



Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales

Análisis de la estructura vertical de los bosques antiguos del Tipo Forestal Siempreverde del sur de Chile (39° - 42° S)

Patrocinante: Sr. Pablo J. Donoso

Copatrocinate: Sr. Álvaro G. Gutiérrez

Trabajo de Titulación presentado
como parte de los requisitos para optar al Título de
Ingeniero en Conservación de Recursos Naturales

ALEJANDRO ALFONSO OYARZÚN QUEZADA

VALDIVIA
2016

Calificación del comité de titulación

		Nota
Patrocinante	: Sr. Pablo J. Donoso H.	67
Copatrocinante	: Sr. Álvaro G. Gutiérrez I.	57
Informante	: Sra. Alicia Ortega Z.	58

El Patrocinante acredita que el presente Trabajo de Titulación cumple con los requisitos de contenido y de forma contemplados en el Reglamento de Titulación de la Escuela. Del mismo modo, acredita que en el presente documento han sido consideradas las sugerencias y modificaciones propuestas por los demás integrantes del Comité de Titulación.



Sr. Pablo J Donoso Hiriart

AGRADECIMIENTOS

De manera simple quiero agradecer a todas las personas que fueron importantes para mí durante este proceso. Amigos, tutores, familia y en especial a mi novia Susana, les agradezco su apoyo, consejos y paciencia, gracias por estar ahí en los buenos tiempos y también en los malos. No hace falta mencionar nombres, ya que cada uno de ellos sabe lo que ha influenciado en mí, tanto en lo personal como en lo profesional, inspirándome y encantándome con el estudio de los bosques, así como también con la vida en general. Finalmente agradecer a mi hijo Tomás por brindarme alegría y amor incondicional durante todo este tiempo.

Índice de materias		Página
i	Calificación del Comité de Titulación	i
ii	Agradecimientos	ii
iii	Resumen	iii
1	INTRODUCCIÓN	1
2	MARCO TEÓRICO	3
2.1	Bosques antiguos	3
2.2	Estructura de los bosques antiguos	4
2.3	Estructura vertical de los bosques antiguos	4
2.4	Posición relativa de las copas del dosel	5
2.5	Estructura de los bosques antiguos del Tipo Forestal Siempreverde	6
2.6	Distribuciones de alturas en bosques antiguos del Tipo Forestal Siempreverde	7
3	MÉTODO	9
3.1	Área de estudio	9
3.2	Análisis de datos	12
3.3	Caracterización de la estructura de los bosques	12
3.4	Caracterización de la estructura vertical	13
3.4.1	Estimación de alturas	13
3.4.2	Análisis de distribución de frecuencia de altura y heterogeneidad del dosel	14
3.4.3	Distribución de altura por especie	16
3.4.4	Construcción y comparación de perfiles verticales	16
3.4.5	Distribución funcional de alturas	17
3.4.6	Atributos de la estructura vertical	18
4	RESULTADOS	19
4.1	Estructura de los bosques estudiados	19
4.2	Caracterización de la estructura vertical	21
4.2.1	Distribución de frecuencia de altura	21
4.2.2	Heterogeneidad estructural del dosel	23
4.2.3	Configuración de Distribución de altura	23
4.2.4	Perfiles verticales y análisis estadístico de grupo de especies	29
4.2.5	Distribución funcional de altura de las especies	32
4.2.6	Atributos de la estructura vertical	34
5	DISCUSIÓN	37
5.1	Distribución de alturas	37
5.1.1	Categorías de distribución de especies	37
5.1.2	Distribución de alturas Senda Darwin	38
5.2	Atributos verticales	39
5.2.1	Heterogeneidad vertical	39
5.2.2	Distribución funcional	40
5.2.3	Importancia relativa	41
5.2.4	Alturas de las especies	41
5.3	Influencia del suelo	42
5.4	Desafíos de investigación	43
6	CONCLUSIONES	44
7	REFERENCIAS	46

ANEXOS	1	Tabla de sombra tolerancia de las especies
	2	Tabla de clase de altura Llancahue y Puyehue
	3	Tabla de clase de altura Correntoso y Senda Darwin
	4	Tabla de percentiles de las distribuciones de altura de los rodales
	5	Tabla de prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov
	6	Propiedades físicas de las series de suelos
	7	Precipitaciones anuales de los bosques estudiados

RESUMEN

Los bosques antiguos son sistemas fundamentales en la conservación de la biodiversidad y funciones biológicas de los ecosistemas, y que a raíz de actividades antropogénicas, están siendo seriamente impactados y degradados, por lo que conocer su estructura es fundamental para su protección. En el presente estudio se analizó la estructura vertical de cuatro bosques antiguos del Tipo Forestal Siempreverde, en los sectores de Llancahue, Puyehue, Correntoso y Senda Darwin, donde se caracterizaron y compararon las distribuciones de frecuencia de altura de los rodales estudiados por medio de la función de densidad de Kernel, además se calculó el nivel de heterogeneidad del dosel y se confeccionaron gráficos de alturas de acuerdo a la sombra tolerancia de las especies. La hipótesis sugerida en este trabajo se basa en el concepto de bosques antiguos compuestos por múltiples cohortes de árboles, los que teóricamente deberían formar distribuciones de alturas normales. Los resultados obtenidos arrojaron distribuciones de alturas bimodales, lo que indicaría que los bosques antiguos Siempreverde presentarían cierto grado de estratificación a dos alturas del perfil vertical, en donde la luz sería un factor determinante de la estratificación y el ordenamiento vertical de las especies. Por otro lado, la estructura vertical del rodal Senda Darwin se constituyó de manera diferente a los otros sitios estudiados, lo que sugeriría que se trata de un tipo de bosque distinto, en donde la condición de suelo delgado con drenaje restringido sería un factor influyente en la configuración de sus características estructurales.

Palabras claves: biodiversidad, ecosistemas, estructura, perfil vertical de bosques.

1. INTRODUCCIÓN

La utilización de los diferentes recursos entregados por los bosques es un proceso característico de la historia de la humanidad (William 2002). En este contexto, la deforestación ejercida por las actividades humanas en busca de satisfacer las necesidades del aumento demográfico y de las demandas de los mercados, ha ocasionado una degradación y disminución de los bosques del planeta (FAO 2012). Actualmente los bosques constituyen alrededor del 31% de la superficie terrestre global (FAO 2010), de la cual solo el 36% corresponde a bosques antiguos o primarios, y cuya tasa de reducción es del 0,4% anual (FAO 2010) poniendo en serio riesgo su conservación y estabilidad en el tiempo.

Dentro de este tópico, los bosques antiguos o primarios son ecosistemas de una importancia crucial, ya que estos proveen diversas funciones y servicios ecológicos, que son directa o indirectamente utilizados por las personas, como por ejemplo la obtención de madera y la mantención de diversidad biológica (Bauhus 2009), Además son hábitat de diversas comunidades de plantas y animales (Díaz *et al.* 2005, Díaz *et al.* 2010).

En Chile, la influencia antrópica ejercida sobre los bosques ha sido un tema recurrente desde la época de los pueblos originarios, quienes realizaban quemas para abrir zonas para el cultivo (Armesto *et al.* 1994). Práctica que se continuó en la época de colonización, adicionalmente de cortas selectivas de grandes extensiones de bosques (como en el caso de los alerzales). En la actualidad, se llevan a cabo prácticas como la corta de leña, deforestación y plantaciones intensivas de especies exóticas (Armesto *et al.* 1994). Lo anterior, es un proceso que ha influido en la fragmentación, degradación y reducción de la superficie de los bosques nativos Chilenos, afectando finalmente su estructura y los servicios que entregan (Altamirano y Lara 2010). Además, Factores como incendios forestales son amenazas constantes para los remanentes de bosques del centro sur de Chile (Gonzales *et al.* 2011), sumándose a lo anterior, el actual fenómeno de cambio climático, factor relevante que podría provocar cambios futuros significativos en la estructura de los ecosistemas boscosos de Chile (Gutiérrez 2014).

A pesar de la degradación de los bosques Chilenos, aún quedan remanentes de bosques antiguos en condiciones poco alteradas, permitiendo su estudio en el ámbito de la investigación forestal y la

ecología de los bosques. En este sentido diversos trabajos han descrito la estructura de los tamaños de los árboles (diámetro) y la dinámica de los sistemas boscosos de Chile (e.g. Donoso 1993, Veblen *et al.* 1996). Sin embargo, existen escasos estudios enfocados en la estructura vertical de estos bosques (p.e. Parada *et al.* 2003, Gutiérrez *et al.* 2004, Lusk & Ortega 2004).

El estudio de la estructura vertical de los bosques se ha convertido en un tema importante para investigadores fuera de Chile (p.e. Terborgh 1985, Pierce & Running 1988, Parker & Brown 2000, Van Pelt & Franklin 2000), ya que ha significado oportunidades para la comprensión del comportamiento de los ecosistemas y las respuestas ecológicas de las especies vegetales que componen los bosques.

Una de las discusiones sobre la estructura vertical está relacionada con que si los bosques antiguos están estratificados o no (Terborgh 1985, Parker & Brown 2000). En un principio, los bosques secundarios presentan distribuciones de altura bimodales (Lusk & Ortega 2003), lo que refleja una clara estratificación. Sin embargo, los bosques antiguos deberían cambiar esta distribución de alturas, debido a los múltiples cohortes de árboles que se desarrollan por años y que conforman su estructura (Franklin & Van Pelt 2004). A raíz de lo expuesto, se plantea la hipótesis de que los bosques del Tipo Forestal Siempreverde de sucesión avanzada de Chile deberían presentar distribuciones de altura normales que no se encuentran estratificadas. Para cumplir con esta hipótesis, además de describir las características de los bosques antiguos estudiados se plantean los siguientes objetivos:

Objetivo general

- Analizar la estructura vertical de cuatro bosques antiguos del Tipo Forestal Siempreverde ubicados en los sectores de Llancahue, Puyehue, Correntoso y Senda Darwin, entre los 40° y 43°S.

Objetivos específicos

- Caracterizar cada bosque estudiado en términos de: A) Composición y estructura cuantitativa de rodal; B) Distribución de frecuencia de alturas de las especies arbóreas y heterogeneidad del dosel; y C) Distribución alturas de acuerdo a la sombra tolerancia de las especies arbóreas.
- Determinar cuáles son los principales atributos de la estructura vertical y describir su variación entre los bosques estudiados.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Bosques antiguos

Según la definición de la FAO (2010), los bosques antiguos o primarios corresponden a bosques de especies nativas, donde no se perciben intervenciones significativas del ser humano, de manera tal que no se vea alterada la dinámica ni la estructura natural del bosque. Wirth *et al.* (2009) señalan que existen tres tipos de criterios para definir un bosque antiguo, uno enfocado en características estructurales y de composición, otro enfocado en el estado sucesional de la vegetación y uno dirigido en definiciones biogeoquímicas. Además, Wirth *et al.* (2009) enfatizan que las características que los bosques antiguos no son universales y varían de acuerdo a los tipos de bosques y sus respectivas ubicaciones geográficas. En esta línea, Veblen (1985) y Donoso (1993) han señalado que los bosques antiguos de Chile deberían presentar una dominancia de especies que crecen en sombra, postulando además, que en un posible estado clímax debería haber un completo reemplazo de especies intolerantes a la sombra por especies tolerantes a la sombra. Sin embargo, la probabilidad de alcanzar estados sucesionales avanzados es baja, debido a la constante ocurrencia de disturbios de menor y mayor escala, lo que dificultaría que los bosques antiguos sean totalmente dominados por especies tolerantes a la sombra (Gutiérrez y Huth 2012).

En los últimos años, distintos estudios en Chile han apuntado a definir características de los bosques antiguos, como composición y regeneración (Donoso & Nyland 2005), hábitat de comunidades de aves (Díaz *et al.* 2005), coberturas de epífitas (Díaz *et al.* 2010), sucesión y estructura de los rodales (Gutiérrez *et al.* 2009, Gutiérrez y Huth 2012), entre otros. Sumado a ello, diferentes autores han definido parámetros y características vinculados a la estructura vertical de bosques antiguos, como porcentaje de especies tolerantes a la sombra presentes en el dosel dominante (Gutiérrez *et al.* 2009), heterogeneidad de las alturas del dosel (Gutiérrez *et al.* 2009), distribución de alturas máximas de las especies (Parada *et al.* 2003) e influencia de individuos emergentes sobre el desarrollo del bosque (Donoso & Lusk 2007). Estos criterios representan información útil para el estudio de este tipo de estructura.

2.2 Estructura de los bosques antiguos

Donoso (1993) define que la estructura de los bosques templados de Chile, corresponde a una organización espacial de los individuos vegetales que forman un rodal. La estructura de un rodal puede ser representada por la caracterización de la estructura vertical (p.ej. Altura de árboles que componen de un bosque), estructura horizontal (p.ej. Distribución espacial de los árboles) y/o estructura cuantitativa (p.ej. Densidad, área basal de los árboles, Donoso 1993). En lo que respecta a este estudio, se abordará específicamente la estructura vertical del bosque.

2.3 Estructura vertical de los bosques antiguos

En primer lugar se entenderá por dosel, al espacio ocupado por el follaje de todos los árboles que abarcan el eje vertical del bosque, espacio comprendido desde el suelo hasta la punta de las copas de los árboles más altos (Franklin & Van Pelt 2004).

La estructura vertical del bosque corresponde a las alturas de los árboles que lo componen, los cuales a raíz de sus diferentes demandas lumínicas, se ordenan en diferentes posiciones a lo largo del perfil vertical del bosque, ya que la intensidad lumínica va disminuyendo a medida que penetra hacia los niveles inferiores del dosel, pues la luz es absorbida por la vegetación presente (Pierce & Running 1988, Donoso 1993, Parker & Brown 2000). De esta manera, especies con mayor demanda lumínica se posicionan en la parte superior del dosel, mientras que las especies más tolerantes a la sombra tienden a posicionarse a alturas más bajas dentro del bosque (Donoso 1993, Parker & Brown 2000).

