

Efectos de las alteraciones antrópicas sobre la estructura y composición de rodales de *Pilgerodendron uviferum* en la Cordillera de la Costa de Chile

DANIEL P SOTO ^{1,✉} & HERIBERTO FIGUEROA ²

1. Instituto de Silvicultura, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

2. Instituto de Estadística, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

RESUMEN. Se estudió la influencia de las alteraciones antrópicas sobre la estructura y composición de cuatro comunidades de *Pilgerodendron uviferum* del área norte de su distribución por la Cordillera de la Costa de Chile. Se establecieron tres parcelas de 400 m² por comunidad donde se caracterizó la estructura y se cuantificó la regeneración y cobertura de la vegetación. Con los datos obtenidos se calcularon Valores de Importancia por rodal, separados por estratos (arbóreo y sotobosque) y se incorporaron a un Análisis de Correspondencia para su ordenamiento. Posteriormente, los datos ordenados se sometieron a un Análisis de Discriminante para clasificar la vegetación de acuerdo al grado de alteración de los sitios. Los resultados mostraron que la regeneración de *P. uviferum* se asoció a los rodales más alterados (con pérdida de estructura o abiertos). Los rodales sin alteración mostraron escasa regeneración y compartieron el espacio con especies menos tolerantes al anegamiento. Estos resultados sugieren que en estos rodales, la regeneración de *P. uviferum* necesitaría sitios abiertos y suelos húmedos para persistir en el ecosistema.

[Palabras clave: comunidades vegetales, ordenamiento, anegamiento, clasificación de vegetación]

ABSTRACT. Effect of anthropogenic disturbances on the structure and composition of *Pilgerodendron uviferum* stands of the Chilean Coastal Range: The influence of anthropogenic disturbances on the structure and composition of four communities of *Pilgerodendron uviferum* in the northernmost portion of the Chilean Coastal range was studied. For each site, three 400 m² plots per community were established to characterize the structure and to quantify the regeneration and vegetation cover. With this information, the Importance Value for the overstorey and the understorey species of each site was calculated. Correspondence Analysis was used for the ordination of sites based on the Importance Values. The ordination results were used for a Discriminant Analysis to classify the vegetation according to disturbance degree. The results showed that the regeneration of *P. uviferum* is associated with the most disturbed sites (those with loss of structure or more open). On the other hand, the undisturbed sites had poor regeneration and were associated to species less tolerant to high soil moisture. Our results suggest that in these northern stands, *P. uviferum* needs open sites with wet soils to regenerate and to persist in the ecosystem.

[Keywords: plant communities, ordination, water logging, vegetation classification]

INTRODUCCIÓN

Los disturbios en la dinámica forestal afectan la regeneración, coexistencia y diversidad de especies de los rodales (Armesto & Pickett

1985; Runkle et al. 1997; Gutiérrez et al. 2004). Frecuentemente, impactan de manera directa sobre variables ambientales que resultan en alteraciones de los patrones sucesionales que sigue la vegetación (Jongman et al. 1995; ter Braak 1996) a través del mantenimiento de la

✉ Instituto de Silvicultura, Universidad Austral de Chile, casilla 567, Valdivia, Chile. Teléfono: +56-63-221742, Fax +56-63-221230. danielsoto@uach.cl

Recibido: 21 de abril de 2007; Fin de arbitraje: 10 de mayo de 2007; Revisión recibida: 26 de julio de 2007; Aceptado: 21 de agosto de 2007

heterogeneidad en la disponibilidad de recursos (Saldaña & Lusk 2003; Ricklefs 2004). Dicha heterogeneidad, a su vez, está estrechamente ligada a la distinta escala espacial y temporal en la que ocurren los distintos disturbios (Veblen et al. 1997, 2004).

La estrategia y asignación de recursos está determinada por la historia de vida de las especies que aseguran su éxito en determinadas condiciones ambientales, pudiendo tener un correlato con gradientes temporales del cambio sucesional (Drury & Nisbet 1973; Veblen et al. 2004). Estos cambios están relacionados con las características propias de la autoecología de las especies (e.g. longevidad, estructura de tamaños, tolerancia a la sombra, dispersión, resiliencia, nichos de regeneración), con la disponibilidad de recursos (condiciones de edáficas, topografía, microclima, tipo de dosel y especies, historia de uso de la tierra) y con el comportamiento diferencial propio de las especies (ecofisiología, ciclo de vida, estrés ambiental, competencia, alelopatía y herbivoría) (Pickett et al. 1987).

En la actualidad, la sucesión de los bosques hacia estados avanzados o más estables es poco probable, debido principalmente a la alta frecuencia de disturbio humano sobre el paisaje y a las fluctuaciones climáticas (Donoso 1993; Armesto et al. 1997; Veblen et al. 1999). Si bien en la Cordillera de la Costa chilena se presentan condiciones de mayor estabilidad sucesional que en la Cordillera de los Andes (Armesto et al. 1997), la primera ha estado fuertemente afectada por la influencia humana del último siglo. La habilitación de terrenos para la agricultura, la tala indiscriminada y la sustitución por plantaciones de rápido crecimiento constituyen los disturbios más frecuentes (Donoso 1993; Armesto et al. 1994; Donoso & Lara 1999) y han provocado una severa fragmentación del paisaje (Echeverría et al. 2006, 2007).

La Cordillera de la Costa chilena es un enclave de flora muy importante para la conservación a nivel local, regional y global debido a su alto número de endemismos y riqueza de especies, siendo considerada una de las 25 zonas prioritarias para la conservación mundial (Myers et al. 2000). En ella coexisten dos Cu-

pressaseae amenazadas: *Fitzroya cupressoides* (Mol.) y *Pilgerodendron uviferum* (D. Don), esta última escasamente estudiada desde el punto de vista ecológico y de dinámica forestal (Lara et al. 2006); incluso se desconocen sus límites de distribución geográfica en la cordillera de la Costa chilena. Por ello, entre los años 2003 y 2006 se ubicaron bosques relictos de *P. uviferum* en un área estimada de 4.500 km², búsqueda que concluyó con el descubrimiento de cuatro pequeños rodales (<2 ha) de *P. uviferum* en el norte de su área de distribución (Soto et al. 2007). Estos rodales están insertos en diferentes matrices, tienen distinto grado de alteración (cortas de maderas, uso de fuego y herbivoría) y, por ende, diferentes condiciones ambientales que modifican la vegetación asociada y la presencia de *P. uviferum*. Por esta razón, estudiamos la influencia de las alteraciones antrópicas sobre las características de la vegetación de estos rodales únicos. Específicamente abordamos las siguientes preguntas: (1) ¿Cómo afectaron las alteraciones antrópicas la estructura y la composición de los rodales de *P. uviferum*?; (2) Estas alteraciones ¿modificaron la regeneración de *P. uviferum* respecto de las especies acompañantes?; y (3) ¿Cuáles son los nichos de regeneración de las especies registradas en los rodales? Nuestra hipótesis de trabajo propone que la regeneración de *P. uviferum* se vincula a los sitios con mayores alteraciones y cambios estructurales en la medida que se cuente con ambientes de suelo húmedo y con árboles vivos remanentes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Antecedentes generales de P. uviferum

