), 2003 ($U = -9,246$; $P < 0,001$). Nuevos establecimientos 1994 ($U = -17,412$; $P < 0,001$), 1995 ($U = -28,475$; $P < 0,001$), 1996 ($U = -19,433$; $P < 0,001$), 2003 ($U = -19,433$; $P < 0,001$).

Abundance (A) and mean height (B) of seedlings by type of regeneration (advanced or new establishments) and reproductive strategy (seeds or roots). For total tree abundance (A), different letters in bars of the same year indicate significant differences in abundance according to Mann-Whitney U test ($P < 0.05$): 1994 ($U = -6.183$, $P < 0.001$), 1995 ($U = -6.989$, $P < 0.001$), 1996 ($U = -7.074$, $P < 0.001$), 2003 ($U = -3.201$, $P = 0.001$). For the mean height (B), different letters between reproductive strategies of the same type of regeneration indicate significant differences according to Mann-Whitney U test ($P < 0.05$): Advanced regeneration 1994 ($U = -6.077$, $P < 0.001$), 1995 ($U = -5.899$, $P < 0.001$), 1996 ($U = -6.218$, $P < 0.001$), 2003 ($U = -9.246$; $P < 0.001$). New establishments 1994 ($U = -17.412$, $P < 0.001$), 1995 ($U = -28.475$, $P < 0.001$), 1996 ($U = -19.433$, $P < 0.001$), 2003 ($U = -19.433$, $P < 0.001$).

E. coccineum superaron la altura de *C. quila* (240 cm). Por su parte, las únicas especies relativamente tolerantes a la sombra que superaron al bambú fueron *D. winteri*, *E. cordifolia*, *G. avellana* y *L. philippiana* (Fig. 5B).

DISCUSIÓN

La regeneración arbórea experimentó fuertes cambios demográficos a través del periodo evaluado. Durante los dos primeros años, luego del episodio de floración, los nuevos establecimientos superaron en tres veces la densidad de la regeneración avanzada. Sin embargo, después de 10 años, la participación relativa de la regeneración avanzada pasó a ser significativamente superior a la de los nuevos establecimientos debido a la fuerte mortalidad (87 %) que estos últimos experimentaron principalmente en individuos originados de semillas. Distintos patrones de respuesta de la regeneración –nueva como avanzada– han sido observados luego de la muerte de bambúceas del género *Chusquea*. Por ejemplo, en claros de bosques antiguos dominados por *N. dombeyi*, *Saxegothaea conspicua* (Podocarpaceae) y *L. philippiana*, en la precordillera andina de Panguipulli (Chile) (39° S, 72° O, 650 m de

altitud), la floración y muerte del colihue (*C. culeou*) favoreció el crecimiento de la regeneración avanzada, principalmente de *S. conspicua*, resultando en un escaso establecimiento postfloración (C. Celedón comunicación personal). Así también, Holz & Veblen (2006), observando la respuesta de la regeneración de *N. dombeyi* y *N. pumilio* luego de tres años desde la muerte de *Chusquea montana* en bosques andinos dominados por dichas especies, en la frontera entre Chile y Argentina (40° S, 71° O, 1.200 m de altitud), constataron que plántulas y brinzales de regeneración avanzada en sitios con *Chusquea* muerta presentaron un mayor crecimiento en altura que aquellos individuos ubicados en sitios con *Chusquea* viva. A diferencia de lo encontrado en el presente estudio, la floración y muerte de *C. montana* no resultó en el establecimiento de nuevos individuos (Holz & Veblen 2006).