Diversos autores mencionan la presencia de un dosel multiestratificado y complejos en su distribución de alturas, debido a la variabilidad que presentan en bosques antiguos (Parker y Brown 2000, Van Pelt & Franklin 2000). Terborgh (1985) señala que los bosques poseen múltiples estratos verticales, los cuales varían en número según la latitud en que se encuentra el rodal, ya que esta determina el ángulo de penetración de los rayos solares hacia el interior del sotobosque, además de influir en los niveles de radiación que llegan al dosel (Parker 1997). En este sentido, Terborgh (1985) postula que la estratificación vertical del dosel, se debería principalmente a la geometría de penetración de los rayos solares que ingresan a los niveles inferiores del bosque a través de los claros presentes en el dosel, formando un campo de luz horizontal donde las especies agregan sus copas.

Por otra parte, Parker (1997) señala que en bosques templados de Estados Unidos, se identifican tres zonas de diferente intensidad lumínica dentro del perfil vertical, la cual va disminuyendo hacia la parte baja del dosel. La primera es una zona de gran luminosidad en la parte alta del dosel, ubicada en estos bosques sobre los 40 m de altura. La segunda denominada zona oscura que se encuentra bajo los 12 m de altura, la que recibe luz solo de forma difusa. Y la tercera es una zona intermedia que se encuentra entre la parte alta y la parte baja del dosel, cuya característica es presentar una alta variación horizontal en los niveles de transmitancia, a raíz de diferentes combinaciones de luz directa y luz difusa, influenciadas por factores tales como el estado sucesional del bosques, la ocurrencia de claros y las asociaciones de especies (Parker 1997), Lo que finalmente influyen en la heterogeneidad de la distribución de las copas del dosel (Van Pelt & Franklin 2000).

Cabe destacar que en la configuración de las potenciales estructuras, participan diversos factores que influyen en la dinámica de los bosques, entre los que destacan: el clima, que determina los regímenes de temperatura y precipitaciones (Donoso 1993); la luz solar, que influye en el crecimiento de las especies (Terborgh 1985, Pierce & Running 1988); la topografía, que influye en el establecimiento de las especies y drenaje del suelo (Thiers & Gerding 2007, Donoso *et al.* 2007); los nutrientes y profundidad del suelo, que potencian o restringen el crecimiento de plantas (Schlatter 1987); y los regímenes de disturbios, que influyen en la estructura de los bosques antiguos (Veblen *et al.* 1996, Veblen *et al.* 2004).

2.4 Posición relativa de las copas del dosel

La posición relativa de las copas de los árboles, se refiere al lugar que estas ocupan dentro del perfil vertical, las que varían en altura dependiendo de la edad de los individuos y la autoecología de las especies (Donoso *et al.* 2014). Dicha posición ha sido clasificada de diversas formas en los bosques templados de Chile, siendo la más utilizada la planteada por Donoso (1981), quien basado en la clasificación de Gustav Kraft (1984), define 5 posiciones sociológicas que los árboles pueden ocupar dentro de bosques multietáneos, estas son: emergente, que recibe luz tanto por los costados como por la

parte superior de su follaje; dominante, que recibe luz por la parte superior del follaje y en menor medida por los costados; codominante, que recibe luz solamente por la parte superior del follaje; intermedio, que recibe luz a través de los claros que se forman en el dosel; y sumergido, que recibe luz solo de forma difusa. La posición sociológica queda definida por la altura que ocupa un árbol respecto a los otros árboles dentro del rodal, lo que puede generar que un árbol que ocupa generalmente una posición intermedia en un sector del bosque, en otro pueda ser dominante (Donoso *et al.* 2014).

2.5 Estructura de los bosques antiguos del Tipo Forestal Siempreverde

El bosque siempreverde corresponde al tipo forestal que presenta la mayor extensión geográfica en Chile. Su estructura es variada por lo que es posible observar distintos subtipos (Donoso 1981 b, Donoso 1993). En lo que se refiere a composición, se caracteriza por ser un bosque multiespecífico, constituido por especies perennifolias que crecen organizadas de muy diversas formas (Donoso 1993). A nivel de riqueza arbórea, los bosques antiguos presentan la característica de poseer un mayor riqueza de especies arbóreas en estados sucesionales avanzados que en estados previos o tempranos (Aravena *et al.* 2002). Además, la riqueza arbórea de los bosques templados de Chile se encuentra influenciada por factores climáticos y edáficos, provocando que se encuentre mayor diversidad de especies en latitudes cercanas a 39° S donde el clima es más cálido en comparación con latitudes mayores donde el clima es más frío (Gutiérrez *et al.* 2009).

Estructuralmente, el Tipo Forestal Siempreverde presenta diversas asociaciones vegetales, cada una de ellas dominada por ciertas especies, otorgándoles la denominación de subtipos forestales (Olivillo Costero, siempreverde con intolerantes emergentes, Ñadi, siempreverde de tolerantes y renovales de canelo). Si bien este tipo forestal presenta variaciones estructurales influenciadas por la latitud, longitud y altitud, algunas especies son comunes en la mayoría de los bosques antiguos del tipo (p.eg. *Laureliopsis philippiana*, *Amomyrtus luma*). En lo que se refiere a estructura vertical de bosques antiguos, es común encontrar 5 posiciones sociológicas, donde destaca un estrato emergente, constituido por remanentes de viejos individuos de *Eucryphia cordifolia*, *Weinmannia trichosperma* y otras especies siempreverdes del género *Nothofagus* (Donoso 1981). En tanto, su estructura diamétrica se caracteriza por presentar distribuciones de tipo J-inversa, pues se compone de una gran cantidad de árboles de diámetros pequeños y pocos individuos emergentes de grandes clases diamétricas, los que

pueden llegar a aportar hasta el 50% del área basal del rodal (Donoso *et al.* 1985, Donoso y Lusk 2007, Gutiérrez *et al.* 2009).

El clima, bajo el cual se desarrolla este tipo forestal, se caracteriza por ser templado lluvioso, donde las precipitaciones, que caen generalmente en forma de lluvia, varían entre los 2000 mm y 5000 mm anuales. Las precipitaciones se extienden durante todo el año no existiendo periodos secos, pero con una reducción de las lluvias en la primavera y verano (Donoso 1981).

2.6 Distribuciones de alturas en bosques antiguos del Tipo Forestal Siempreverde

Dentro de esta descripción estructural existen aproximaciones de distribuciones de alturas, tales como las hechas por Gutiérrez *et al.* (2004), quienes señalan existencia de distribuciones de alturas unimodales sin señales de estratificación, en bosques antiguos ubicados en el archipiélago de Chiloé. De la misma manera, Parada *et al.* (2002) concluyen que no existe evidencia de estratificación en bosques antiguos de la zona andina de Puyehue, sino más bien, una distribución continua de alturas. Por otra parte, en bosques secundarios dominados por *Nothofagus*, se puede observar una marcada estratificación, configurada principalmente por especies intolerantes a la sombra que componen el dosel dominante y otra formada por especies tolerantes a la sombra que componen el sotobosque (Lusk & Ortega 2003). Lo anterior es congruente a lo señalado por Franklin y Van Pelt (2004), quienes postulan que las distribuciones de alturas de los árboles cambian progresivamente desde un solo dosel estratificado de especies intolerantes a la sombra -en bosques renovales- a una distribución continua de alturas en bosques de sucesión avanzada, ya que múltiples cohortes de especies tolerantes a la sombra se van desarrollando y van accediendo al dosel intermedio y superior (Figura 1).

Bajo los conceptos teóricos señalados se formuló la hipótesis de que es esperable que las alturas de los bosques antiguos adopten distribuciones normales, ya que las especies tolerantes a la sombra no poseen restricciones para establecerse y crecer en estos tipos de bosques (Donoso 1993) y que en general muchos procesos biológicos se describen a través de la distribución gaussiana (Canavos 1995).

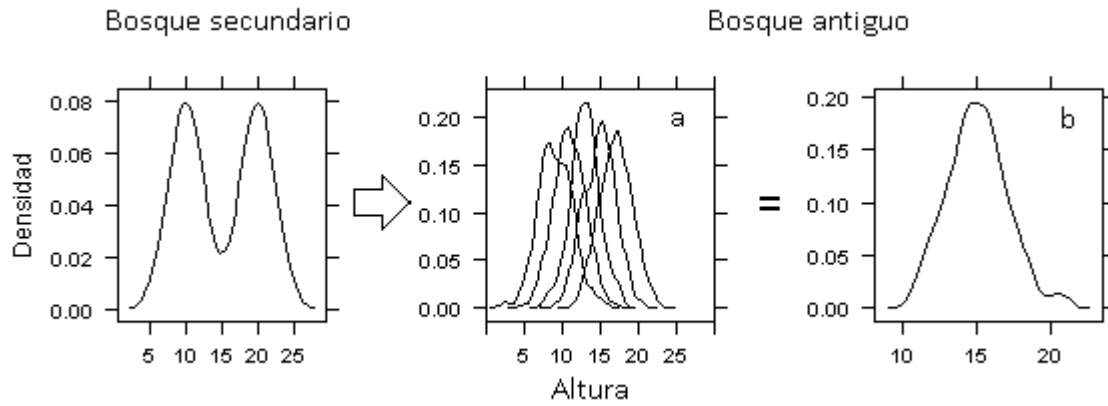


Figura 1. Esquema de distribuciones de alturas teóricas. Bosques secundarios presentan dos modas conformada por un cohorte de especies intolerantes a la sombra y otro corte de especies tolerantes a la sombra desarrollándose a menor altura, mientras que bosques antiguos se espera una distribución normal (b) debido a los múltiples cohortes de especies intolerantes que se han desarrollado durante un prolongado periodo de tiempo (a).

3. MÉTODO

3.1 Área de estudio

En este estudio se analizaron cuatro bosques del Tipo Forestal Siempreverde ubicados en la zona Sur de Chile (39° y 42° latitud Sur, Figura 2), los cuales representan etapas sucesionales avanzadas en distintas condiciones de sitio. El diseño de muestreo en cada uno de los sitios de estudio consistió en la confección de parcelas rectangulares donde se registró la altura total y el diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los individuos mayores a cm de DAP (Tabla 1).

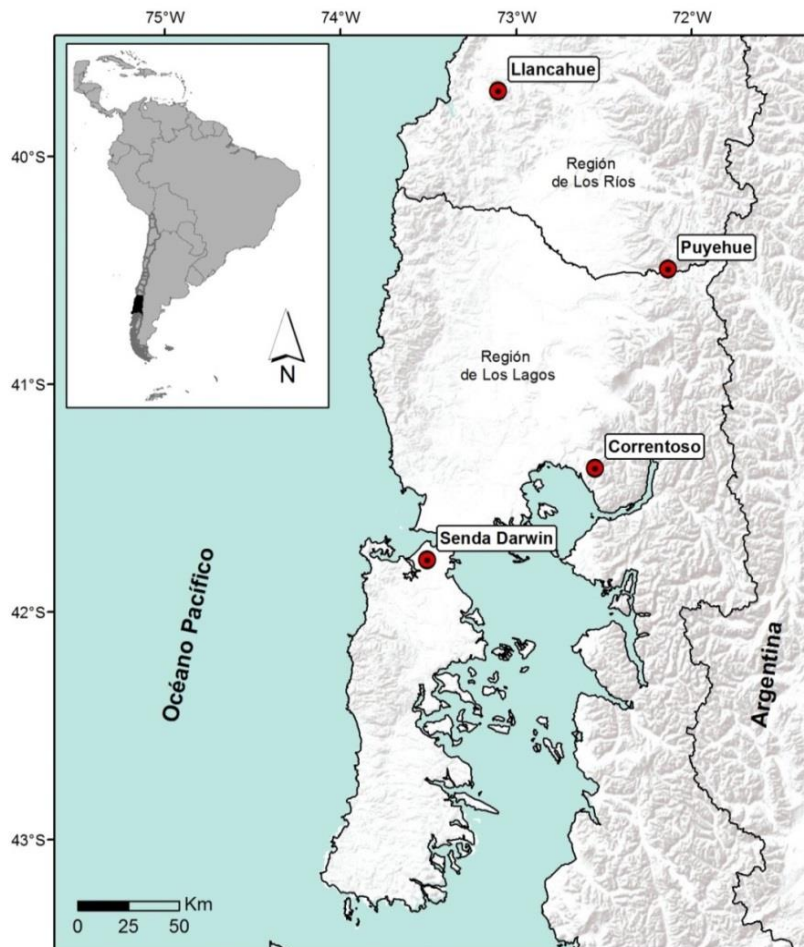


Figura 2. Ubicación geográfica de las zonas de estudio.

Tabla 1. Características de los bosques estudiados.