Pilgerodendron uviferum (ciprés de la Guaitecas) es una especie longeva, pionera, monotípica y dioica de la familia de las Cupresáceas; endémica de los bosques templados sudamericanos. A lo largo de toda su área de distribución, *P. uviferum* ha estado ligada a intensas alteraciones tales como el uso del fuego y las cortas de extracción (Martínez & Muñoz 1988; Hechenleitner et al. 2005; Lara et al. 2006). Su área de distribución abarca aproximadamente 1600 km, entre los 39°35' S y 54°20' S, lo que la convierte en la conífera sudamericana de mayor rango de distribución y la más austral

de mundo (Martínez 1981; Martínez & Muñoz 1988; Soto et al. 2007). Habita en ambientes con altas precipitaciones, de suelos permanentemente saturados de agua y de baja productividad primaria (Cruz & Lara 1981; Szeicz et al. 2003; Lara et al. 2006). Al norte del paralelo 42° S la especie está confinada a comunidades pequeñas, raras y marginales (Donoso 1993; Lara et al. 2006), en cuencas endorreicas con drenaje deficitario, que según Villagrán (1991), Premolí et al. (2002) y Allnutt et al. (2003) serían refugios de flora de la última glaciación Pleistocénica.

Area de estudio

Se localiza en la Cordillera de la Costa (Tabla 1), en los alrededores de la ciudad de Valdivia. El clima es oceánico con influencia mediterránea, las precipitaciones varían entre los 2500 mm (zonas de baja altitud) a 4000 mm (zonas de cordillera), concentrándose en los meses de invierno (junio-agosto). La temperatura media anual varía entre los 10°C y 12°C (Di Castri & Hayek 1976). Los suelos donde se encuentra *P. uviferum* presentan un drenaje restringido, son orgánicos y muy ácidos (pH entre 3.5 y 4.7), clasificados a nivel de paisaje como Gleysoles e Histosoles (FAO-UNESCO

1971; Cruz & Lara 1981). Lara et al. (1999) mencionan que *P. uviferum* se encuentra en los lugares más pobres en drenaje e infértiles de la Cordillera de la Costa (40°10' S).

Diseño experimental

En tres parcelas cuadradas de 400 m² (20 x 20 m) distribuidas aleatoriamente en cuatro rodales (Chancoyán, Colono, Llancahue y Tornagaleones) se caracterizó su estructura y composición. Se identificaron las especies leñosas presentes de los doseles superiores (árboles) y se registró el número de individuos por especie, el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total en metros (AT). En el interior de cada parcela, se instalaron seis sub-parcelas de regeneración de 2 x 2 m (24 m² en la parcela y 72 m² en el rodal), donde se registró la regeneración de especies arbóreas según categorías de altura (regeneración arbórea: individuos <2 m en HT, y brinzales: individuos ≥2 m en HT y <5 cm DAP). Para cuantificar el estrato arbustivo y herbáceo, cada subparcela se dividió en conglomerados de 1 x 1 m (72 sub-parcelas por rodal) donde se registraron datos de cobertura por especie, en porcentaje del total (Knapp 1984).

Tabla 1. Características de los rodales de estudio.

Table 1. Characteristics of the study stands.

Rodal / Ubicación	Exposición/ Pendiente	Elevación msnm	Superficie (ha)	Densidad total (N°.ha ⁻¹)	Area basal (m ² .ha ⁻¹)	Árboles muertos (N°.ha ⁻¹)	Área basal muerta* (m ² .ha ⁻¹)
Chancoyán 39°45.289'S 73°04.913'W	plana/0%	3	0.76	1500	15.7	0	0
Colono 39°57.594'S 73°13.857'W	NE/6%	207	1.91	175	1.5	96	6.1
Llancahue 39°49.676'S 73°08.521'W	SE/8%	300	1.82	2350	11.4	325	6.7
Tornagaleones 39°57.594'S 73°15.670'W	NE/12%	317	1.54	42	3.1	160	2.3

* basada en árboles muertos y cortados, valores calculados por Soto et al. (2007).

Análisis

Para cada rodal se estimó la densidad de árboles vivos y muertos de *P. uviferum*, y dominancia (área basal en $\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) absoluta y relativa de cada especie. Los valores relativos de densidad y dominancia fueron sumados para calcular el valor de importancia (VI) de las especies arbóreas vivas presentes en los rodales (Curtis & McIntosh 1951; Mateucci & Colma 1982; Greig-Smith 1983; Barbour et al. 1987; Donoso 1993). Para las especies del sotobosque, el VI se calculó de acuerdo a la frecuencia y el porcentaje de cobertura (Knapp 1984; Ramírez et al. 1983; Ramírez & Figueroa 1985). Los VI fueron relativizados tanto para el estrato arbóreo como para el sotobosque en un 100% (*sensu* Fraver et al. 1999; ver Apéndice).

Se realizó un ordenamiento por medio del Análisis de Correspondencia (AC) (ter Braak 1985; Jongman et al. 1995) con los VI separados por rodal y estructura (arbórea y sotobosque). Las categorías de rodales se basaron en el grado de alteración utilizando el área basal muerta, en pie y cortada, como variables independientes debido a su resiliencia temporal. Por otro lado, no se consideró

la herbivoría ya que es efímera y depende de la intensidad y recurrencia temporal. De esta manera, las categorías propuestas fueron: *alteración no aparente*: rodal con ausencia de árboles muertos; *alteración media*: hasta un 40% del área basal muerta, y *alterados*: más de un 40% del área basal muerta. Mediante Análisis Discriminatorio se seleccionaron las especies que mejor discriminan entre los grupos de distinto nivel de disturbio (Carnes & Slade 1982; James & McCulloch 1990; ter Braak 1996). La probabilidad de selección de las especies fue de un 95%. Este análisis provee resultados muy semejantes al Análisis de Correspondencia Canónica en el ordenamiento de gradientes ambientales y brinda además la máxima discriminación entre grupos o "nichos de especies" (Takene et al. 1991; ter Braak & Verdonschot 1994; ter Braak 1996).