En el bosque experimental San Martín, la respuesta de las especies arbóreas luego de la muerte sincrónica de *C. quila*, estuvo determinada importantemente por los rasgos de vida de las especies, donde destacan las características de tolerancia a la sombra y las estrategias reproductivas. Los individuos de *N. obliqua*, especie sombra-intolerante (i.e., pionera), se establecieron únicamente vía

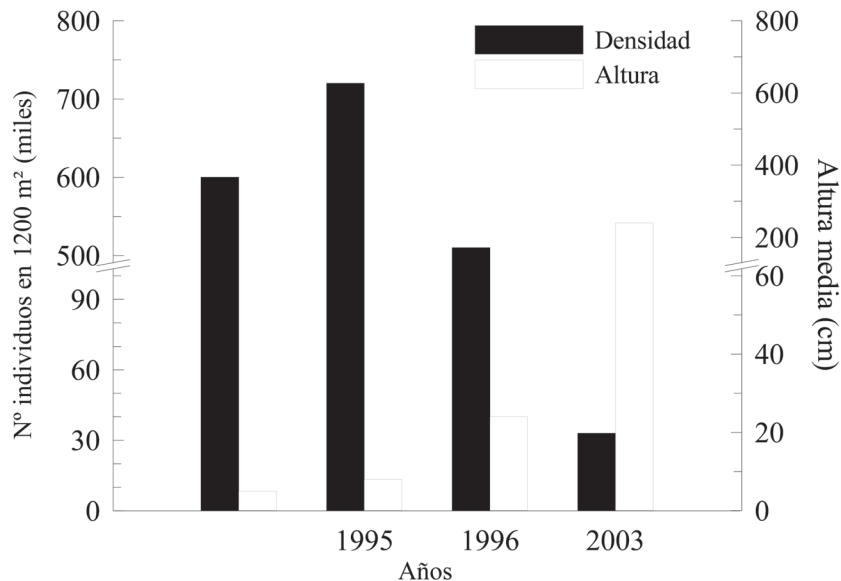


Fig. 4: Abundancia y altura media de los culmos de *Chusquea quila* en distintas evaluaciones.

Abundance and mean height of *Chusquea quila* culms during the study period.