Característica rodal	Llancahue	Puyehue	Correntoso	Senda Darwin
Altitud (m)	360	448	384-470	25
Exposición	NE	SW	NW	Plano
Pendiente (%)	10-30	16	13	0
Latitud	39,8	40,6	41,5	41,8
Longitud	73,1	72,1	72,6	73,6
N° parcelas (m ²)	9	8	8	2
Superficie parcela (m ²)	225	625	500	1000
Superficie medida (m ²)	2025	5000	4000	2000
N° árboles medidos	258	289	390	489
Altura dosel dominante (m)	23	33	22	17
Origen datos	Donoso 2013 sin publicar	Lusk 2002 sin publicar	Donoso 2012 sin publicar	Gutierrez <i>et al.</i> 2004

Llancahue

Se encuentra ubicado a seis kilómetros al sur de la ciudad de Valdivia, Región de los Ríos. Representa un bosque antiguo del Tipo Forestal Siempreverde, donde se encuentran zonas con presencia de *Nothofagus dombeyi* y en menor medida *Nothofagus obliqua*, así como zonas dominadas por especies tolerantes a la sombra. El bosque puede ser clasificado como siempreverde con intolerantes emergentes, que se encuentra en una fase de transición a un subtipo siempreverde de tolerantes (Donoso 1981, Donoso *et al.* 2003). El suelo es del tipo rojo arcilloso (Ultisol) y pertenece a la serie Los Ulmos (Donoso *et al.*, 2003), los cuales son suelos profundos (>100 cm) y de buen drenaje. Estos evolucionaron *in situ* a partir de cenizas volcánicas antiguas depositadas sobre roca metamórfica (CIREN 2003). Según la clasificación Köppen, el clima es templado lluvioso cálido sin estación seca la precipitación media anual es de 2.357 mm y presenta una temperatura anual promedio de 12°C (Donoso *et al.* 2014).

Puyehue

Se ubica en el Parque Nacional Puyehue en el sector de Anticura, al Este de la ciudad de Osorno, en la Región de Los Lagos. Representa un bosque del Tipo Forestal Siempreverde, subtipo siempreverde con intolerantes emergentes (Donoso 1981), donde destaca la presencia de individuos de *Nothofagus dombeyi*. Los suelos pertenecen a la serie Puyehue (Andisol), los que se originaron a partir de cenizas volcánicas modernas (Beinroth 1985), siendo suelos profundos y de buen drenaje. El clima, según la calificación de Köppen, es templado lluvioso frío sin estación seca (Di Castri & Hajek, 1976). Las precipitaciones alcanzan un promedio anual de 3584,8 mm y una temperatura media anual de 8,9° C (CONAF, 2008).

Correntoso

Se ubica a 40 km al sureste de Puerto Montt en la Provincia de Llanquihue, Región de Los Lagos. La vegetación corresponde a un bosque antiguo del subtipo forestal siempreverde con intolerantes emergentes (Donoso 1981), donde dominan especies como *Nothofagus nitida*. Los suelos pertenecen a la serie Ralún, que corresponden a trumaos formados *in situ* a partir de cenizas volcánicas recientes (Andisoles, CONAF 1997), son moderadamente profundos a profundos (50 cm a 120 cm), de drenaje interno rápido a moderado, donde el principal factor limitante es la profundidad arraigable (CONAF 1997). El clima es de tipo templado y húmedo con influencia oceánica, con precipitaciones generalmente en forma de lluvia y donde no se presenta un periodo seco estival (Di Castri & Hajek 1976), el promedio de estas es superior a 3.000 mm anuales con una máxima de 4244,2 mm (CONAF 1997). La temperatura en tanto, alcanza una media anual de 9,7 °C, con una mínima absoluta de -4,5 ° C, mientras la máxima alcanza a 30,1°C (CONAF 1997).

Senda Darwin

Se encuentra a 20 km al noreste de la ciudad de Ancud en la Isla Grande de Chiloé, Región de los Lagos. La vegetación corresponde a un bosque antiguo del Tipo Forestal Siempreverde con una variación de Subtipos Intolerantes emergentes y ñadis (Donoso 1981), en este bosque destaca la presencia de especies como *Tepualia stipularis* y *Nothofagus nitida* entre otras. Los suelos pertenecen a

la serie Calonje, los cuales se originaron a partir de cenizas volcánicas recientes (Andisoles) sobre planicies fluvio-glaciares de topografía plana (CIREN 2003), presentan una profundidad menor a 30 cm, lo que les confiere un drenaje restringido (Gutiérrez *et al.* 2004, Salazar *et al.* 2005). La topografía es plana, con un aumento de la pendiente en zonas riparianas. El clima se caracteriza por ser templado y húmedo con fuerte influencia oceánica, con concentraciones de lluvias en invierno, pero sin la presencia de periodo seco estival (Di Castri & Hajek 1976). La temperatura promedio anual se encuentra cercana a los 9° C y las precipitaciones anuales en promedio alcanzan los 2000 mm anuales (Gutiérrez *et al.* 2009).

3.2 Análisis de datos

Para el análisis de datos, en primer lugar se utilizó la superficie total medida de cada uno de los sitios estudiados (Tabla 1), de manera de poder realizar una descripción de características estructurales de cada uno de los rodales. En segundo lugar, se analizaron individualmente cada una de las parcelas medidas en los diferentes bosques (Tabla 1), identificando las especies con un número de individuos adecuado para representar distribuciones de altura y observar la variabilidad que podría existir entre las parcelas de cada rodal respecto al área total.

3.3 Caracterización de la estructura de los bosques

Para definir cuáles son las especies de mayor densidad (número de árboles) y dominancia (expresada en área basal), se caracterizó la estructura de los bosques estudiados en una tabla de rodal y existencia donde los datos quedan expresados en hectáreas, además, se calculó la importancia relativa de cada especie arbórea (IR, Curtis & McIntosh 1951, Fórmula 1), cuya fórmula corresponde a la suma de la dominancia relativa con la densidad relativa, la cual se expresa en porcentaje y alcanza un máximo de 200%, por lo cual se dividió por dos cada uno de los valores de IR, con el fin de exponer los resultados en un rango de 0 a 100%:

$$IR = \frac{\left(\left(\frac{ni}{N} \right) x 100 + \left(\frac{ABni}{ABN} \right) x 100 \right)}{2} \quad [1]$$

Donde,

n = número de individuos de la especie i

N = número total de individuos de todas las especies

$ABni$ = Área basal de ni

ABN = corresponde al Área basal de N

3.4 Caracterización de la estructura vertical

3.4.1 Estimación de alturas

A raíz que la medición de alturas en Senda Darwin correspondió a 500 m², se realizaron estimaciones de altura de todos los demás árboles del rodal, con el fin de compensar el tamaño de área muestral con los demás bosques (2000m²). Para llevar a cabo esta estimación se utilizó la fórmula de relación dap vs. altura (Gutiérrez & Huth 2012, Fórmula 2):

$$H(D) = \frac{D}{\frac{1}{2} + \frac{D}{h1}} \quad [2]$$

Donde,

$h1$ = corresponde al parámetro que define la asíntota de la curva (altura máxima) ajustada para cada género. Para llevar a cabo este cálculo se utilizaron los parámetros ajustados por Gutiérrez y Huth (2012), para bosques de la zona insular de Chiloé (Tabla 2).

Tabla 2. Parámetros ajustados para la estimaciones alturas para especies arbóreas en la Isla de Chiloé (Gutiérrez & Huth 2012).

Género	h1
<i>Amomyrtus</i>	22.71
<i>Drimys</i>	26.87
<i>Caldcluvia</i>	17.57
<i>Eucryphia</i>	38.91
<i>Laureliopsis</i>	27.16
<i>Luma</i>	28.76
<i>Myrceugenia</i>	21.43
<i>Nothofagus</i>	32.2
<i>Podocarpus</i>	25.96
<i>Saxegothaea</i>	25.96
<i>Tepualia</i>	17.57
<i>Weinmannia</i>	32.87

3.4.2 Análisis de distribución de frecuencia de alturas y heterogeneidad de dosel

Para el análisis de las distribuciones de las alturas de los árboles, se utilizó la función de densidad de Kernel (Fórmula 3) para variables continuas no paramétricas:

$$\hat{f}(x) = \frac{1}{nh} \sum_{i=1}^n K\left(\frac{x - X_i}{h}\right)$$

[3]

Donde,

$\hat{f}(x)$ = estimación de densidad de la variable x

n = número de observaciones

h = amplitud banda (bandwidth)

X_i = longitud de la i-esima altura

K = función ponderal Kernel

Para definir k se utilizó función de Kernel Gaussiana (Fórmula 4):

$$K(z) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{z^2}{2}\right)$$

[4]

Donde,

$$z = \frac{x - X_i}{h}$$

Para definir h se utilizó la regla de amplitud de banda óptima de Silverman (1986, Fórmula 5):

$$h = \frac{0,9m}{n^{\frac{1}{5}}}; \text{ con } m = \min\left(\sqrt{\text{Var}(x)}, \frac{IQR(x)}{1349}\right)$$

[5]

Donde,

Var = Varianza

IQR = Rango intercuartílico

Las distribuciones se representaron gráficamente por medio del programa R (R Development Core Team 2014), donde estos parámetros vienen definidos por defecto. Luego, se verificó la normalidad de las distribuciones, por medio del test de Kolmogorov-Smirnov (KS), donde valores $p < 0,05$ significan que los datos no siguen una distribución normal.

La heterogeneidad de las distribuciones de altura se calculó utilizando el inverso de la fórmula del Índice de Diversidad (d) de Berger-Parker (Magurran 2004, Fórmula 6), método que puede ser utilizado para analizar el nivel de concentración de alturas del perfil vertical. El análisis se realizó usando las clases de alturas expuestas en los Tablas de distribución de altura (Anexo 1 y 2):

$$\frac{1}{d} = \frac{1}{1/(N/N_{max})}$$

[6]

Donde,

N = número total de individuos en el rodal

N_{max} = número de individuos de la clase de altura más abundante

Este índice arroja un valor que puede adquirir un valor mínimo de uno (menos heterogéneo) y un valor máximo (mayor nivel de heterogeneidad) que va a depender de la cantidad de clases de alturas que posea el bosque estudiado. Resultados obtenidos en otros bosques antiguos han arrojado valores de Berger-Parker que oscilan entre 2 y 3,8 (Gutiérrez *et al.* 2009).

3.4.3 Distribución de alturas de las especies de los bosques antiguos Siempreverde

Se elaboraron gráficos de distribución de altura de las especies que componen los rodales estudiados, para observar cómo estas especies configuran el perfil vertical. En primer lugar, se utilizó la importancia relativa (IR) para seleccionar cuales son las especies más importantes en términos de densidad y dominancia que componen el dosel. Se determinó un valor umbral de 5%, ya que con este valor se representa aproximadamente el 50% de las especies que componen los bosques de sucesión avanzada y más del 80% del área basal. Posteriormente, se generaron los histogramas de distribución de altura de las especies con $IR > 5\%$.

3.4.4 Construcción y comparación de Perfiles verticales

Se realizó una representación gráfica de los perfiles verticales de las distribuciones de las especies de cada bosque por medio de diagramas de caja, ya que este método permite una fácil observación y comparación entre las distribuciones de especies. Además, se compararon estadísticamente las distribuciones de alturas por medio del test “Kruskal-Wallis” (Fórmula 7):

$$H = \frac{12}{n(n+1)} \sum_{i=1}^k \frac{Ri^2}{ni} - 3(n+1)$$

[7]

Donde,

H = Estadístico de Kruskal-wallis

n = Total de observaciones entre todas las muestras

R_i = Suma de rangos de la muestra i

n_i = Observaciones de la i

Método equivalente al análisis de varianza, que permite el comparar datos no paramétricos, donde valores inferiores al nivel de significancia $p < 0,05$ sugieren distribuciones de alturas diferentes.

Finalmente se complementó el análisis de las alturas, con un gráfico de relación altura diámetro, para observar la diferencia en altura en relación a individuos de diámetros similares entre los distintos sitios. Este análisis se realizó solo para *Laureliopsis philippiana* por ser la especie más frecuente entre los lugares de estudio.

3.4.5 Distribución funcional de altura de las especies en el dosel

Se caracterizó la distribución de altura de las especies en razón de la tolerancia a la sombra. Para esto, se confeccionaron gráficos de distribución de altura por grupo funcional (tolerantes, medianamente tolerantes e intolerantes a la sombra), para reflejar la relación tolerancia-intolerancia a lo largo del perfil vertical de los bosques estudiados. La definición de tolerancia a la sombra de cada especie se obtuvo de diversos autores (Anexo3) y correspondieron a las siguientes clases: intolerante, tolerante y tolerancia intermedia.

Finalmente con el objetivo de observar la variabilidad de las distribuciones de una especie tolerante a la sombra dentro de los bosques, se aplicó la función de densidad Kernel sobre *Laureliopsis philippiana*, tanto en Puyehue como Correntoso, ya que esta especie fue la que presentó mayor individuos dentro de parcelas de 500 m², permitiendo que se aplique la función de densidad, sin que aumente demasiado el margen de error.

3.4.6 Atributos de la estructura vertical

Se confeccionó una tabla con los principales atributos que se abordaron en este trabajo, con el fin de observar la variación que existe entre los bosques estudiados:

- 1) Altura estratificación superior: altura dentro del dosel superior del bosque donde se produce una agrupación o concentración de copas arbóreas.
- 2) Altura Estratificación inferior: altura dentro del dosel inferior del bosque donde se produce una agrupación o concentración de copas arbóreas.
- 3) Número individuos emergentes: individuos ubicados por sobre el dosel dominante del bosque.
- 4) Valor de heterogeneidad vertical del dosel: Valor obtenido del índice de Berger-Parker.
- 5) Porcentaje de individuos sombra tolerantes en el estrato superior (incluidas emergentes).
- 6) Número de especies en el dosel superior (incluidas emergentes): Todas las especies que se presentan a una altura mayor o igual al dosel dominante.
- 7) Número de especies con importancia relativa mayor a 5%.
- 8) Área basal contenida por las especies con Importancia relativa mayor a 5%.