RESULTADOS

Estructura, composición y regeneración de los rodales de estudio

El rodal Chancoyán no presentó alteraciones antrópicas (área basal muerta) que afectaran su estructura y composición. Presenta una

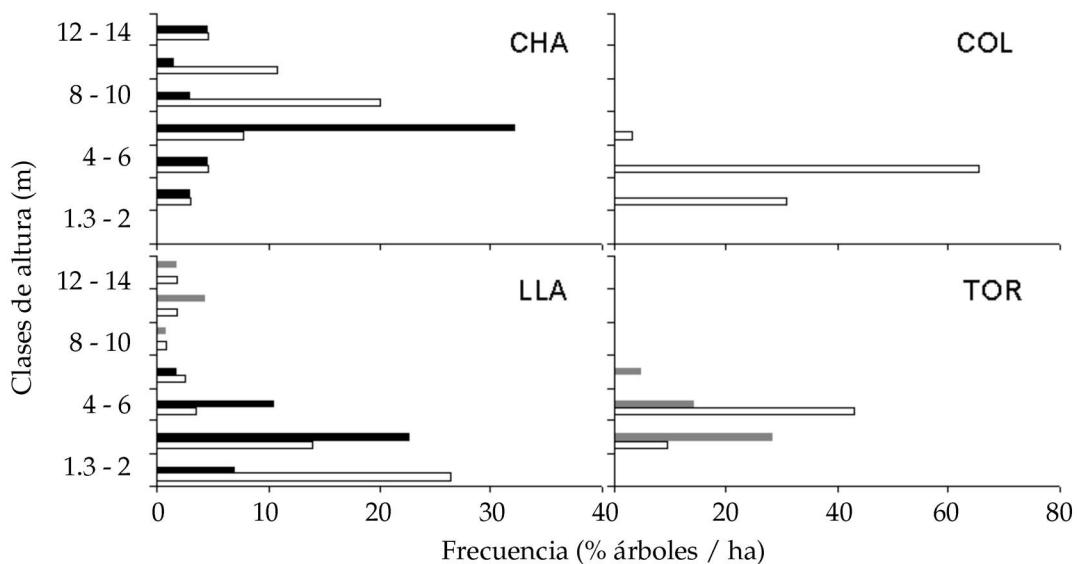


Figura 1. Frecuencia de árboles por clases de altura. Barras blancas: *Pilgerodendron uviferum* vivos; barras grises. árboles muertos en pie de *P. uviferum*; barras negras: otras especies arbóreas.

Figure 1. Tree frequency according to height class. White bars: alive *Pilgerodendron uviferum*, grey bars: standing dead trees of *P. uviferum*, and black bars: other tree species.

estructura vertical multiestratificada, dominada por *Pilgerodendron uviferum* y *Weinmannia trichosperma* y un estrato intermedio con una alta frecuencia de *P. uviferum*, *Drimys winteri* y *Genuina avellana* (Fig. 1). Los VI de las especies, en orden decreciente fueron *P. uviferum*, *Tepaulia stipularis*, *W. trichosperma*, *Drimys winteri*, y *Genuina avellana*, (Fig. 2a). Llancahue presentó una alteración media (<40% del área basal cortada), producto del fuego y las cortas de extracción en el pasado (Tabla 1); sin embargo, se observó recuperación de su estructura dada por la presencia de dos cohortes, una dominada por *P. uviferum* con árboles vivos y muertos en pie, y un estrato intermedio abundante dominado por *P. uviferum* (árboles jóvenes), *Nothofagus nitida* y *T. stipularis* (Tabla 1; Fig. 1 y 2 a). Los rodales alterados, Colono y Tornagaleones (>40% del área basal muerta) presentaron una estructura y composición monoespecífica dominada solo por *P. uviferum* (98% VI para ambos rodales) y dominada por árboles de pequeño tamaño (Tabla 1; Fig. 1 y 2 a).

La regeneración de *P. uviferum* en Chancoyán resultó escasa ($972 \pm \text{DE } 635 \text{ plantas.ha}^{-1}$) respecto de la regeneración de otras especies ($9442 \pm \text{DE } 1048 \text{ plantas.ha}^{-1}$) siendo estas diferencias significativas ($t=-15.2$; $P=0.004$). De igual manera, en Llancahue se documentó una escasa regeneración de *P. uviferum* ($694 \pm \text{DE } 240 \text{ plantas.ha}^{-1}$) respecto de otras especies arbóreas ($2221 \pm \text{DE } 240 \text{ plantas.ha}^{-1}$) ($t=-5.5$; $P=0.031$). Sin embargo, la regeneración de *P. uviferum* en Colono ($4860 \pm \text{DE } 1577 \text{ plantas.ha}^{-1}$) y Tornagaleones ($1805 \pm \text{DE } 240$) resultó mayor que la de otras especies. Solo la regeneración en Colono presentó diferencias significativas ($t=5.3$; $P=0.031$) con respecto a Tornagaleones ($t=3.9$; $P=0.057$). En los rodales menos alterados el VI correspondiente a la regeneración de *P. uviferum* respecto a otras especies de doseles inferiores (10% para Chancoyán y 9% para Llancahue) fue menor; en cambio en los rodales más alterados presentó un 22% para Colono y un 31% para Tornagaleones (Fig. 2b).

Ordenamiento de la vegetación

Los primeros dos ejes del análisis de correspondencia explicaron el 49% (valor propio 0.34) y 38% (valor propio 0.26) de la varianza total (87% total) de la composición florística de los rodales (Fig. 3). Los sitios como variables de respuesta a la formación de los ejes mostraron que los rodales con menores cambios estructurales contribuyeron en gran medida a la formación de los respectivos ejes. Chancoyán contribuyó a la formación del primer eje y Llancahue aportó a la formación del segundo eje (Tabla 2). Por otro lado, los sitios Colono y Tornagaleones contribuyeron en menor medida a la formación del primer eje.