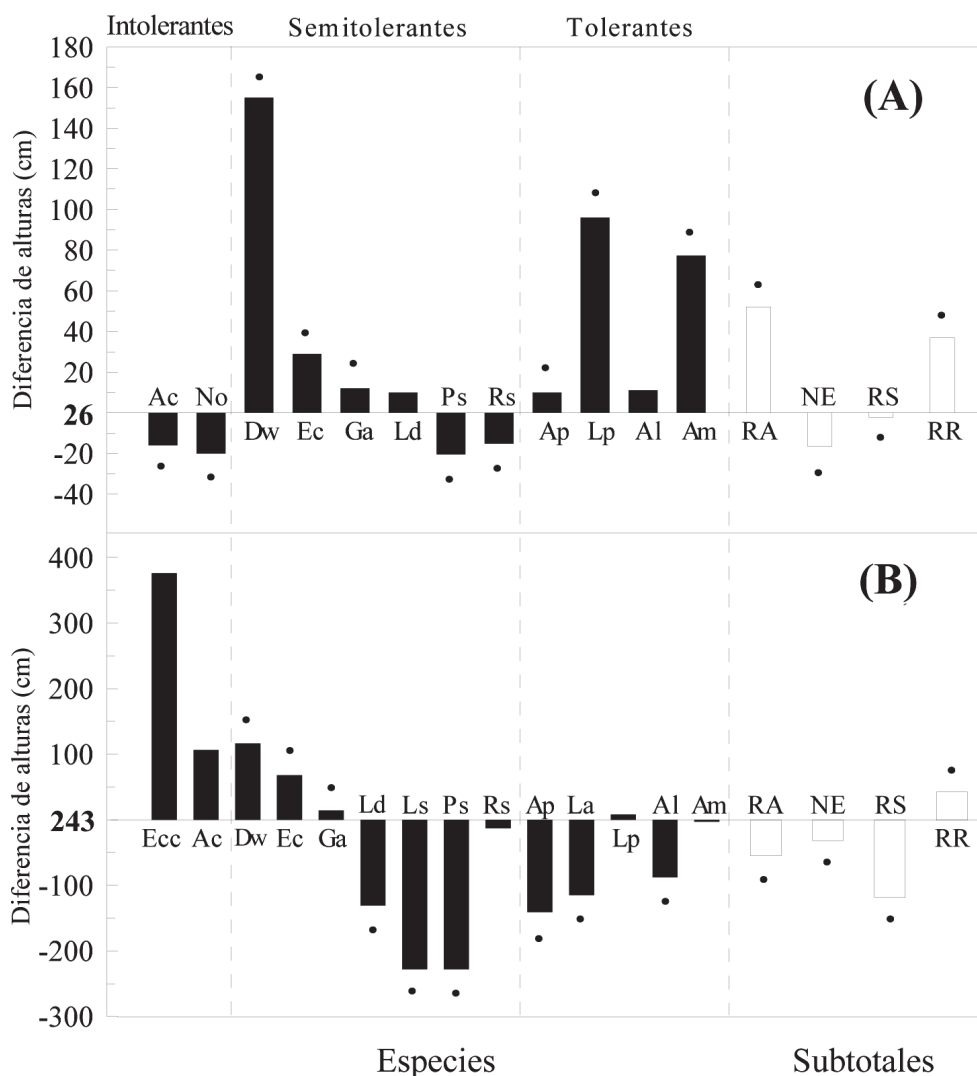


Fig. 5: Diferencias en alturas medias entre la regeneración arbórea y *C. quila* para la evaluación del año 1996 (a) y 2003 (b). La altura media del bambú fue de 26 y 243 cm para la evaluación del año 1996 y 2003, respectivamente. Diferencias significativas se indican con un punto negro sobre o bajo la barra, dependiendo de si la diferencia es positiva o negativa. Especies: Ecc = *Embothrium coccineum*, Ac = *Aristotelia chilensis*, No = *Nothofagus obliqua*, Dw = *Drimys winteri*, Ec = *Eucryphia cordifolia*, Ga = *Gevuina avellana*, Ld = *Lomatia dentata*, Ls = *Laurelia sempervirens*, Ps = *Podocarpus saligna*, Rs = *Raphitamnus spinosus*, Ap = *Aextoxicon punctatum*, La = *Luma apiculata*, Lp = *Laureliopsis philippiana*, Al = *Amomyrtus luma*, Am = *Amomyrtus meli*. Subtotales: RA = regeneración avanzada, NE = Nuevos establecimientos, RS = Regeneración de semilla, RR = Regeneración de raíz. Los valores de las pruebas estadísticas se muestran en la Tabla 2.

Differences in average heights between tree seedlings and *C. quila* seedlings in the year 1996 (A) and 2003 (B). The average height of bamboo was 26 and 243 cm for the evaluations of years 1996 and 2003, respectively. Significant differences are indicated by a dot on or under the bars, depending on whether the difference was positive or negative. Species: Ecc = *Embothrium coccineum*, Ac = *Aristotelia chilensis*, No = *Nothofagus obliqua*, Dw = *Drimys winteri*, Ec = *Eucryphia cordifolia*, Ga = *Gevuina avellana*, Ld = *Lomatia dentata*, Ls = *Laurelia sempervirens*, Ps = *Podocarpus saligna*, Rs = *Raphitamnus spinosus*, Ap = *Aextoxicon punctatum*, La = *Luma apiculata*, Lp = *Laureliopsis philippiana*, Al = *Amomyrtus luma*, Am = *Amomyrtus meli*. Subtotal: RA = Advanced regeneration, NE = New establishments, RS = Regeneration from seed, RR = Regeneration from root. The values of the statistical tests are in Table 2.