4. RESULTADOS

4.1 Estructura de los bosques estudiados

Llancahue presentó un área basal de $79,9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y una densidad de 1274 N ha^{-1} , valores similares a los encontrados en estos bosques por Sink (2008). La composición arbórea consta de 16 especies, de las cuales seis son sombra tolerantes, seis son sombra intolerantes y cuatro son medianamente sombra tolerantes (Ver tolerancia de especies en Anexo 3), lo que refleja heterogeneidad en composición funcional (Tabla 3). Este bosque se caracterizó por la presencia de *A. punctatum* y *L. philippiana*, como las especies con mayor importancia relativa con 26,6% y 30,7% respectivamente reflejando dominancia de especies tolerantes (Tabla 3). Puyehue presentó un área basal de $140,8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y una densidad de 602 N ha^{-1} , valores similares a los expuestos por Donoso y Lusk (2007), además de Veblen (1980) en bosques de Coihue. La composición consta de 12 especies arbóreas, de las cuales seis son sombra tolerantes, cuatro son sombra intolerantes y dos de tolerancia intermedia, reflejando igual que Llancahue, una composición heterogénea de la composición funcional. En este rodal destacan *N. dombeyi* (IR=15,7%), que exhibió individuos que alcanzan 50 m de alturas (Anexo 1) y *L. philippiana* (IR=33,2%) que fue la especie con mayor número de individuos (N=229), constituyendo el 38% del total de individuos lo que refleja la dominancia de esta especie en este bosque. Correntoso presentó un área basal de $102,3 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, una densidad de individuos 975 N ha^{-1} y una composición arbórea de 14 especies, de las cuales siete son sombra tolerantes, seis sombra intolerantes y una de sombra tolerancia intermedia, lo que una composición funcional similar a los demás rodales, sin embargo, de dichas especies destacaron en el dosel superior *D. winteri* (IR=23,2%), *L. philippiana* (IR=19%) y *N. nitida* (IR= 13,5%), lo que refleja una dominancia compartida entre especies tolerantes e intolerantes a la sombra. Finalmente, Senda Darwin presentó un área basal de $67,7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, una densidad de individuos de 2180 N ha^{-1} y una composición arbórea de 11 especies, 6 sombra tolerantes, 3 sombra intolerantes y 2 de sombra tolerancia intermedia. Este bosque se encuentra dominado por *N. nitida* (IR= 15,9%) y *P. nubigenus* (IR=20,3%), pero destacó la presencia de *T. stipularis* como la especie con mayor importancia relativa (IR=27,7%), debido en parte a elevada cantidad de individuos que presenta.

Tabla 3. Caracterización de la estructura de los bosques estudiados.

Especies	Llancahue			Puyehue			Correntoso			Senda Darwin		
	N ha ⁻¹	AB m ² ha ⁻¹	IR (%)	N ha ⁻¹	AB m ² ha ⁻¹	IR (%)	N ha ⁻¹	AB m ² ha ⁻¹	IR (%)	N ha ⁻¹	AB m ² ha ⁻¹	IR (%)
Aepu	311	23,0	26,6	80	15,3	12,4	-	-	-	-	-	-
Amlu	39	0,2	1,7	8	0,1	0,7	220	7,0	14,7	85	0,5	2,1
Amme	44	0,6	2,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Capa	-	-	-	26	2,1	3,0	98	2,6	6,3	55	2,1	8,1
Crho	-	-	-	-	-	-	30	0,3	1,7	30	0,1	0,7
Dadi	44	3,1	3,7	54	18,6	11,1	-	-	-	-	-	-
Drwi	99	4,7	6,8	-	-	-	178	28,9	23,2	380	5,1	11,6
Emco	-	-	-	-	-	-	5	0,4	0,5	-	-	-
Euco	99	14,4	12,9	29	17,2	8,5	33	8,8	6,0	-	-	-
Geav	30	0,4	1,4	21	1,1	2,1	-	-	-	-	-	-
Laph	474	19,3	30,7	229	39,9	33,2	233	14,5	19,0	15	0,7	0,8
Lase	5	6,2	4,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lofe	20	0,2	0,9	-	-	-	18	0,4	1,1	-	-	-
Luap	-	-	-	19	1,6	2,1	-	-	-	-	-	-
Mych	-	-	-	-	-	-	8	0,1	0,4	-	-	-
Myex	-	-	-	-	-	-	25	0,4	1,5	-	-	-
Myov	5	0,01	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Mypa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	0,0	0,2
Mypl	39	0,2	1,7	96	2,5	8,8	-	-	-	-	-	-
Nodo	-	-	-	21	39,4	15,7	-	-	-	-	-	-
Noni	-	-	-	-	-	-	48	22,6	13,5	150	17,4	15,9
Ponu	-	-	-	-	-	-	5	0,6	0,5	465	14,6	20,3
Posa	15	0,6	1,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rhsp	35	0,2	1,5	6	0,1	0,5	-	-	-	-	-	-
Saco	5	0,2	0,3	-	-	-	75	15,6	7,6	35	2,1	2,2
Test	-	-	-	-	-	-	-	-	-	930	11,2	27,3
Wetr	10	6,6	4,5	8	2,9	1,7	3	0,0	0,01	25	13,8	10,7
Total	1274	79,9		602	140,8		975	102,3		2180	67,7	

4.2 Caracterización de la estructura vertical

4.2.1. Distribución de frecuencia de alturas

Se observó que las frecuencias de distribución de alturas obtenida de los 4 rodales estudiados, arrojaron como resultado tres distribuciones de tipo bimodal, correspondientes a Llancahue, Puyehue, Correntoso, y una distribución de tipo unimodal, correspondiente a Senda Darwin (Figura 3). Mientras que la prueba de normalidad arrojó que los cuatro rodales no siguen una distribución de alturas normal ($p < 0,05$). Se observó que las cuatro curvas de distribución presentan variaciones en el valor de densidad de sus modas, reflejo de diferencias en los números de individuos de cada bosque y de cómo estos están distribuidos. Se apreció que la concentración de alturas se forma alrededor de los 9 m de altura aproximadamente, en Llancahue, Puyehue y Correntoso y única moda en Senda Darwin, a diferencia de la segunda concentración, que tiene una mayor variabilidad. Además, se puede evidenciar que la primera moda depende en cierta medida de la altura de la moda ubicada en la parte alta del dosel, ya que la moda de la parte baja del dosel aumenta en altura en razón al aumento de la moda superior, reflejando cierta influencia del dosel superior sobre el dosel inferior. Por otro lado, cabe destacar que la concentración de copas superior de las distribuciones de alturas, coincide con las alturas de los doseles dominantes de Puyehue y Correntoso ubicados a los 33 y 22 m aproximadamente (ver Tabla 1), mientras que en Llancahue, se observó una concentración de alturas a los 17 m de altura valor menor a los 22 m en que se encuentra el dosel dominante registrado en la base de datos.

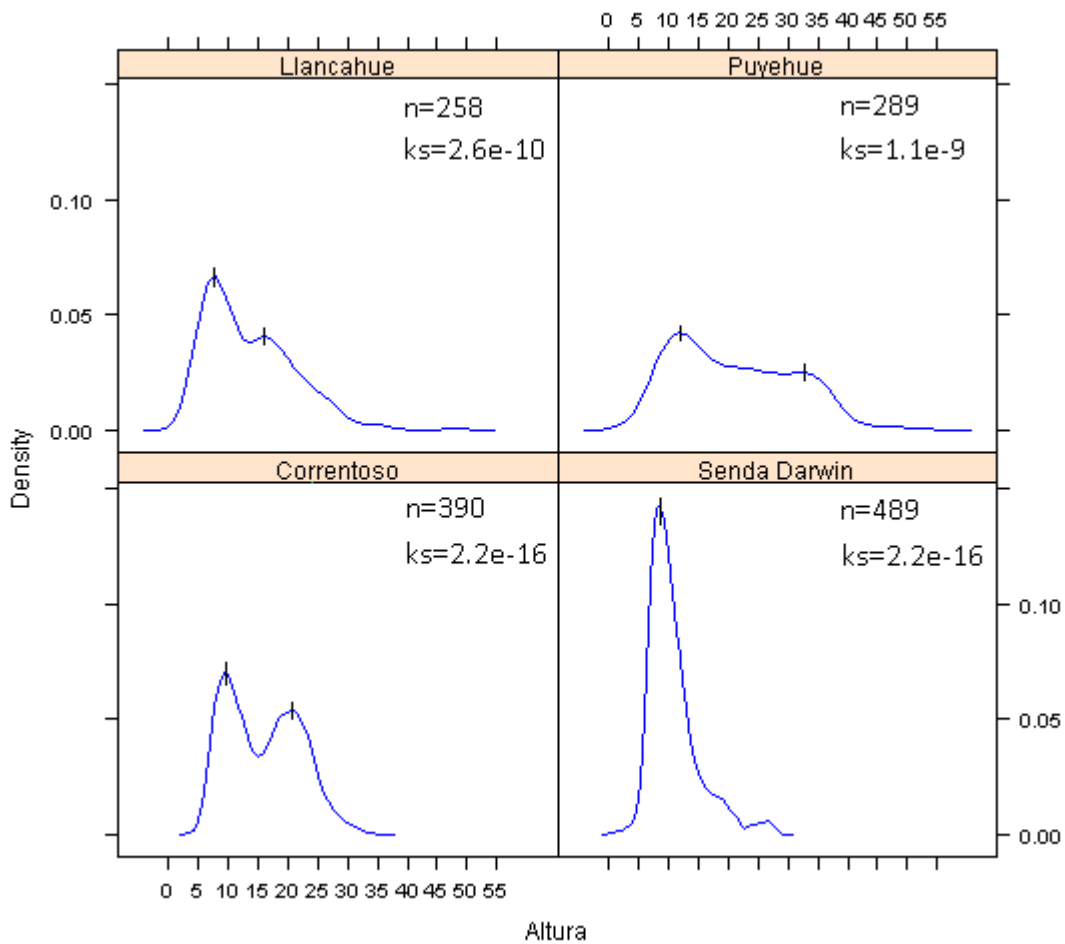


Figura 3. Distribución de frecuencia de alturas de los rodales estudiados. N=número de individuos; ks=prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov.

En el caso del rodal Senda Darwin, se observó que su distribución de alturas posee un elevado valor de densidad a los 9 m de altura, en comparación con los demás rodales. En este caso, no se evidenció una segunda moda de manera clara como el los demás bosques, aunque su dosel dominante se encuentra aproximadamente a los 17 m de altura (Tabla 1). Por otra parte se puede observar que a los 25 m existe una moda formada por una reducida cantidad de individuos, la cual no se trata de una estratificación y que será tratado más adelante.

4.2.2 Heterogeneidad estructural de dosel

El índice de Berger-Parker arrojó que existen diferencias en la heterogeneidad de las distribuciones de las alturas de los bosques estudiados. El rodal donde se obtuvo un mayor valor heterogeneidad corresponde a Puyehue, que arrojó un valor de 4,1. Luego lo sigue Correntoso con un valor de 3,7. Después Llancahue con un valor 2,5 y finalmente se encuentra Senda Darwin con un valor heterogeneidad de 1,8, (Tabla 5). Este indicador ratifica las diferencias observadas en las distribuciones de densidad de alturas.

Tabla 5. Individuos por clase de altura de los bosques estudiados con valores de índice de Berger-Parker.

bosque	Individuos por clases de alturas (m)											N	Berger-Parker
	0-5	5,1-10	10,1-15	15,1-20	20,1-25	25,1-30	30,1-35	35,1-40	40,1-45	45,1-50	50,1-		
Llancahue	7	102	46	58	23	17	3	1	0	1	0	258	2,5
Puyehue	1	35	70	42	38	36	38	23	2	3	1	289	4,1
Correntoso	0	105	87	88	88	18	4	0	0	0	0	390	3,7
Senda Darwin	8	259	159	43	12	8	0	0	0	0	0	489	1,8

4.2.3 Configuración de la Distribución de alturas

En Llancahue hubo cuatro especies con una importancia relativa mayor al 5% (Tabla 4). *L. philippiana* presentó una distribución asimétrica positiva (Valores de prueba de normalidad se exponen en el anexo 5), concentrando sus alturas aproximadamente a los 9 m, además presentó una importante cantidad de individuos hasta los 27 m de altura (Figura 4). *A. punctatum* presentó una distribución bimodal, donde la primera concentración de alturas se ubicó alrededor de los 9 m de altura y la segunda alrededor de los 20 m de altura. *E. cordifolia* (IR=12,9%) presentó una distribución normal (valor de prueba de Kolmogorov-Smirnov = 0,08), con individuos en todo el perfil vertical. *D. winteri* (IR=6,8%) presentó una distribución asimétrica negativa, concentrando sus alturas alrededor de los 18 m de altura, aunque la función de densidad de Kernel reflejó una distribución con dos modas.