Las especies que más contribuyeron a la formación de sus respectivas dimensiones ($P<0.0001$) y que habitan lugares abiertos y con abundante humedad en el sustrato fueron: *Juncus procerun* (coeficiente de correlación; $r=0.708$), *Blechnum magellanicum* ($r=0.657$), regeneración de *P. uviferum* ($r=0.765$), y en lugares cerrados y densos *Drimys winteri* ($r=0.833$), *Weinmannia trichosperma* ($r=0.856$) *Gleichenia quadripartita* ($r=0.944$) *Chusquea uliginosa* ($r=0.856$), *M. parvifolia* ($r=0.856$). Por otra parte, la dimensión 2 acumuló un 38%

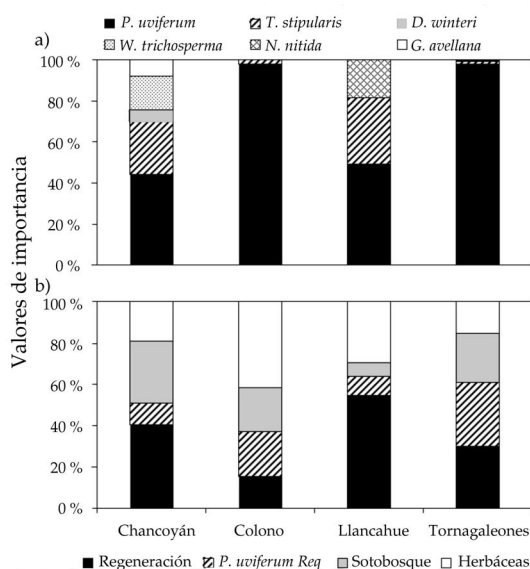


Figura 2. Valores de importancia de las especies arbóreas (a) y vegetación del sotobosque (b) en los rodales de estudio. Para composición florística, ver Apéndice.

Figure 2. Importance Values for the trees (a) and understorey vegetation (b) in the study stands. For species composition, see Appendix.

de la variación total, marcada por la altitud sobre el nivel del mar, donde Llancahue presentó una coordenada de 0.995. Las especies que más contribuyen a la dimensión 2 fueron: *Desfontainia spinosa* ($r=0.993$), *Pernettya angustifolia* ($r=0.960$), *N. nitida* ($r=0.963$), *Carex aculata* ($r=0.933$), *Lomatia ferruginea* ($r=0.784$), *Tepualia stitularis* ($r=0.866$) y *Podocarpus nubigena* ($r=0.933$) (Fig. 3).

Clasificación de las categorías de alteración

El análisis discriminante mostró que las categorías de alteración propuestas por el estudio presentaron diferencias significativas entre ellas y que un alto porcentaje (>70%) de especies fueron asignadas correctamente en dichas categorías (Tabla 3; Fig. 4). El primer factor acumuló un 68.7% de la proporción de la dispersión total (valor propio 1.301), y el segundo un 93% (valor propio 0.592) demostrando la eficiencia altamente significativa ($F_{8,62}=7.08$; $P<0.0001$). Sin embargo, el aporte de los sitios Colono y Tornagaleones a la formación de los grupos resultó escaso y no contribuyó significativamente ($P>0.05$). Contrariamente, Chancoyán y Llancahue aportaron a la formación de los grupos y presentaron una eficiencia altamente significativa ($P<0.0001$).

DISCUSIÓN

Los rodales más alterados (Colono y Tornagaleones) presentaron una estructura monoespecífica, dominada por escasos individuos de *Pilgerodendron uviferum*. Estos rodales se en-

cuentran severamente alterados por el uso del fuego, cortas de extracción y la presencia de ganado, lo que ha provocado una pérdida de hasta un 80% del área basal y un 57% del número de individuos (Tabla 1; Fig. 1). Por otra parte, Chancoyán y Llancahue presentaron una estructura mutiestratificada y multiespecífica donde *P. uviferum* presentó un valor de importancia dentro del estrato arbóreo entre 44% y 49%, mientras que el porcentaje restante corresponde a especies acompañantes, con una fuerte presencia y ocupación de *Tepualia stipularis*, ya documentado en otros estudios (Cruz & Lara 1981; Lara et al. 1999; Plaza 2001; Bannister 2004; Fig. 2a). En Llancahue se destacó la presencia de *Nothofagus nitida* siendo el nuevo límite norte para la especie distante 40 km de su antigua localidad (Reserva Nacional Valdivia, 40° S; CONAF 2000). Por otra parte, la regeneración de *P. uviferum* resultó escasa en los sitios menos alterados y con estructura multiespecífica (27.7% para Chancoyán, y 28.2% para Llancahue). En cambio, en los sitios más alterados y/o abiertos su regeneración fue más abundante que la del conjunto de otras especies (66.8% para Colono y 71.8% para Tornagaleones; Fig. 2 b). Estos valores son consistentes con los encontrados en Argentina para la regeneración de *Austrocedrus chilensis* (Arturi et al. 2001), que muestra que hay mayor cantidad de individuos en lugares abiertos o sin cobertura de árboles adultos pero generalmente devastados por incendios o cortas de extracción (Veblen et al. 1995, 1997). Esta es una característica típica de especies pioneras e intolerantes a la sombra como lo son las coníferas patagónicas (Donoso 1993; Veblen et al. 1995; Lara et al. 2006).

Tabla 2. Coordenadas y cosenos cuadrados del Análisis de Correspondencia (CA) aplicado en los rodales de estudio.

Table 2. Coordinates and square cosine of the Correspondence Analyses (CA) applied in the studied stands.

Rodales	Coordenadas		Cosenos cuadrados	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
Chancoyán	0.929	-0.324	0.889	0.108
Colono	-0.545	-0.224	0.572	0.097
Llancahue	0.043	0.887	0.002	0.995
Tornagaleones	-0.426	-0.331	0.384	0.231

El ordenamiento de los rodales mostró que la primera dimensión del AC explicó un 48.9% de la varianza (Fig. 3), marcado por el “gradiente de alteración”, donde Chancoyán (sin alteración) presentó los valores más opuestos a Colono y Tornagaleones (más alterados). Los rodales menos alterados (Chancoyán y Llancahue) contribuyeron más al ordenamiento que los más alterados (Colono y Tornagaleones), lo que sugiere la desestructuración de los rodales. Las alteraciones producen una asignación heterogénea de los recursos y por ello modifican los patrones de vegetación, provocando una mezcla de especies tolerantes e intolerantes a la luz y al drenaje, dando mayor variación a la explicación a través de los ejes (Figuroa, observación personal). Por otro lado, en Chancoyán y Llancahue se produjo un ensamble lineal y paulatino en el proceso sucesional (Jongman et al. 1995; ter Braak 1985, 1996), marcado por una menor variación de las especies en los rodales.

Las especies como *Juncus procerus*, *Blechnum magellanicum* y la regeneración de *P. uviferum* se vincularon a lugares abiertos y poco drenados (Fig. 3 y 4), mientras que los lugares densos y mejor drenados se caracterizaron por la presencia de *Drymis winteri* (Soto & Donoso 2006; Donoso et al. 2007), *Weinmannia trichosperma*, *Gleichenia quadripartita*, *Chusquea uliginosa*, y *Myrceugenia parvifolia* (Figuroa & Hernández 2001). La altitud a la que se encontraban los rodales, asociada al segundo eje del AC, mostró la presencia de *Desfontainia spinosa*, *Pernettya angustifolia*, *Nothofagus nitida*, *Lomatia ferruginea* y *Tepaulia stipularis*, consistente con lo documentado por Donoso (1993), Lusk (1996), Weinberger (1997) y Lara et al. (1999) (Fig. 3).