semillas. Durante los primeros años post-disturbio (1994-1996), estos individuos mostraron un lento crecimiento en altura (< 4 cm año⁻¹) que les valió ser sobrepasados rápidamente por la cobertura de *Chusquea quila* (Fig. 5A), y consecuentemente, experimentar una fuerte mortalidad durante el periodo evaluado (1994-2003). Similarmente, Campanello et al. (2007) documentaron que la remoción (i.e., corta artificial) de *Chusquea ramosissima* y de lianas en claros de bosques atlánticos subtropicales (25° S, 52° O), al igual que la floración y muerte masiva de *C. ramosissima* en el Parque Nacional Iguazú, al norte de la provincia de Misiones (Argentina), tampoco representaron una oportunidad para la colonización de especies pioneras, debido a la competencia de otras especies del sotobosque (i.e., helechos y herbáceas) y/o al abundante

aporte de materia orgánica del bambú –de lenta descomposición– al piso de los claros.

Por su parte, *P. saligna*, que en los claros del bosque experimental San Martín se estableció densa y coincidentemente con una alta producción de semillas (Valeria 1996), también experimentó una fuerte mortalidad. Si bien esta especie presenta una tolerancia media a la sombra, al igual que *N. obliqua*, su lento crecimiento inicial sugiere que el sombreado de *Chusquea quila* pudo haber sido el principal factor gatillante de la alta mortalidad observada. En este mismo bosque, Concha (1995) reportó que *P. saligna* presentaba un lento crecimiento inicial, y que su abundancia disminuyó fuertemente desde claros recién formados a claros más antiguos, donde incluso pueden no quedar sobrevivientes. Estos resultados sugieren que su estrategia de

TABLA 2

Estadísticos de las pruebas de significancia utilizadas para comparar alturas medias entre la regeneración arbórea y la altura de *C. quila* en la evaluación del año 1996 y 2003. Los valores de U y P corresponden al estadígrafo de la prueba U de Mann-Whitney y al valor de probabilidad asociado.

Statistical comparisons between the average height of tree regeneration and the height of bamboo *C. quila* in years 1996 and 2003. U and P values represent the Mann-Whitney U statistics and its associated probability value.

Especie	1996		2003	
	Valor de U	Valor de P	Valor de U	Valor de P
<i>A. luma</i>	-1,831	0,067	-5,744	< 0,001
<i>A. chilensis</i>	-14,728	< 0,001	-1,385	0,166
<i>A. meli</i>	-2,563	0,010	-0,043	0,966
<i>A. punctatum</i>	-2,984	0,003	-13,179	< 0,001
<i>D. winteri</i>	-2,563	0,010	-1,984	0,047
<i>E. cordifolia</i>	-4,405	< 0,001	-5,712	< 0,001
<i>E. coccineum</i>	-	-	-1,342	0,180
<i>L. apiculata</i>	-	-	-2,852	0,004
<i>G. avellana</i>	-2,633	0,008	-2,633	0,008
<i>L. dentata</i>	-0,088	0,930	-6,100	< 0,001
<i>L. philippiana</i>	-10,917	< 0,001	-0,013	0,989
<i>L. sempervirens</i>	-	-	-2,425	0,015
<i>N. obliqua</i>	-13,055	< 0,001	-	-
<i>P. saligna</i>	-18,935	< 0,001	-4,447	< 0,001
<i>R. spinosus</i>	-8,958	< 0,001	-0,849	0,396
Reg. avanzada	-10,583	< 0,001	-6,182	< 0,001
Nueva regeneración	-13,554	< 0,001	-3,337	0,001
Reg. de semilla	-8,482	< 0,001	-11,941	< 0,001
Reg. de raíz	-5,879	< 0,001	-2,946	0,003

regeneración en claros es más bien episódica, asociada a un denso establecimiento inicial y una alta mortalidad posterior, donde solo unos pocos individuos logran establecerse, lo cual también ha sido observado en renovales de *N. dombeyi* (Donoso & Utreras 2006).