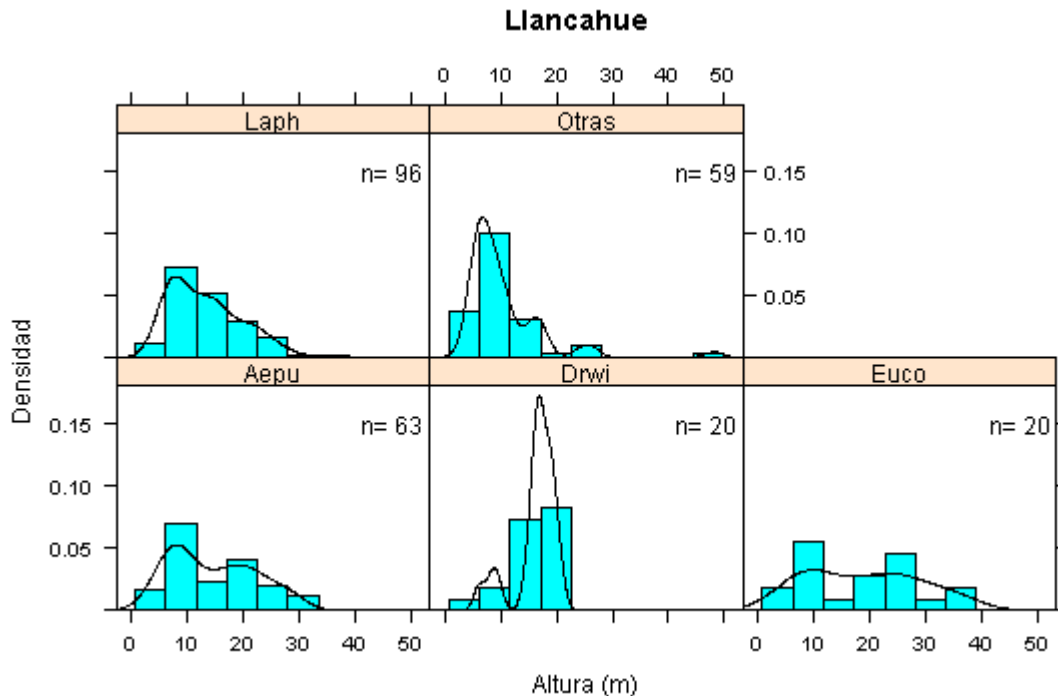


Figura 4. Gráfico de distribución de alturas de las especies con una importancia relativa mayor a 5%, del rodal Llancahue. Barras=histograma de densidad, líneas= función de densidad de kernel.

En el caso de Puyehue, hubo seis especies con importancia relativa mayor al 5% (Tabla 4). *L. philippiana*, presentó una distribución normal (Kolmogorov-Smirnov = 0,3), con un gran porcentaje de individuos en todo el perfil vertical (Figura 5). *N. dombeyi* se ubicó exclusivamente en el estrato emergente entre los 35 m y 50 m de altura aproximadamente, presentando una distribución normal (KS= 0,87). *A. punctatum* (IR=12,4%) presentó una distribución de alturas bimodal, con una concentración de alturas ubicada alrededor de los 12 m de altura y otra alrededor de los 21 m de altura. *D. diacanthoides* (IR=11,1%) presentó una distribución con dos modas, una aproximadamente a los 12 m de altura y la otra a los 30 m de altura. *M. planipes* (IR=8,8%) presentó una distribución normal de sus alturas ubicadas en el dosel bajo del rodal, presentando la mayoría de los datos ceca de los 12 m de altura (Kolmogorov-Smirnov = 0,07). *E. cordifolia* (IR=8,5%) presentó una distribución normal (Kolmogorov-Smirnov = 0,1), ubicándose alrededor de los 33 m de altura.

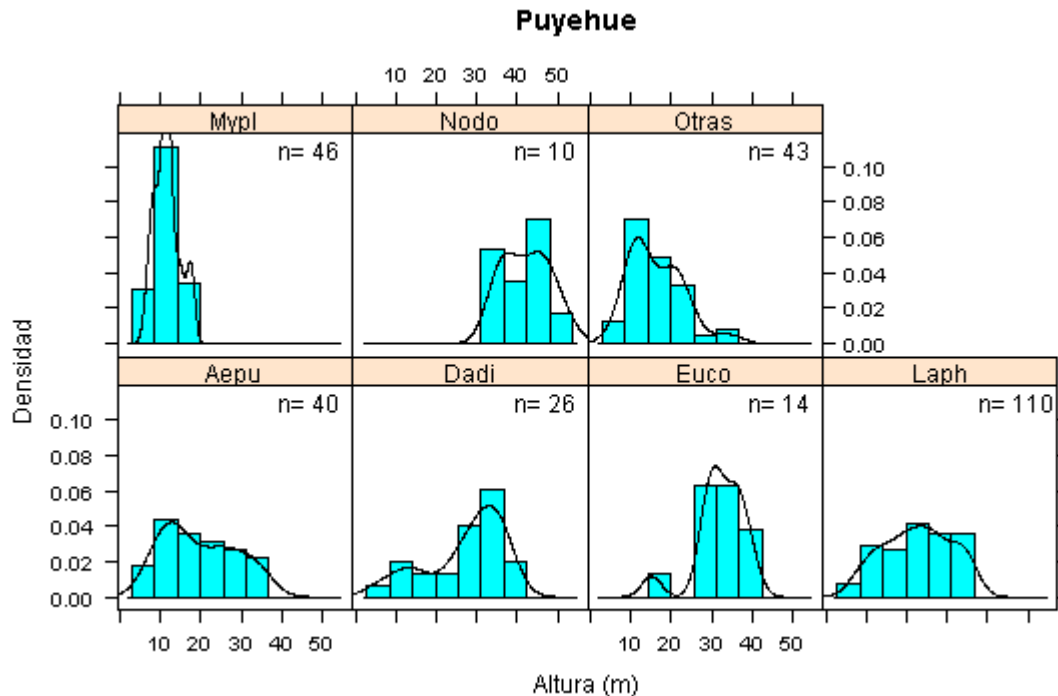


Figura 5. Gráfico de distribución de alturas de las especies con una importancia relativa mayor a 5%, del rodal Puyehue. Barras=histograma de densidad, líneas= función de densidad de kernel.

En Correntoso, siete especies obtuvieron una importancia relativa mayor a 5% (Tabla 4). *D. winteri* presentó una distribución asimétrica positiva, con copas concentradas alrededor de los 21 m de altura (Figura 6). *L. philippiana* presentó una distribución bimodal, con una primera moda ubicada alrededor de los 9 m de altura y la segunda moda ubicada alrededor 21 m de altura aproximadamente. *A. luma* presentó una distribución asimétrica positiva, con concentración de copas en los 9 m de altura. *N. nitida* presentó una distribución normal (Kolmogorov-Smirnov = 0,1), ubicándose de manera similar a *N. dombeyi*, en la parte alta del dosel, entre los 20 m y 33 m metros de altura. *S. conspicua* (IR=7,6%) presentó una distribución normal (Kolmogorov-Smirnov = 0,1), ubicándose en todo el perfil vertical, con una concentración de copas en los 23 m de altura. *C. Paniculata* (IR=6,3%) presentó una distribución bimodal, con una primera moda ubicada alrededor de los 9 m de alturas y la segunda ubicada alrededor de los 18 m de altura. *E. cordifolia* (IR=6%) presentó una distribución normal (Kolmogorov-Smirnov = 0,3), con pocos individuos presentes en todo el perfil vertical. Destaca en este bosque que todas las especies con excepción de *N. nitida* y *A. luma* presentan cierta tendencia a la bimodalidad.

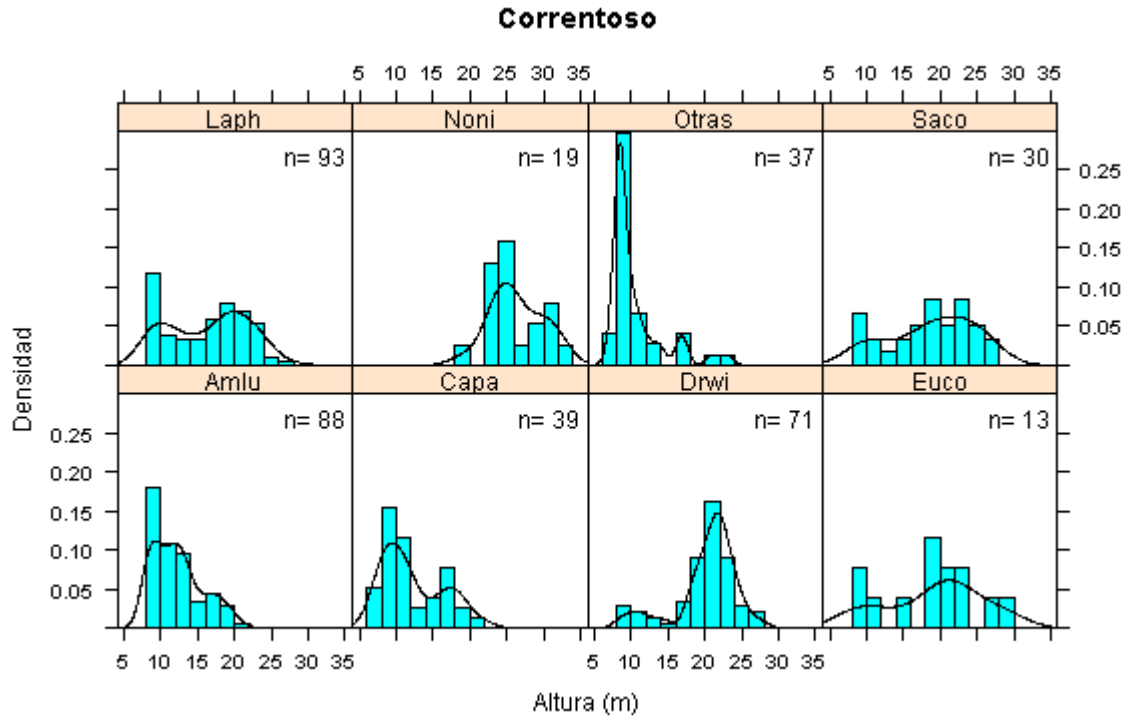


Figura 6. Gráfico de distribución de alturas de las especies con una importancia relativa mayor a 5%, del rodal Correntoso. Barras=histograma de densidad, líneas= función de densidad de kernel.

En Senda Darwin seis especies obtuvieron una importancia relativa mayor al 5% (Tabla 4), *T. stipularis*, *P. nubigenus*, *N. nitida*, *D. winteri* (IR=11,6%), *W. trichosperma* (IR=10,7%), *C. paniculata* (IR=8,1%), en general presentaron tendencia a poseer distribuciones de tipo asimétrica positiva, mientras que *C. paniculata* y de *W. trichosperma*, presentaron distribuciones normales, sin embargo esta última presentó pocos individuos entre los 20 m y 27 m de altura (Figura 7), lo que provoca un aumento evidente de la densidad a los 27 m, que se puede observar expresado en la distribución de alturas del rodal. Por último se puede apreciar que todas las especies a excepción de *W. trichosperma*, concentran sus alturas alrededor de los 10 m de altura.

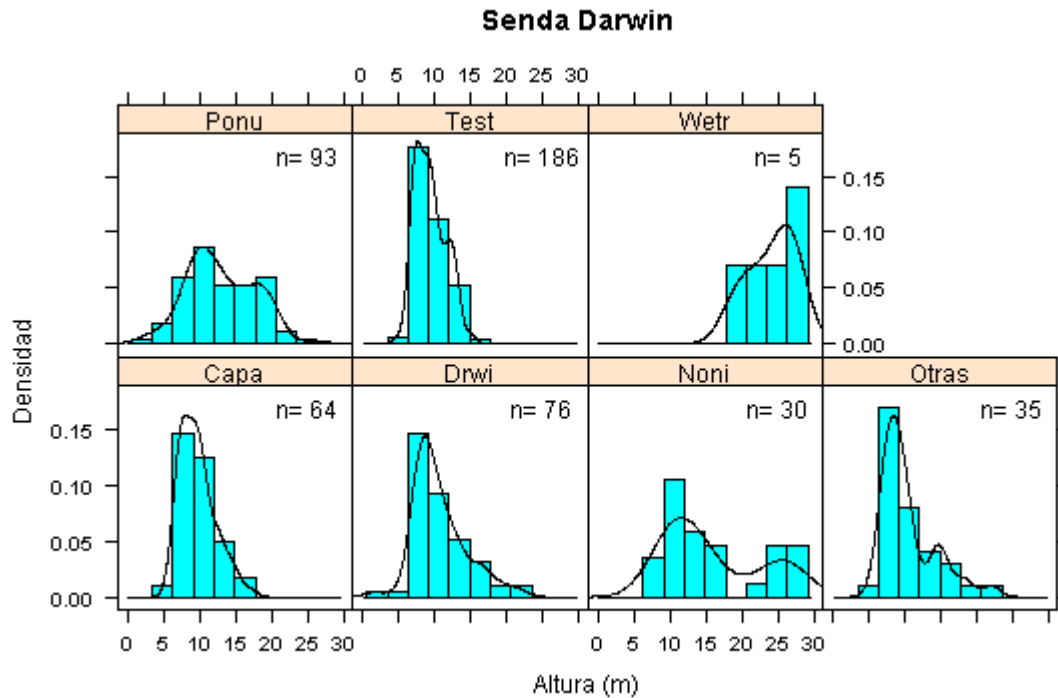


Figura 7. Histograma de distribución de alturas de las especies con una importancia relativa mayor a 5%, del rodal Senda Darwin. Barras=histograma de densidad, líneas= función de densidad de kernel.

El comportamiento de especies tolerantes a la sombra como *L. philippiana*, reflejaron una tendencia hacia la bimodalidad en la mayoría de los casos (Figura 11). Los resultados obtenidos de las parcelas en Puyehue, reflejaron modas más variables en altura, en comparación a las observadas en Correntoso (Figura 12), en las que se observó un patrón de concentración de datos más definido, ya que las modas se ubicaron mayoritariamente alrededor de los 10 m y 20 m de altura.