La clasificación de los rodales en “nichos de regeneración” mostraron un porcentaje alto de especies clasificadas correctamente en los grupos ecológicos (Tabla 3; Fig. 4). El

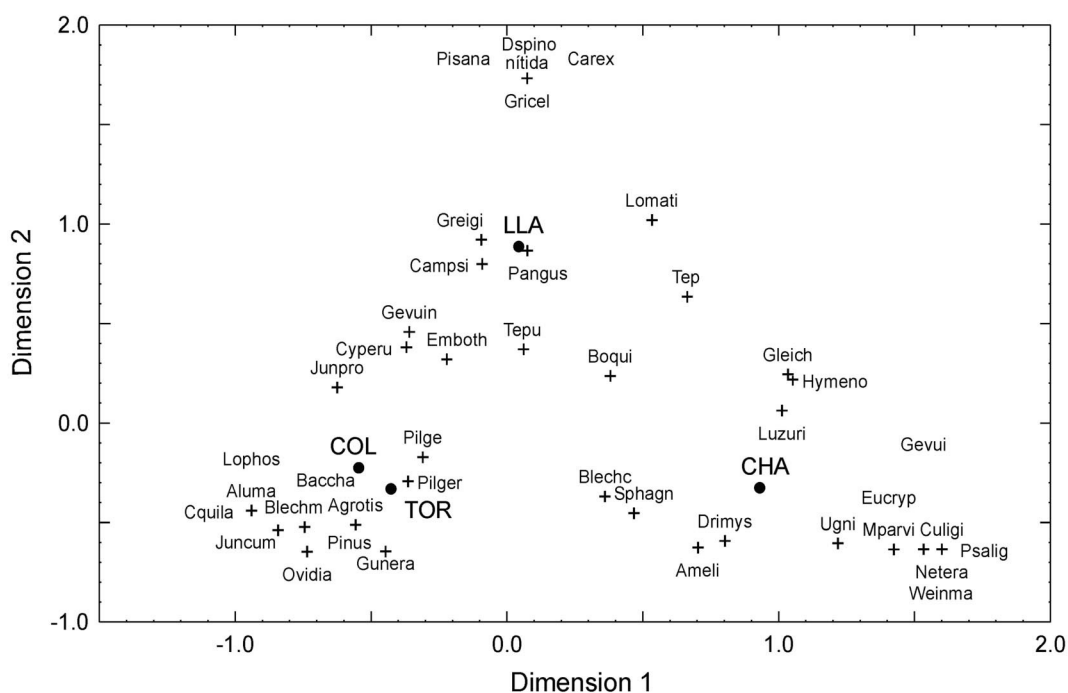


Figura 3. Análisis de Correspondencia para los rodales estudiados mostrando especies (+) y sitios (•). Para código de especies, ver Apéndice.

Figure 3. Correspondence Analysis (CA) for the studied stands showing species (+) and sites (•). For species code, see Appendix.

Tabla 3. Diferencias estadísticas en el Análisis de Discriminante entre las categorías de disturbio. PC: porcentaje de asignación correcta AD; s.m.d: distancia de Mahalanobis; *P*: valor de la probabilidad

Table 3. Statistic differences between the disturbance groups in the Discriminate Analyses. PC: percentage of AD correct assignation; s.m.d.: Mahalanobis distance; *P*: probability value.

G	PC%	Alterados (G1)			Alteración media (G2)			Sin alteración aparente (G3)		
		s.m.d	<i>F</i>	<i>P</i>	s.m.d	<i>F</i>	<i>P</i>	s.m.d.	<i>F</i>	<i>P</i>
1	100	-	-	-	5.213	6.509	0.0006	4.179	5.868	0.0012
2	70	5.213	6.509	0.0006	-	-	-	8.825	9.957	0.0002
3	75	4.179	5.868	0.0012	8.825	9.957	0.0002	-	-	-

AD mostró valores propios altos, lo que indica una escasa variación en los grupos propuestos. Los resultados sugieren que *P. uviferum* necesitaría de alteraciones de pequeña a mediana escala para poder persistir en comunidades norteñas. Se estima una recuperación posible de *P. uviferum* en la medida que se mantengan

árboles remanentes vitales y una abundante humedad en el sustrato (Donoso 1993; Lara et al. 2006; Soto et al. 2007). Sin embargo, en la Isla de Chiloé, Bannister (2004) y Cruz & Lara (1981) documentan que el ciprés no se estaría regenerando tras distintas alteraciones, siendo desplazado por especies menos

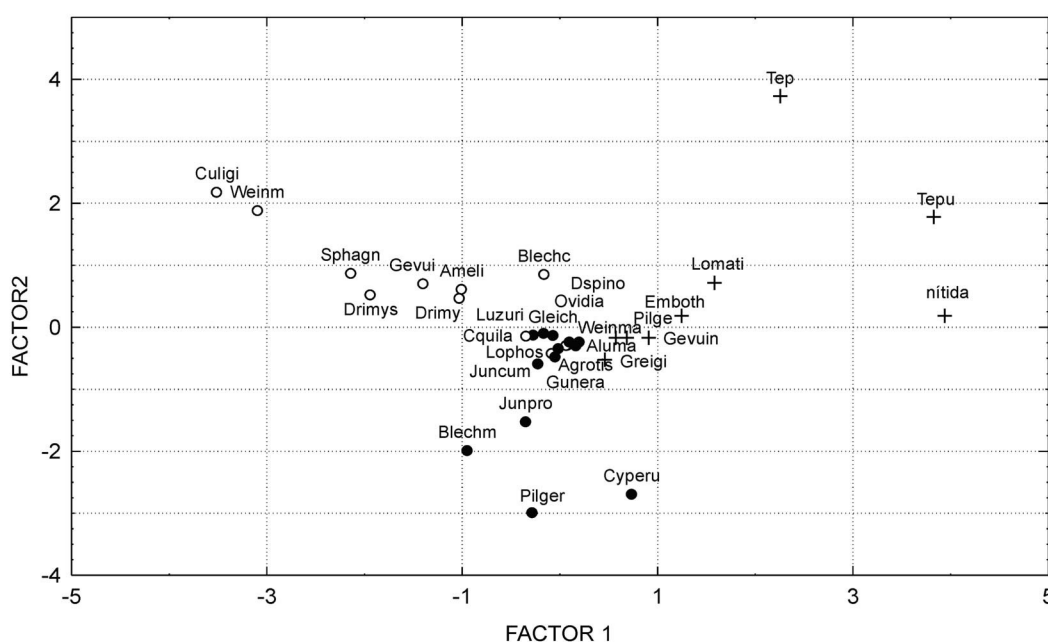


Figura 4. Valores canónicos del AD. (●): especies de sitios alterados y abiertos, (+): especies de sitios de disturbio intermedio y (○): especies de sitios cerrados, sin disturbio aparente. Para código de especies, ver Apéndice.