Los rebrotes de raíces, principalmente de *E. cordifolia*, fueron los que aprovecharon más exitosamente los recursos disponibles asociados a la muerte de *C. quila*. Para esta especie y otras que utilizan este tipo de reproducción, como *L. philippiana* y *G. avellana*, la pérdida de la cobertura del bambú en los claros favoreció un acelerado crecimiento en altura de la regeneración avanzada y una generación abundante de nuevos rebrotes vegetativos. A una década del disturbio (año 2003), estos rebrotes constituyen la mayoría de los individuos que superan significativamente la altura del bambú (i.e., 2,4 m) (Fig. 5B). Por su parte, las especies sombra-tolerantes que no regeneraron abundantemente de forma vegetativa, sino que lo hicieron mayormente a través de semillas, como *A. punctatum* y *A. luma*, no fueron afectadas por la densidad y cobertura de *C. quila*. Así, en el año 2003, aun forman parte de las especies dominantes en los claros. De esta forma, en el bosque experimental San Martín, la muerte sincrónica de *C. quila* no resultó en el establecimiento exitoso de especies sombra-intolerantes dominantes en el dosel de estos bosques, como *N. obliqua*, sino solo de unos pocos individuos de especies sombra-intolerantes de corta longevidad, como son *A. chilensis* y *E. coccineum* (Escobar et al. 2006, Muñoz & González 2006). Sin embargo, esta alteración favoreció principalmente a especies arbóreas sombra-tolerantes, típicas de estados sucesionales más avanzados (i.e., *A. punctatum*), y especialmente a especies semi-tolerantes con la capacidad de reproducirse vegetativamente (i.e., *E. cordifolia*).

El éxito de especies de diferentes grupos funcionales (i.e. pioneras, sucesión tardía) luego de la muerte de bambúceas, parece depender del tamaño de los claros. Según Martins et al. (2004) la muerte del bambú *Merostachys riedeliana* en bosques mesófilos semidecíduos del sureste de Brasil (22° S, 47° O) generó la oportunidad para la colonización de especies pioneras, pero debido al gran número de claros pequeños (35-454 m²), la

respuesta de la regeneración estuvo dominada principalmente por especies sombra-tolerantes. Si bien los claros analizados en el presente estudio sugieren patrones consistentes en la respuesta de la regeneración, la consideración de un mayor número y mejor atención al efecto del tamaño del claro en la respuesta de la regeneración, permitiría precisar más claramente la influencia de la floración y muerte de *Chusquea quila* sobre la dinámica regenerativa de estos bosques.

Finalmente, *C. quila* en tan solo una década de crecimiento vegetativo recuperó completamente la cobertura observada en los claros previo a su floración y muerte sincrónica. Esto apoyaría la sugerencia de Lusk (2001) según la cual la dominancia del bambú en los claros permanece por más de una generación.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a W. Iglesias, P. Muñoz, E. Neira y R. Rivera por el apoyo en la preparación de figuras y toma de datos. Al proyecto FONDECYT (N° 1951206) e Internacional Foundation for Science (IFS D/3124-2) que financiaron la instalación y seguimiento del estudio. Al Laboratorio de y Ecología de Bosques del Instituto de Silvicultura y al Núcleo Milenio FORECOS (P04-065-F), ambos de la Universidad Austral de Chile, por su apoyo en la preparación del manuscrito. Finalmente agradecen a J. Barichivich, C. Donoso, A. Holz y a tres revisores anónimos, por sus valiosos comentarios durante la preparación de este artículo.

LITERATURA CITADA

- ÁLVAREZ M (1982) Análisis de la estructura y dinámica de los bosques vírgenes y alterados en el Fundo San Martín. Tesis de Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 115 pp.
- ARMESTO J & E FUENTES (1988) Tree species regeneration in a mid-elevation, temperate rain forest in Isla de Chiloé, Chile. *Vegetatio* 74: 151-159.
- ARMESTO J, C VILLAGRÁN & MK ARROYO (1996) Ecología de los bosques nativos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 470 pp.
- BUSTAMANTE R & J ARMESTO (1995) Dinámica de regeneración en claros de un bosque montañoso en