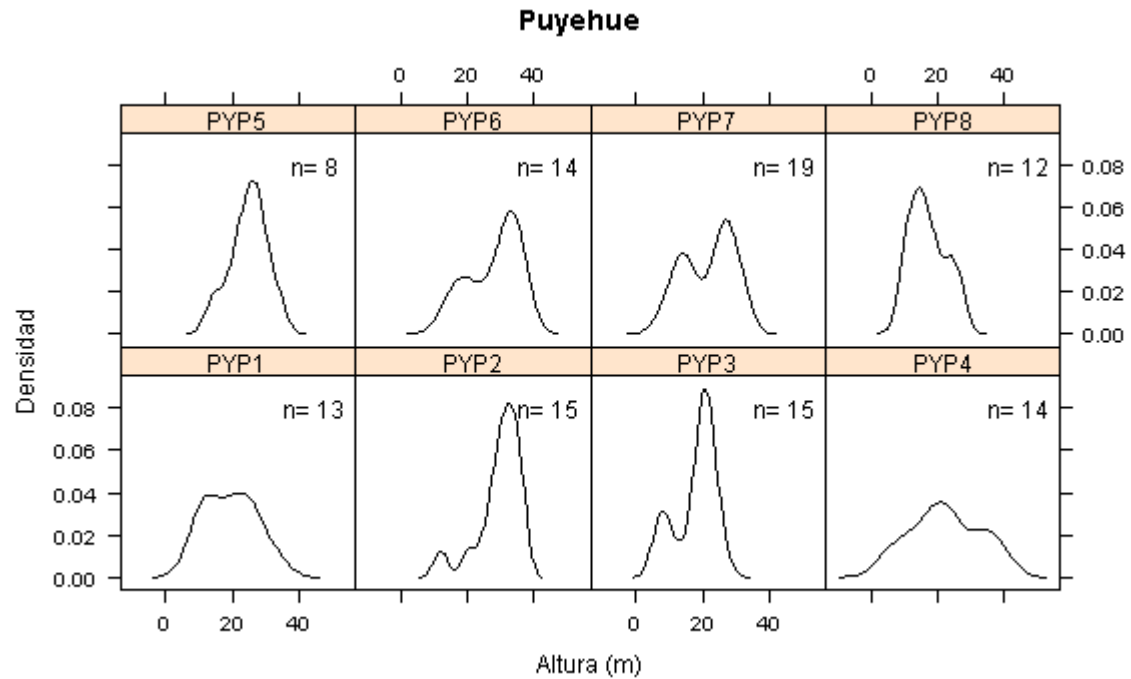


Figura 11. Distribuciones de frecuencia de alturas de la especie *L. philippiana* en 8 parcelas de Puyehue.

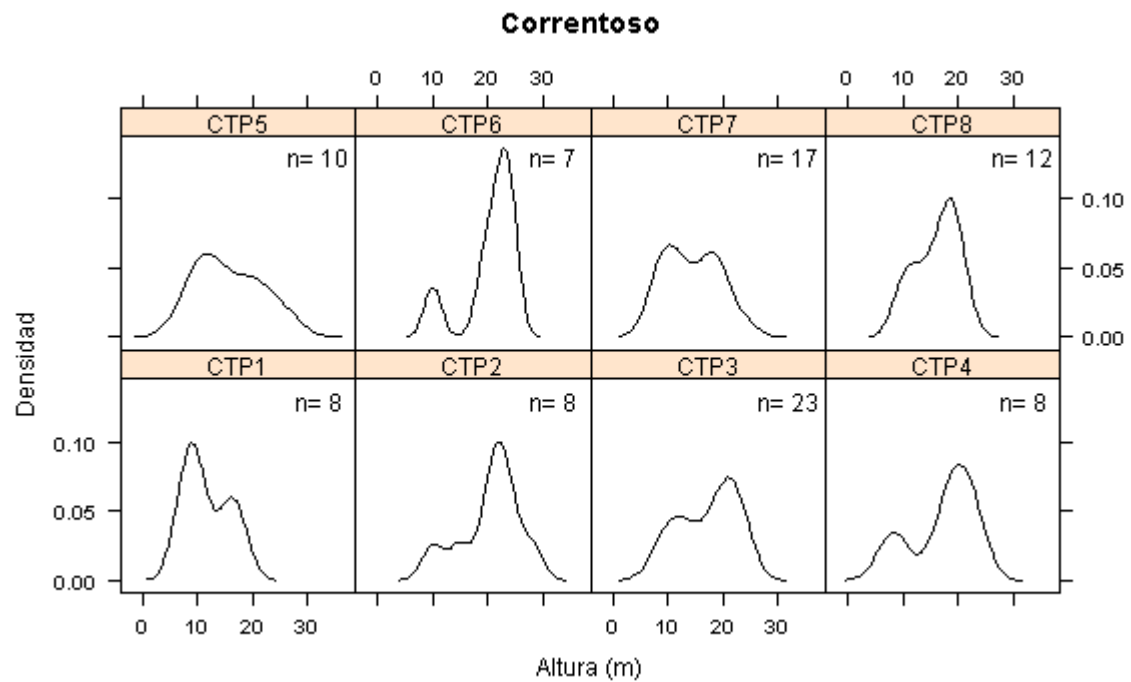


Figura 12. Distribuciones de densidad de alturas de la especie *L. philippiana* en 8 parcelas de Correntoso.

4.2.4 Perfiles verticales y análisis estadístico de grupo de especies

Se observó en los perfiles verticales que las especies se ordenan y ocupan diferentes alturas dentro de los bosques (Figura 10), en algunos casos formando grupos con distribuciones de alturas significativamente similares (Tabla 6), por ejemplo, especies muy intolerantes a la sombra como *N. nitida*, *N. dombeyi* y *W. Trichosperma*, se ubicaron por arriba del percentil 90%, presentando sus medianas cinco o más metros por arriba de la moda superior de la distribución de alturas de los bosques (Figura 10), y de igual manera por sobre el dosel dominante observado en la base de datos (Círculo en eje Y de la Figura 10), lo que significaría sustento para clasificarlas como emergentes. Este patrón difiere en cierto grado en senda Darwin, ya que el percentil 90% se encuentra a aproximadamente a 16 m altura, valor que es menor a los 17 m donde se establecen los árboles dominantes según la base de datos (Tabla 1). Continuando con la idea anterior, y de igual manera se observaron otros conjuntos de especies como *C. hookerianum* y *R. spinosus* entre otras, que se ubicaron en la parte baja del perfil vertical, alrededor de la primera moda de la distribución de altura de los bosques Llancahue, Puyehue, Correntoso, y de la única moda de Senda Darwin. En la zona intermedia, ubicada en entre las dos modas, se ubicaron especies como *A. luma* y *C. Paniculata* entre otras, no obstante, sus medianas permanecen cercanas a la moda inferior o única moda en Senda Darwin, lo que les confiere característica más bien pertenecientes a especies de dosel bajo. Especies como *D. winteri*, *E. cordifolia* y *D. Diacanthoides*, se posicionaron en el dosel superior, próximas a la segunda moda (Llancahue, Puyehue, Correntoso). Mientras especies como *L. philippiana*, *A. punctatum*, *S. conspicua* y *P. nobigenus*, se distribuyeron en todo el dosel, aunque mayoritariamente en la parte intermedia. Cabe destacar que *L. apiculata* a diferencia de otras especies que se ubicaron entre las dos concentraciones de copas, no llega a formar parte del dosel superior ni tampoco posee una mediana cerca de las moda inferior, por lo que se le podría determinar que en este bosque actúa como una especie efectivamente de posición intermedia.

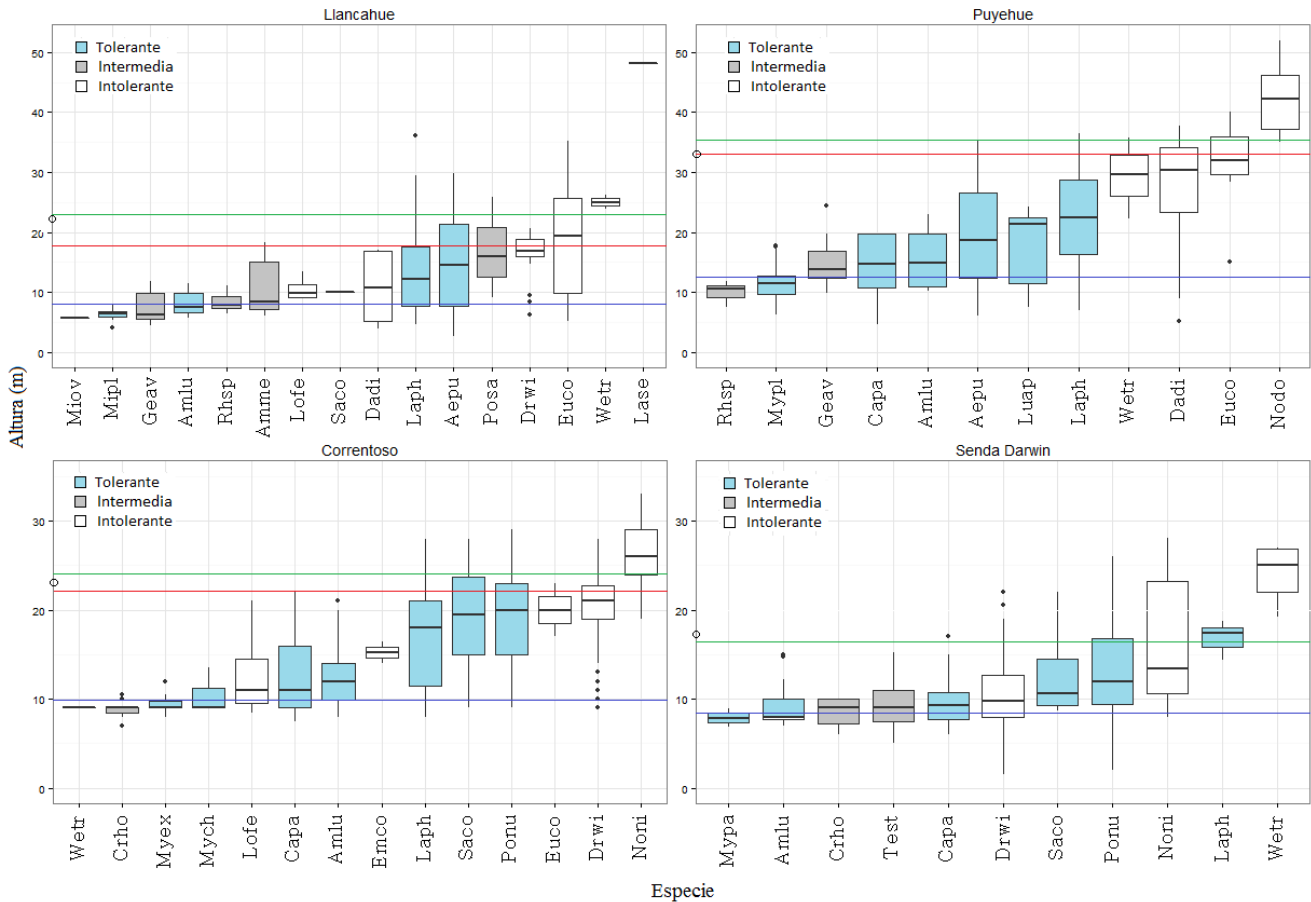


Figura 8. Las cajas corresponden al rango intercuartil el cual representa 50% del total de individuos de cada especie, donde la mediana muestra la tendencia de concentración de datos y los whiskers muestran los valores de alturas mínimas y máximas. Línea azul indica la moda inferior de la distribución de alturas; Línea roja indica moda superior de la distribución de alturas; Línea verde indica percentil 90%; Círculo en eje Y representa dosel dominante observado en la base de datos.

Se observó que los bosques presentaron diferencias significativas entre sus alturas (Tabla 6), en donde Puyehue expresó valores mayores de medianas y alturas máximas. En esta línea, en el gráfico de relación diámetro altura, se apreció que *L. philippiana* presentó un número elevado de individuos sobre los 30 m de altura en Puyehue, en contraste con los demás bosques. Por ejemplo, en el caso Llancahue, se observó que individuos de diámetros menores a 25 cm no superan los 20 m de altura, mientras que en Puyehue presentaron alturas que alcanzaron hasta los 31 m. Así mismo en Correntoso, también se apreció esta diferencia entre diámetro y la altura, sin embargo destaca el comportamiento que *L. philippiana* presenta al llegar a 22 m de altura, ya que desde este punto no presenta un mayor

incremento en altura en relación al crecimiento del diámetro, lo que podría significar que algún factor está limitando su altura máxima. Por otra parte Senda Darwin solo presentó tres individuos de esta especie, por lo que no se puede hacer mayor inferencia respecto a su comportamiento.

Tabla 6. Comparaciones de prueba de Kruskal-Wallis. Con grupos de especies de alturas significativamente iguales, en negrita grupos significativamente diferentes.

LL=Llancahue, PY=Puyehue, CT=Correntoso, SD=Senda Darwin.

Comparación especies	V	chi ²	p-value
Llancahue			
Amlu-Amme-Geav-Lofe-Rhsp	4	5.31	0.26
Aepu-Laph	1	0.82	0.36
Drwi-Euco	1	0.87	0.35
Puyehue			
Capa-Geav-Luap-Amlu	3	0.80	0.67
Aepu-Laph	1	3.47	0.06
Dadi-Euco	1	1.93	0.16
Nodo-Euco	1	27.95	1.25E-07
Correntoso			
Myex-Crho	1	0.78	0.38
Amlu-Capa-Lofe	2	0.44	0.80
Laph-Ponu-Saco	2	4.83	0.09
Drwi-Euco	1	0.23	0.63
Noni-Drwi	1	27.95	1.25E-07
Senda Darwin			
Amlu-Capa-Test	2	0.94	0.62
Noni-Ponu	1	3.14	0.08
Wetr-Noni	1	5.23	0.02
Comparación rodales	V	chi ²	p-value
LL-PY-CT-SD	3	295.95	2.20E-16

Los resultados expuestos revelan condiciones favorables en Puyehue para que las especies se desarrollen y alcancen grandes alturas en comparación a los demás rodales. Distinto es el comportamiento de las especies en Llancahue, donde individuos de *L. philippiana*, *L. sempervirens* y *E. cordifolia*, también alcanzaron alturas sobre los 35 m, pero en menor medida que Puyehue, lo que

indicaría que existen limitaciones en las condiciones de sitio que restringen la productividad del sitio. De igual manera en Correntoso *C. paniculata* y *A. luma* presentaron individuos de alturas máximas sobre los 20 m, valores similares que estas dos especies presentan en Puyehue, por lo que las limitaciones en este bosques estarían más asociadas a especies que superan los 30 m de altura. Respecto a Senda Darwin, este bosque presentó en general alturas máximas menores a 30 m y medianas menores que las de los demás bosques.