Figure 4. Canonical scores for the Discriminate Analysis showing three categories proposed for this study: (●): species of disturbed and open sites, (+): species of intermediate disturbance and (○): species in closed and undisturbed sites. See Appendix for species code.

tolerantes a la humedad en el sustrato como *D. winteri*, *N. nitida*, y Podocarpaceas entre otras (Weinberger 1997; Lara et al. 2006). Por otro lado, Plaza (2001) en la comuna Aisen (45°20' S, aprox.) registró una abundante regeneración de ciprés en áreas planas, anegadas y con abundante *Sphagnum* spp. Esta evidencia también la documentan Cruz & Lara (1981). Estudios de polen y dendrocronológicos en la región entre 44° S y 47° S han demostrado que el ciprés se expandió en el paisaje austral producto de cambios en las fluctuaciones del nivel del agua en los bordes de los lagos, inducidos por tectonismo holocénico (Haberle et al. 2000; Szeicz et al. 2003).

Nuestro estudio confirma que el ciprés y *Tepualia stipularis* se excluyen (Fig. 3 y 4), inhibiendo la regeneración de *P. uviferum* y desplazándolo sitios con condiciones de mayor humedad (Cruz & Lara 1981; Szeicz et al. 2003; Bannister 2004; Lara et al. 2006); por ello, *P. uviferum* es considerado una especie facilitadora en el proceso sucesional de esta hidrosere (Donoso 1993; Lara et al. 2006). Por otro lado, estudios mencionan que *P. uviferum* es sensible a los cambios de drenaje a nivel de paisaje (Haberle et al. 2000; Szeicz et al. 2003) y a nivel local (Rovere et al. 2002; Soto et al. 2007). Las condiciones ambientales de las comunidades estudiadas (< 2 ha), no son replicables a condiciones de bosques extensos, en distintas condiciones topográficas, como son las estudiadas por Cruz & Lara (1981); Plaza (2001); Szeicz et al. (2003); Bannister (2004), al sur del paralelo 42° S.

La búsqueda de nuevos sitios de comunidades contribuiría al enriquecimiento de este estudio y a la conservación de esta especie considera "vulnerable" por IUCN (Walter & Gillett 1997; Hilton-Taylor 2000) e incluida en el apéndice 1 de la convención CITES que regula el comercio de especies amenazadas (Rovere et al. 2002; Hechenleitner et al. 2005), aunque por ley su tala esta permitida (Lara et al. 2006). Es de suma urgencia iniciar programas de conservación y restauración a nivel local para propiciar la perpetuidad de estos enclaves únicos de flora, considerados refugios glaciares del Pleistoceno (Villagrán 1991; Premolí et al. 2002).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo del proyecto BIOCORES de la UNEP-WCMC (Gran Bretaña) y a los valiosos comentarios de C. Le Quesne, C. Donoso, A. Lara, J. Barichevich, de la editora M. Semmartin y de dos revisores anónimos.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLNUTT, TR; AC NEWTON; AC PREMOLÍ & A LARA. 2003. Genetic variation in the threatened South American conifer *Pilgerodendron uviferum* (Cupressaceae), detected using RAPD markers. *Biol. Conser.* **100**(1):9-18.
- ARMESTO, JJ; JC ARAVENA; C VILLAGRÁN; C PEREZ & GG PARKER. 1997. Bosques templados de la Cordillera de la Costa. Pp.199-213 en: JJ Armesto; C Villagrán & MK Arroyo (eds.). *Ecología de los Bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile, Chile.
- ARMESTO, JJ & ST PICKETT. 1985. Experiment on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. *Ecology* **66**:230-240.
- ARMESTO, JJ; C VILLAGRÁN & C DONOSO. 1994. Desde la era glacial a la industrial: la historia del bosque templado chileno. *Ambiente & Desarrollo* **10**:66-72.
- ARTURI, MF; JJ FERRANDO; JF GOYA; PF YAPURA & JL FRANGI. 2001. Tendencias espaciales de la regeneración de *Austrocedrus chilensis* en la relación con el dosel arbóreo. *Ecol. Aust.* **11**:31-38.
- BANNISTER, JR. 2004. *Estado de conservación de Ciprés de las Guaitecas en el área norte de la Cordillera de Pirulil, Isla grande de Chiloé*. Tesis de Grado. Universidad Austral de Chile. Valdivia.
- BARBOUR, M; J BURK & W PITTS. 1987. *Terrestrial plant Ecology*. The Benjamin / Cummings Publishing Company, Inc. California, USA.
- CARNES, BA & NA SLADE. 1982. Some comments on niche analysis in canonical space. *Ecology* **63**:888-893.
- CONAF. 2000. Plan de Ordenación de la Reserva Forestal Valdivia. CONAF-GTZ, Valdivia, Chile.
- CRUZ, G & A LARA. 1981. *Tipificación, cambio de estructura y normas de manejo para Ciprés de las Guaitecas (Pilgerodendron uviferum [D. Don] Florín) en la Isla Grande de Chiloé*. Tesis de grado, Universidad de Chile. Santiago.
- CURTIS, JT & RP McINTOSH. 1951. An upland forest continuum in the Prairie-Forest Border Region of Wisconsin. *Ecology* **32**:476-496.