- la Isla de Chiloé. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 391-398.
- BROKAW N (1985) Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. En: Pickett STA & PS White (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*: 53-68. Academic Press, New York, New York, USA.
- CAMPANELLO P, M GATTI, A ARES, L MONTTI & G GOLDSTEIN (2007) Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic forest. *Forest Ecology and Management* 252: 108-117.
- CANHAM CD & PL MARKS (1985) The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. En: Pickett STA & PS White (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*: 197-216. Academic Press, New York, New York, USA.
- CÁRDENAS R (1976) Flora y vegetación del fundo San Martín, Valdivia, Chile. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 96 pp.
- CONCHA MC (1995) Rol de los claros en la regeneración natural de *Podocarpus saligna*, en un bosque valdiviano (San Martín). Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 76 pp.
- DONOSO C (1981) Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Documento de trabajo N° 38. Investigación y Desarrollo Forestal (CONAF-PNUD-FAO). Publicación FAO, Santiago, Chile. 82 pp.
- DONOSO C (1993) Bosques templados de Chile y Argentina: variación, estructura y dinámica. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 455 pp.
- DONOSO C & F UTRERAS (2006) *Podocarpus saligna*. En: Donoso C (ed) *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Autoecología: 102-108. Editorial Marisa Cuneo, Valdivia, Chile.
- ESCOBAR B, C DONOSO, C SOUTO, M ALBERDI & A ZÚÑIGA (2006b) *Embothrium coccineum* En: Donoso C (ed) *Las especies arbóreas de Chile y Argentina*. Autoecología: 233-243. Editorial Marisa Cuneo, Valdivia, Chile.
- FUENZALIDA PH (1971) Climatología de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 73 pp.
- GEORGE LO & FA BAZZAZ (1999) The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80: 833-845.
- GONZÁLEZ ME (2001) Fenología de *Chusquea quila* durante su floración gregaria en la zona centro-sur de Chile. *Bosque* (Chile) 22: 45-51.
- GONZÁLEZ ME & C DONOSO (1999) Producción de semillas y hojarasca de *Chusquea quila* (Poaceae: Bambusoideae), posterior a su floración sincrónica en la zona centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 169-180.
- GONZÁLEZ-CANGAS Y & ME GONZÁLEZ (2006) Memoria y saber cotidiano. El florecimiento de la "quila" en el sur de Chile: de pericotes, ruinas y remedios. *Revista Austral de Ciencias Sociales*, Universidad Austral de Chile (Chile) 10: 75-102.
- GONZÁLEZ ME, T VEBLEN, C DONOSO & L VALERIA (2002) Tree regeneration responses in a lowland *Nothofagus*-dominated forest after bamboo dieback in south-central Chile. *Plant Ecology* 161: 59-73.
- GUTIÉRREZ A, J ARMESTO & C ARAVENA (2004) Disturbance and regeneration dynamics of an old-growth north Patagonian rain forest in Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology* 92: 598-608.
- HOLZ CA & TT VEBLEN (2006) Tree regeneration responses to *Chusquea montana* bamboo dieback in a subalpine *Nothofagus* forest in the southern Andes. *Journal of Vegetation Science* 17: 19-28.
- HUBER A (1970) Diez años de observaciones climatológicas en la estación Teja-Valdivia (Chile), 1960-1970. Instituto de Geología y Geografía, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 59 pp.
- HUENNEKE LF (1983) Understory response to gaps caused by the death of *Ulmus americana* in central New York. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 110: 170-175.
- IREN-CORFO-UACH (1978) Estudio de suelos de la provincia de Valdivia. Instituto de Investigación de Recursos Naturales, Santiago, Chile. 178 pp.
- LORIMER CG (1980) Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology* 61: 1169-1184.
- LUSK CK (1996) Gradient analysis and disturbance history of temperate rain forest of the coast range summit plateau Valdivia, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 401-412.
- LUSK CK (2001) When is a gap not a gap? Light levels and leaf area index in bamboo-filled gaps in a Chilean rain forest. *Gayana Botánica* (Chile) 58: 25-30.
- MARTICORENA C & M QUEZADA (1985) Catálogo de la flora vascular. *Gayana Botánica* (Chile) 42: 1-155.
- MARTINS SV, RC JUNIOR, RR RODRIGUES & S GANDOLFI (2004) Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in a semideciduous mesophytic forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 172: 121-131.
- MUÑOZ AA & ME GONZÁLEZ (2006) *Aristotelia chilensis*. En: Donoso C (ed) *Las especies arbóreas de Chile y Argentina*. Autoecología: 166-172. Editorial Marisa Cuneo, Valdivia, Chile.
- NOVOA R, S VILLASECA, P DEL CANTO, J RAVANET, C SIRRA & A DEL POZO (1989) Mapa agroclimático de Chile. Instituto de Investigaciones Agrarias, Santiago, Chile. 221 pp.
- RUNKLE J (1985) Disturbance regimes in temperate forests. En: Pickett STA & PS White (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*: 17-34. Academic Press, New York, New York, USA.
- SAN MARTÍN C, C RAMÍREZ, H FIGUEROA & N OJEDA (1991) Estudio sin ecológico del bosque de roble-laurel-lingue del centro-sur de Chile. *Bosque* (Chile) 12: 11-27.
- STEWART GH, AB ROSE & TT VEBLEN (1991) Forest development in canopy gaps in old-growth beech (*Nothofagus*) forests, New Zealand. *Journal of Vegetation Science* 2: 679-690.
- SOUSA WP (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 569-581.
- VALERIA L (1996) Influencia de la floración sincrónica de *Chusquea quila* y de condiciones microclimáticas asociadas, en la dinámica regenerativa de bosques remanente originales en la provincia de Valdivia. Tesis de Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 94 pp.
- VEBLEN T (1982) Grow patterns of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forests and