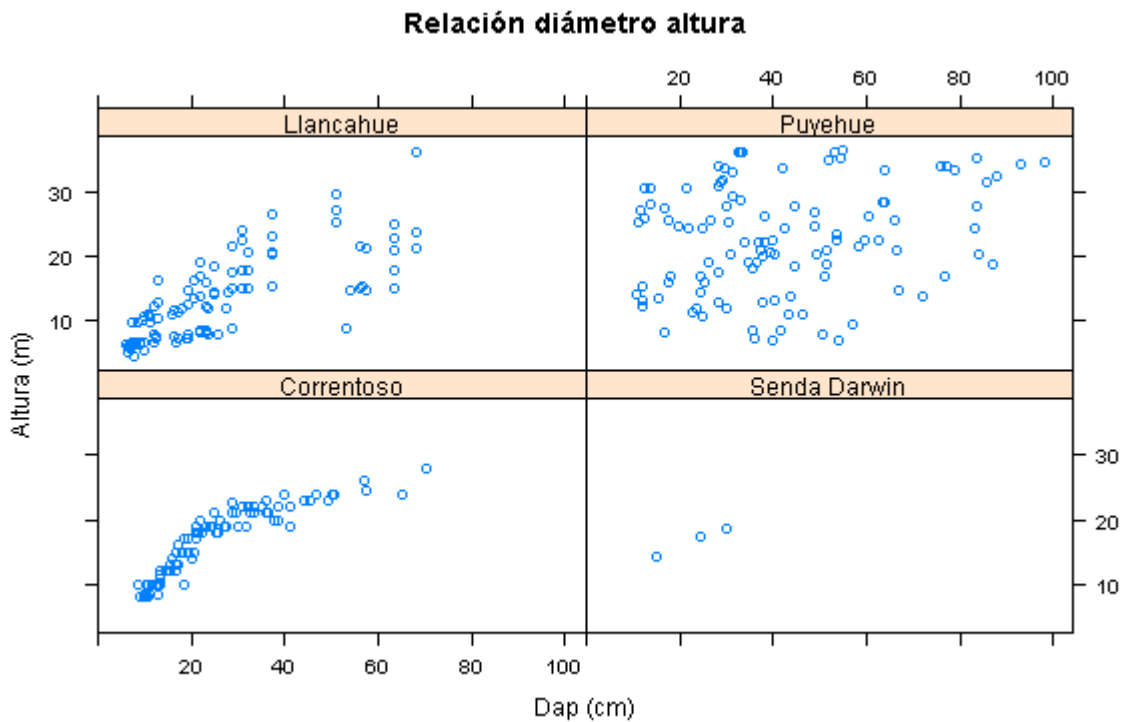


Figura 9. Relación diámetro altura de la especie *L. philippiana* de los bosques estudiados.

4.2.5 Distribución funcional de alturas de las especies arbóreas del perfil vertical

En este punto se destaca la diferencia que Senda Darwin presenta con los demás bosques, ya que acá todos los grupos funcionales presentaron una distribución asimétrica positiva (Figura 12), además se reflejó un mayor porcentaje de especies de tolerancia intermedia hasta los 15 m, seguido por las especies tolerantes a la sombra y luego por las especies intolerantes tolerantes a la sombra las que se

presentaron de forma importante en todo el perfil y dominan la parte alta del dosel. Por otra parte, las especies tolerantes a la sombra de Llancahue, Puyehue y Correntoso, presentaron un porcentaje mayor de individuos en casi la totalidad de las clases de altura, sin embargo en los niveles superiores del dosel, el porcentaje de especies intolerantes a la sombra superó al de las especies tolerantes. Las distribuciones funcionales mostraron un patrón bien definido de distribución asimétrica positiva en las especies sombra tolerantes y distribuciones asimétrica negativa en las intolerantes, claro que en Llancahue esta última presentó bimodalidad.

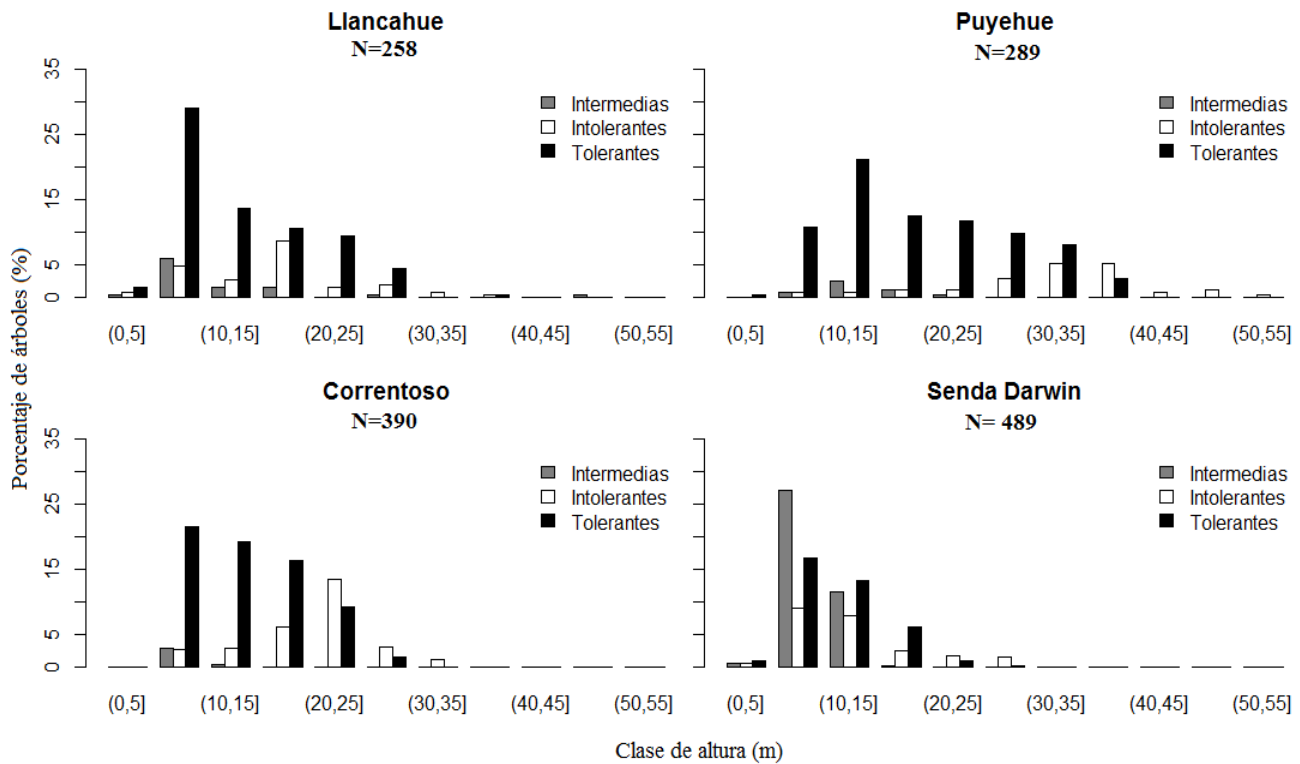


Figura 10. Distribución de alturas de los bosques estudiados en función de grupos funcionales definidos según la tolerancia a la sombra de las especies arbóreas.

4.2.6 Atributos de la estructura vertical

Se observó que los atributos estratificación superior, índice de heterogeneidad vertical y número de árboles emergentes por hectárea, de árboles emergentes por hectárea, variaron entre los distintos bosques. En cambio, los atributos de altura estratificación inferior, número de especies en el estrato superior, porcentaje de tolerantes a la sombra en el dosel superior, porcentaje de especies con importancia relativa mayor 5% y porcentaje de área basal de especies con IR > 5%, mostraron valores más homogéneos entre los bosques estudiados. En Senda Darwin no se pudo determinar la variable “altura estratificación superior” ya que no se observó de manera clara una segunda moda en la curva de distribución de alturas (Tabla 7).

Tabla 7. Resumen con los atributos estructurales del dosel de los 4 bosques estudiados. Entre paréntesis percentil correspondiente altura de comienzo de individuos emergentes.

Variable estructural	Bosque			
	Llancahue	Puyehue	Correntoso	Senda Darwin
Altura estratificación superior (m)	17	33	22	-
Altura estratificación inferior (m)	8	12	10	8
Árboles Emergentes (ha ⁻¹)	167 (87%)	18 (97%)	32 (97%)	75 (97%)
Heterogeneidad vertical (B-P)	2,5	4,1	3,7	1,8
% de tolerantes dosel superior (%)	62	60	43	58
Especies estrato superior (N°)	8	6	7	6
Especies IR > 5% (N°)	4	5	5	5
Área basal Especies > 5% (%)	82,5	92,7	97,7	74

Cabe destacar que la cuantificación de las especies emergentes se realizó basada en la definición de árbol emergente, por lo que se consideró a todos los individuos que se encuentran por lo menos 5 metros por arriba de la estratificación superior. Como en Senda Darwin no se obtuvo una estratificación superior de manera clara, se consideró la altura registrada en la base de datos (17 m, Tabla 1) dando de resultado 22 m de altura como inicio de las especies emergentes, valor que corresponde al percentil 97% (Anexo 4), mientras tanto en Puyehue se ubicó a 38 m de altura, correspondiente al percentil 97% y de igual manera en Correntoso se ubicó a 27 m de altura, correspondiente al percentil 97%, finalmente en Llancahue se ubicó a 22 m de altura, correspondiente al percentil 86%, claro que al tomar como

referencia la altura del dosel de la base de datos, la altura de inicio de las alturas emergentes es 28 m, correspondiente al percentil 97%. Lo anterior cambia el escenario de un atributo con diferentes números en cada bosque, a un claro patrón de distribución. Además, este patrón también se expresó en las alturas de las concentraciones de copas, claro que no de forma tan categórica como en el caso de las especies emergentes, ya que se observó que la segunda moda se encuentra alrededor del percentil 80% en Puyehue y Correntoso, del percentil 70% en Llancahue y del percentil 90% en Senda Darwin. Ahora, al hacer el mismo ejercicio de considerar el dosel dominante de la base de datos, Llancahue Presentaría su moda superior en el percentil 90%. Esta diferencia que existe entre la moda obtenida en Llancahue y su dosel dominante reflejado en la base de datos, podría ser evidencia de que algún factor está influyendo o afectando el dosel superior de este bosque.

5. DISCUSIÓN

5.1 Distribución de alturas

La bimodalidad observada en las distribuciones de altura de Llancahue, Puyehue y Correntoso, evidencia cierto grado de estratificación en dos zonas del perfil vertical. Este fenómeno de estratificación también fue expuesto por Terborgh (1985), quien expuso la existencia de dos estratos arbóreos en bosques templados de Norteamérica, uno dominante compuesto por árboles grandes y uno inferior compuesto por árboles pequeños y arbustos. La estratificación vertical del dosel que se observa en este estudio, de acuerdo a Terborgh (1985), se produciría principalmente por la geometría de penetración de los rayos solares donde las especies agregan sus copas. Este fenómeno también fue reflejado por las distribuciones de alturas de las especies siempreverde *A. punctatum* y *L. philippiana* (Figuras 5, 7, 11, 12), que a pesar de no tener restricción para crecer en sombra, se posicionaría preferentemente en las zonas donde se forman las estratificaciones, lo que sugiere que la oferta lumínica de esas alturas del perfil vertical del bosque, es suficiente para satisfacer las necesidades fisiológicas de las especies. Dicho comportamiento también fue reflejado por algunas especies intolerantes a la sombra (p.ej. *E. cordifolia*) que presentaron concentraciones de individuos en la estratificación inferior, por lo que esta altura podría corresponder a la primera zona donde estas especies podrían utilizar estrategias de latencia, a la espera de la formación de claros de mayor tamaño en el dosel que permitan su crecimiento.

Una razón de por qué se observan dos estratificaciones y no un mayor número, podría ser explicada por Parker (1997) quien señala la existencia de tres zonas de luz dentro del perfil vertical. Una ubicada en la parte superior del dosel que se caracteriza por alta luminosidad, otra ubicada en la parte inferior del dosel (bajo los 12 m de altura) donde casi la totalidad de la luz recibida es difusa, y por lo cual las especies buscarían crecer justo por encima de esta zona, y una en la parte intermedia, que a raíz de los múltiples claros de diferentes tamaños que se forman en el dosel, presenta alta variabilidad espacial en los niveles de transmitancia de luz, explicando el porqué de la no presencia de agrupaciones de copas en la zona intermedia.

Estudios en Chile, también han señalado que la luz es uno de los principales factores que influyen en el desarrollo de la estructura vertical de los bosques (Lusk & Ortega 2003, Donoso & Lusk 2007).

Estos postulan que la complementariedad lumínica de las plantas juega un rol preponderante en la distribución alturas dentro del dosel. En el caso de bosques secundarios, sus estratificaciones están conformadas por un estrato de sotobosque compuesto por especies tolerantes a la sombra y un estrato de especies dominantes compuesto por especies intolerantes a la sombra (Lusk & Ortega 2003). En los bosques estudiados en este trabajo, se puede apreciar que de acuerdo a su tolerancia a la sombra y sus características autoecológicas, las especies se clasifican en 4 categorías de distribución de alturas estadísticamente similares, aumentando la complejidad de la composición del perfil vertical, en comparación con bosques secundarios.