- DI CASTRI, F & ER HAYEK. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago.
- DONOSO, C. 1993. *Bosques Templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica*. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- DONOSO, C & A LARA. 1999. *Silvicultura de los Bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- DONOSO, PJ; DP SOTO & RA BERTIN. 2007. Size-density relationships in *Drimys winteri* secondary forests of the Chiloé Island: effects of physiography and species composition. *For. Ecol. Manage.* **239**:120-127.
- DRURY, WH & ICT NISBET. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum Harvard University* **54**:331-368.
- ECHEVERRÍA, C.; D COOMES; J SALAS; JM REY-BENAYAS; A LARA & AC NEWTON. 2006. Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forests. *Biol. Conser.* **191**:481-494.
- ECHEVERRÍA, C; AC NEWTON; A LARA; JM REY-BENAYAS & DA COOMES. 2007. Impact of forest fragmentation on species composition and structure in temperate landscape of southern Chile. *Global Ecol. Biogeogr.* **16**:426-439.
- FAO-UNESCO. 1971. *Soil map of the world*. South America, IV. Paris.
- FIGUEROA, JA & JF HERNÁNDEZ. 2001. Seed germination responses in a temperate rain forest of Chiloé, Chile: effects of a gap and tree canopy. *Ecol. Aust.* **11**:39-47.
- FRAVER, S; ME GONZALEZ; F SILLA; A LARA & MF GARDNER. 1999. Composition and structure of remnant *Fitzroya cupressoides* forests of southern Chile's central Depression. *J. Torrey Bot. Soc.* **126**:49-57.
- GUTIÉRREZ AG; JJ ARMESTO & JC ARAVENA. 2004. Disturbance and regeneration dynamics of and old-growth North Patagonian rain forests in Chiloé Island, Chile. *J. Ecol.* **92**:598-608.
- GREIG-SMITH, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. University of California Press. Berkeley, California, USA.
- HABERLE, SG; J SZEICZ J & KD BENNETT. 2000. Late Holocene vegetation dynamics and lake geochemistry at Laguna Miranda, Region XI, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **73**:655-669.
- HILTON-TAYLOR, C. 2000. *IUCN Red List of Threatened Species*. IUCN. Gland, Switzerland & Cambridge.
- HECHENLETINER, P; MF GARDNER; PI THOMAS; C ECHEVERRÍA; B ESCOBAR; P BROWNLESS ET AL. 2005. *Plantas amenazadas del centro-sur de Chile: distribución, conservación y propagación*. UACH-RBGE. Valdivia, Chile.
- JAMES, FC & CE McCULLACH. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematic: panacea or Pandora's box. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **21**:129-166.
- JONGMAN, RH; CJ TER BRAAK; OF VAN TONGEREN. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- KNAPP, R. 1984. Considerations on qualitative parameters and qualitative attributes in vegetation analysis and in phytosociological relevés. Pp. 77-119, en: R Knapp (ed). *Sampling methods and taxon analysis in vegetation Science*. Dr. W. Junk Pub. La Haya.
- LARA, A; C DONOSO; B ESCOBAR; AE ROVERE; AC PREMOLI; DP SOTO ET AL. 2006. *Pilgerodendron uviferum* D. Don Florin. En: C Donoso (ed). *Autoecología de las especies arbóreas de Chile y Argentina*. Cunneo ediciones. Valdivia, Chile.
- LARA, A; S FRAVER; JC ARAVENA & A WOŁODARSKY-FRANKE. 1999. Fire and the dynamics of *Fitzroya cupressoides* (alerce) forests of Chile's Cordillera Pelada. *Ecoscience* **6**(1):100-109.
- LUSK, CH. 1996. Gradient analysis and disturbance history of temperate rain forests of the coast range summit plateau. *Rev. Chi. Hist. Nat.* **69**:401-411.
- MATEUCCI, S & A COLMA. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. OEA. Washington D.C., USA.
- MARTICORENA, C & M QUEZADA. 1985. Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana Bot.* **42**:1-157.
- MARTÍNEZ, O. 1981. Flora y fitosociología de un relicto de *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin, en el Fundo San Pablo de Tregua (Valdivia-Chile). *Bosque* **4**(1):3-11.
- MARTÍNEZ, O & AM MUÑOZ. 1988. Aspectos conservativos de las coníferas chilenas. *Bosque* **9**(2):77-82.
- MYERS N; RA MITTERMEIR; CG MITTERMEIR; GA DA FONCECA & J KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**:853-858.
- PICKETT, STA; SL COLLINS & JJ ARMESTO. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Bot. Rev.* **53**:335-371.
- PLAZA, JL. 2001. *Dinámica de renovales de Ciprés de las Guaitecas (Pilgerodendron uviferum [D. Don] Florin) en la zona de Lago Vargas, Provincia de Capitán Prat, XI Región*. Tesis de Grado. Universidad Austral de Chile. Valdivia.
- PREMOLI A; C SOUTO; A ROVERE; T ALLNUTT & AC NEWTON. 2002. Patterns of isozyme variation as indicators of biogeographic history in *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin. *Diversity Distr.* **8**:57-66.
- RAMÍREZ, C; F FERRIERE & H FIGUEROA. 1983. Estudio fitosociológico de los bosques pantanosos templados del sur de Chile. *Rev. Chile. Hist. Nat.* **56**:11-26.

- RAMÍREZ, C & H FIGUEROA. 1985. Delimitación ecosociológica del bosque valdiviano (Chile) mediante análisis estadístico multivariados. *Studia Oecologia* 6:105-124.
- RICKLEFS, RE. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol. Lett.* 7:1-15.
- ROVERE, A; A PREMOLÍ & AC NEWTON. 2002. Estado de conservación del Ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uviferum* [D. Don] Florín) en la Argentina. *Bosque* 23(1):11-19.
- RUNKLE, J; G STEWART & J MCCLENEHEN. 1997. Temporal changes in height and diameter growth for two Nothofagus species in New Zealand. *J. Veg. Sci.* 8:437-446.
- SALDAÑA, A & CH LUSK. 2003. Influencia de las especies del dosel en la disponibilidad de recursos y la regeneración avanzada en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 76:639-650.
- SOTO, DP & PJ DONOSO. 2006. Patrones de regeneración en rodales de *Drimys winteri* en el centro-norte de la Isla de Chiloé: cambios de acuerdo al tamaño y densidad relativa. *Bosque* 27(3):241-249.
- SOTO, DP; C LE QUESNE; A LARA & MF GARDNER. 2007. Precarious conservation status of *Pilgerodendron uviferum* (Cupressaceae) forests, at their northern limit in the Chilean Coast Range. *Bosque* 28(3):263-270.
- SZEICZ, J; SG HABERLE & KD BENNETT. 2003. Dynamics of North Patagonian rainforest from fine-resolution pollen, charcoal and tree-ring analysis, Chonos Archipelago, Southern Chile. *Austral Ecol.* 28:413-422.
- TAKENE, Y; H YANAI & S MAYEKAWA. 1991. Relationship among several methods of linearly constrained correspondence analysis. *Psychometrika* 56:667-684.
- TER BRAAK, CJ. 1985. Correspondence analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. *Biometrics* 41:859-873.
- TER BRAAK, CJ. 1996. *Unimodal models to relate species to environment*. DLO-Agricultural Mathematics Group. Wageningen, the Netherlands.
- TER BRAAK, CJ & J VERDONSHOT. 1994. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sci.* 57:255-289.
- VEBLEN, TT; BR BURNS; T KITZBERGER; A LARA & R VILLALBA. 1995. The ecology of the conifers of southern South America. Pp. 120-155 en: NJ Enright & RS Hill (eds.). *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne University Press. Carlton, Victoria.
- VEBLEN, TT; T KITZBERGER; BR BURNS & AJ REBERTUS. 1997. Perturbaciones y dinámica de regeneración en bosques andinos del sur de Chile y Argentina. Pp. 169-198 in: JJ Armesto; C Villagrán & MK Arroyo (eds.). *Ecología de los Bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- VEBLEN, TT; T KITZBERGER & R VILLALBA. 2004. Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de bosques del sur de Argentina y Chile. Pp. 1-48, en: MF Arturi; JL Frangi & JF Goya (eds.). *Ecología y manejo de bosques nativos de Argentina*. Editorial Universidad Nacional de la Plata. La Plata, Argentina.
- VILLAGRÁN, C. 1991. Historia de los bosques del sur de Chile durante el Tardiglacial y Potglacial. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 64:447-460.
- WALTER, KS & HJ GILLET. 1998. *1997 IUCN Red List of Threatened Plants*. IUCN. Gland, Switzerland & Cambridge.
- WEINBERGER, P. 1997. Definición de grupos ecológicos en formaciones boscosas siempreverdes de la zona austral de Chile. *Bosque* 18(2):29-41.