- their influences in forest dynamics. Bulletin of the Torrey Botanical Club 109: 474-487.
- VEBLEN T (1989) Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. Ecology 77: 541-543.
- VEBLEN T (1992) Regeneration dynamic. En: Glenn-Lewin D, R Peet & T Veblen (eds) Plant succession: theory and prediction: 152-187 Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- VEBLEN T & C DONOSO (1987) Alteración natural y dinámica regenerativa de las especies chilenas de *Nothofagus* de la región de Los Lagos. Bosque (Chile) 8: 133-142.
- VEBLEN T & F SCHLEGEL (1982) Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. Bosque (Chile) 4: 73-115.
- VEBLEN T, D ASHTON, F SCHLEGEL & A VEBLEN (1977) Distribution y dominance of species in the understory of a south-central Chile. Journal of Ecology 65: 815-830.
- VEBLEN T, D ASHTON & F SCHLEGEL (1979) Tree regeneration strategies in a lowland *Nothofagus* – dominated forest in south-central Chile. Journal of Biogeography 6: 329-340.
- VEBLEN T, F SCHLEGEL & B ESCOBAR (1980) Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forest in the Valdivian Andes, Chile. Journal of Ecology 68: 1-31.
- VEBLEN T, C DONOSO, F SCHLEGEL & B ESCOBAR (1981) Forest dynamics in south-central Chile. Journal of Biogeography 8: 211-247.
- VEBLEN T, C DONOSO, T KITZBERGER & AJ ROBERTUS (1996) Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. En: Veblen T, RS Hall & J Read (eds) The ecology and biogeography of *Nothofagus* forest: 293-353. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- VEBLEN T, T KITZBERGER & R VILLALBA (2004). Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. En: Arturi MF, JL Frangi & JF Goya (eds) Ecología y manejo de bosques de Argentina: 1-48. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.

Editor Asociado: Juan Armesto

Recibido el 9 de julio de 2007; aceptado el 6 de noviembre de 2008