Apéndice. Especies vasculares, código de especie y valores de importancia de especies presentes en los rodales estudiados. Nomenclatura según Maticorena & Quezada (1985).

Appendix. Vascular species, species code and importance values of species present in the studied sites. Nomenclature follows Maticorena & Quezada (1985).

Especies	Código de especie	Rodal			
		Chancoyán	Colono	Llancahue	Tornagaleones
Arbóreas					
<i>Pilgerodendron uviferum</i> (D. Don) Florin	Pilge	44.32	98.18	49	98.07
<i>Tepualia stipulari</i> (Hook. et Arn.) Griseb.s	Tep	25.38	1.82	32.56	1.22
<i>Drimys winteri</i> J.R. et G	Drimys	5.84			0.48
<i>Weinmannia trichosperma</i> Cav.	Weinma	16.76			
<i>Nothofagus nitida</i> (Phil.) Reiche	nitida			18.44	
<i>Gevuina avellana</i> Mol.	Gevui	7.7			0.23
Plántulas y brinzales					
<i>Pilgerodendron uviferum</i> (D. Don) Florin	Pilger	10.28	21.81	8.72	30.89
<i>Tepualia stipularis</i> (Hook. et Arn.) Griseb	Tepu	15.34	10.87	30.09	16.49
<i>Drimys winteri</i> J.R. et G. Forster	Drymi	9.25	3		1.41
<i>Weinmannia trichosperma</i> Cav.	Weinmar	1.49			
<i>Eucryphia cordifolia</i> Cav.	Eucryp	0.3			
<i>Gevuina avellana</i> Mol.	Gevuina			2.39	2.76
<i>Nothofagus nitida</i> (Phil.) Reiche	nitidar			3.13	
<i>Lomatia ferruginea</i> (Cav.) R.Br.	Lomati	5.11		11.87	
<i>Amomyrtus luma</i> Legr. et Kaus	Aluma		0.7		
<i>Amomyrtus meli</i> Legr. et Kaus	Ameli	6.77	0.7		3.43
<i>Embothrium coccineum</i> J.R. et G. Forster	Emboth	0.76		3.9	4.95
<i>Pinus radiata</i> D.Don	Pinus				0.81
<i>Podocarpus nubigena</i> Lindl.	Pnuvige			0.99	
<i>Podocarpus saligna</i> D. Don	Psalig	0.42			
Sotobosque					
<i>Baccharis sp</i>	Baccha		1.85		
<i>Desfontainia spinosa</i> R. et P.	Dspino			0.75	
<i>Pernettya sp</i>	Pernt				0.67
<i>Pernettya angustifolia</i> (Lindl.) Reiche	Perntt	0.85	0.74	3.76	0.67
<i>Pernettya isana</i> (Mol.) Gunckel	Pinsana			0.19	
<i>Chusquea uliginosa</i> Phil Kunth.	Culigi	19.02			
<i>Chusquea quila</i>	Cquila		1.48		
<i>Myrceugenia parvi ora</i> (DC.) Kaus	Mparvi	0.21			
<i>Ugni molinae</i> Turcz	Ugni	1.69	0.3		

Apéndice. Continuación.**Appendix.** Continued.

Especies	Código de especie	Rodal			
		Chancoyán	Colono	Llancahue	Tornagaleones
Sotobosque					
<i>Ovidia pillopollo</i> (Gay) Meisn.	Ovidia				2.02
<i>Blechnum magellanicum</i> (Desv.) Mett.	Bechm	1.27	16.69	0.19	13.47
<i>Blechnum chilense</i> (Kaulf.) Mett.	Blehc	6.34		1.69	6.73
<i>Lophosoria quadripinnata</i> (J.F.Gmel.) C.	Lophos		0.15		
Lianas y epifitas					
<i>Luzuriaga radicans</i> R. et Pav.	Luzuri	1.69	0.15	0.75	
<i>Campsidium valdivianum</i> (Phil.) Skottsbo.	Campsi	0.13	0.07	1.13	0.54
<i>Boquila trifollata</i> DC.	Boqui	0.42	0.3	0.38	
<i>Gricelinia racemosa</i> (Phil.) Taub.	Gricel			0.15	
<i>Hymenophyllum</i> spp.	Hymeno	0.32		0.18	
Herbáceas					
<i>Nertera granadensis</i> (Mutis ex L.F.)		0.27			
<i>Gleichenia quadripartita</i> (Poir) Moore	Greigi	1.27		0.75	
<i>Sphagnum</i> sp	Sphagn	12.68	5.19	1.5	5.39
<i>Gunnera tinctoria</i> (Mol.) Mirb.	Gunera	0.19			1.35
<i>Greigia sphacelata</i> (R. et P.) Regel	Greigi	0.21		3.01	1.35
<i>Juncus procerus</i> C. Mey	Junpro	0.13	9.27	3.76	
<i>Juncus microcephallus</i> H.B.K.	Junmic		1.48		1.35
<i>Cyperus eragrostis</i> Lam.	Cyperu	3.17	24.11	18.81	2.36
<i>Carex acutata</i> L. Boott	Carex			0.04	
<i>Agrotis leptotrichia</i> Desv.	Agrotis	0.42	1.11	0.19	3.37