5.1.1 Categorías de distribución de alturas de las especies

La primera categoría corresponde a las especies que se desarrollan exclusivamente en la zona inferior del dosel, las cuales se caracterizan por ser principalmente tolerantes a la sombra y cuyas distribuciones de alturas son del tipo asimétrica positiva, o normales. Ejemplo de ello son *A. luma* y *M. planipes* (Figuras 5, 6), que se destacan por presentar una alta densidad de individuos, propiciado por condiciones de humedad y sombra, creadas por el dosel dominante (Donoso 2006).

La segunda categoría corresponde a las especies que tienden a distribuirse en el estrato superior, las cuales se caracterizan por ser fisiológicamente intolerantes a la sombra y presentar distribuciones tanto asimétricas negativas, normales y bimodales, ejemplo de ellos son *D. winteri*, *E. cordifolia* y *D. diacanthoides*. Éstas presentaron pocos individuos en los estratos inferiores, debido a que necesitan mayor oferta lumínica para regenerar (Donoso 2006, Figuras 5, 6, 7).

La tercera categoría corresponde a las especies que se distribuyen en todo el perfil vertical. Estas se caracterizan por ser especies principalmente tolerantes a la sombra y concentran sus copas tanto en el estrato inferior como en el estrato superior, un ejemplo de ello son *L. philippiana* y *A. punctatum* (Figura 10) que presentó distribuciones tanto normales como bimodales (Figuras 5, 6).

La cuarta Categoría corresponde a individuos que sólo se encuentran en el estrato emergente y que en general corresponde a especies colonizadoras muy intolerantes como *N. dombeyi*, las cuales se posicionan sobre el dosel dominante. Estas especies presentan distribuciones normales característica de cohortes coetáneos (Lusk & Ortega 2003, Donoso & Lusk 2007). Las especies de esta categoría casi no participan en la estratificación del dosel superior, ya que se encuentran a una altura mayor al 90% de los árboles presentes en el rodal, donde no compiten por luz solar. Este cohorte se caracteriza por no influir en mayor medida en el área basal de especies tolerantes a la sombra (p.ej. *L. philippiana*) que se encuentran por debajo de estos (Donoso & Lusk 2007). Respecto al número de individuos emergentes en cada rodal, se observa que las diferencias están relacionadas a la densidad de árboles de cada bosque, pero que en general corresponden al percentil 97% (Tabla 7), en otras palabras el 3% de todos los árboles de cada bosque son emergentes, con excepción de Llancahue que se expresan en el percentil 86%. Este resultado es explicado por la diferencia que existe entre la estratificación obtenida de la función de distribución de alturas (17 m) y la altura del dosel dominante observada en la base de datos (23 m, Tabla 1).

Las categorías de distribución descritas previamente, están asociadas a la idea de que las especies se adaptan a diferentes niveles lumínicos dentro del perfil vertical para satisfacer sus necesidades biológicas (Brokaw & Busing 2000, Wright *et al.* 2003, Valladares *et al.* 2004). Esta situación se observa en los perfiles verticales (Figura 9), donde la mayoría de las especies tienden a presentar sus poblaciones en rangos de altura diferenciados entre grupos de especies. Al respecto Parada *et al.* (2003), señalan que existe cierta tendencia a la estratificación en tres grupos de especies; las del sotobosque, las pertenecientes al dosel superior y las especies emergentes, lo que es congruente con los resultados de los grupos obtenidos en este trabajo.

5.1.2 Distribución de alturas Senda Darwin

A diferencia de los otros bosques estudiados, Senda Darwin presentó una distribución unimodal de alturas, lo que significa que no presenta una estratificación de manera clara en el dosel superior, no así en la parte baja del dosel donde las especies se posicionan densamente, siendo *T. stipularis* una de las más importantes. Esta especie se caracteriza por establecerse en sitios con mal drenaje (Donoso 1981, 2006) ya que la condición de suelos delgados con drenaje restringido, sería un factor que afectaría el

desarrollo de la vegetación que crece en este bosque, favoreciendo el establecimiento *T. stipularis* (Gutiérrez *et al.* 2004). Al respecto Bannister *et al.* (2008, 2012) añaden que la alta densidad que presenta *T. stipularis* en estos bosques, afecta el establecimiento de otras especies, lo que es congruente con estado del bosque estudiado, donde *T. stipularis* alcanza 50% del total de individuos ubicados entre los 5 y 15 m de altura. Las situaciones antes señaladas, serían las responsables de afectar características estructurales como: A) bajo valor de heterogeneidad vertical, condicionado por una alta concentración de todas las especies entre los 5m y los 10m de altura (Ver Tabla 5); B) distribución de las altura de las especies de acuerdo a su sombra tolerancia, que no refleja diferencias entre ellas, siendo todas asimétricas positivas. Esta situación también es observable a nivel de especies (Figura 8), las cuales presentan distribuciones asimétricas positivas, a excepción de *C. paniculata* y *W. trichosperma* que presenta una distribución normal. Por otro lado, el hecho de que no se distinga una estratificación superior, puede deberse a la menor densidad de las especies del dosel superior. Gutiérrez y Huth (2012) señalan que en este bosque *N. nitida* estaría experimentando una reducción de su área basal, proceso que indicaría que los árboles de esta especie que se encuentran en el dosel dominante están muriendo, factor adicional que ayudaría a explicar la inexistencia de una estratificación del dosel dominante.

5.2 Atributos verticales

5.2.1 Heterogeneidad vertical

Se observa en los bosques estudiados, que las distribuciones de altura pueden ser tanto continuas como estratificadas (Franklin & Van Pelt 2004). A nivel de especies las distribuciones consiguen alcanzar una distribución normal como la planteada en la hipótesis, pero a nivel de rodal, la configuración las múltiples poblaciones presentes conforman en Llancahue, Puyehue y Correntoso, y una distribución bimodal, y una distribución unimodal en Senda Darwin, como se ha expuesto anteriormente. Estas distribuciones de alturas mostraron valores de heterogeneidad (Tabla 5), en rangos similares a los expuestos por Gutiérrez *et al.* (2009) en bosques de sucesión avanzada. Al respecto Spies y Franklin (1991), señalan que la heterogeneidad vertical es una característica de bosques antiguos. Estos valores de heterogeneidad darían indicios de cuáles son los bosques que se encuentran en estados sucesionales más avanzados. No obstante es importante considerar la influencia de las condiciones de sitio en este

cálculo, ya que el caso de Senda Darwin se obtuvo el menor valor de heterogeneidad (1,8), aun cuando existe evidencia de que estos bosques tienen alrededor de 500 años de edad (Gutiérrez *et al.* 2012).

5.2.2 Distribución funcional

La distribución funcional de especies (tolerancia a la sombra), refleja que tanto las especies intolerantes como las tolerantes a la sombra se encuentran en todas las alturas del dosel, confirmando que las especies intolerantes a la sombra son capaces de persistir bajo el dosel dominante (Gutiérrez *et al.* 2004). Se observó además, que las asimetrías de las distribuciones se expresaron en relación a la tolerancia a la sombra de las especies. Los bosques de Puyehue y Correntoso mostraron una clara distribución asimétrica negativa en las especies tolerantes y una distribución asimétrica positiva en las especies intolerantes (Figura 10). Sin embargo, Llancahue exhibe una distribución bimodal de especies intolerantes, lo que refleja un estado de transición en la distribución de las especies intolerantes a la sombra, ya que con el tiempo esta distribución debería cambiar a una distribución asimétrica positiva en función de que las especies intolerantes a la sombra vean restringida su regeneración por la condición de sombra generada por el dosel (Donoso 1993).

En Senda Darwin se observa que todas las categorías de tolerancia a la sombra presentan distribuciones asimétrica positiva (Figura 10), situación que difiere de los otros bosques, sobre todo por la distribución de las especies intolerantes a la sombra, hecho que indicaría que existen factores que facilitan la regeneración de estas. Al respecto, Gutiérrez *et al.* (2004) señalan que la formación de claros en estos bosques permiten la regeneración de *N. nitida*. Adicionalmente, Bannister *et al.* (2012), señalan que los niveles de luz difusa bajo dosel de *T. stipularis*, son mayores a los de los bosques siempreverde de la zona andina. Mientras que Saldaña y Lusk (2003) señalan que el nivel de luz difusa cerca del suelo influye directamente sobre la dinámica regenerativa de las especies. Estas evidencias podrían explicar por qué una especie intolerante a la sombra como *N. nitida*, presenta una distribución de alturas similar (diferencia no significativa) con una especie tolerante a la sombra como *P. nubigenus*. Esto último es un comportamiento muy propio de Senda Darwin, ya que especies del género *Nothofagus* en bosques siempreverdes generalmente se presentan en el dosel superior como dominantes o emergentes (Donoso 1993).

5.2.3 Importancia relativa

Si bien la importancia relativa no se presenta como una característica de la estructura vertical, a través de este método se observó que con el valor umbral de IR mayor al 5%, son representadas la mayoría de las especies presentes en los estratos superiores de Puyehue, Correntoso, las que aportan sobre el 90% del área basal de sus respectivos bosques (Tabla 7). Lo anterior se traduce a una mayor heterogeneidad de especies que dominan el dosel de bosques antiguos comparado con rodales de sucesión temprana (Aravena 2002). Sin embargo, en Llancahue solo cuatro de ocho especies presentes en el dosel superior presentan valores importantes de área basal, las que en conjunto aportan el 85 % del área basal del bosque y que en su mayoría está contenida por dos especies, contrastando los bosques de Puyehue y Correntoso, indicando de acuerdo a Aravena *et al.*(2002), que Llancahue se encuentra en un estado sucesional menos desarrollado, aunque este resultado probablemente se debe a su historial de intervención (Donoso 2014). En tanto, Senda Darwin al igual que Puyehue y Correntoso, con este valor de IR se representan casi la totalidad de las especies del dosel, aunque con una área basal 74% a raíz al aporte entregado por *T. stipularis* (10% aprox.), que no es una especie del dosel dominante.

5.2.4 Alturas de las especies

Se observa que no más de 8 especies de 27 presentes en los bosques estudiados, pueden acceder a los estratos superiores (Figura 9). Además los diferentes grupos funcionales de especies presentan umbrales de altura que no pueden superar, por ejemplo, especies como *A. luma*, *A. meli*, *C. paniculata*, *G. avellana* y *L. apiculata*, componen un grupo de 6 especies que comúnmente presenta individuos en los estratos intermedios que no superan los 25 m. Después de este límite solo se manifiestan las especies que comúnmente dominan el bosque (IR>5%) y que componen el estrato superior (p.ej. *E. cordifolia*), en general no superan los 40 m de altura, aunque en ocasiones muy particulares pueden llegar a alturas aproximadas de 45 m. Finalmente, especies como *N. dombeyi* superan notoriamente a las demás, llegando incluso hasta los 52 m de altura, contribuyendo notoriamente en el área basal del bosque (Donoso & Lusk 2007).

5.3 Influencia del suelo

Las diferencias observadas entre las alturas de los bosques estudiados, estarían condicionadas por factores relacionados con las propiedades físicas y de nutrientes de los suelos (Anexo 5).

Respecto a propiedades físicas, los suelos de Llancahue (serie Los Ulmos), muestra un claro aumento de la densidad aparente a partir de los 66 cm de profundidad. Los suelos de Puyehue (serie Puyehue) presentan una baja densidad aparente y gran porcentaje de agua aprovechable en todo el perfil de suelo. Los suelos de Correntoso (serie Ralún) tienen como factor limitante la profundidad del suelo, ya que evidencia cementación a los 120 cm de profundidad (CIREN 2003), que sumado a la alta precipitación de la zona, provoca un aumento en el nivel de la napa freática, afectando el espacio arraigable, por lo cual las raíces se desarrollan principalmente en los primeros horizontes (CONAF 1997). Igualmente los suelos de Senda Darwin (serie Calonje) presentan a la profundidad como principal factor limitante, lo que sumado a la topografía plana y drenaje restringido pueden restringir el desarrollo de las especies.

Respecto a los nutrientes, En general todos los sitios presentan valores bajos (suma de bases), debido a la lixiviación que provocan las altas precipitaciones que superan los 2000 mm anuales (Anexo 6). Sin embargo, los suelos de cenizas volcánicas recientes (Andisoles) presentan mayores reservas de nutrientes (N y P) que aquellos suelos de cenizas volcánicas antiguas, los que son utilizados por las diferentes especies que allí crecen (IREN 1978, Gallardo *et al.* 2012). El carbono orgánico en tanto, es una importante fuente primaria de nutrientes tales como el nitrógeno, fósforo y azufre (Aguilera 2000, Martines *et al.* 2008). Además mejora la porosidad del suelo permitiendo el aumento de la capacidad de almacenamiento de agua (Martines *et al.* 2008), que las plantas utilizan en las épocas menos lluviosas (Schlatter 2003), evitando que la escasez de este recurso sea un factor limitante en el desarrollo de la estructura del bosque (Valladares *et al.* 2004).

Los suelos de Puyehue presentan condiciones favorables de fertilidad que influyen en la productividad del bosque, situación observable en su área basal y en las diferencias de alturas entre individuos de diámetros similares de los distintos bosques. En el caso de Llancahue, los principales factores limitantes son a nivel de nutrientes, porcentaje de carbono orgánico y capacidad de agua aprovechable, aunque estas limitantes no restringen las alturas máximas del bosque. Mientras que en Correntoso y

Senda Darwin la profundidad del suelo restringiría las alturas máximas de estos bosques. En el caso de la capacidad de agua aprovechable, este factor estaría compensado por las altas precipitaciones de los sitios que en general no presentan estación seca en verano (Anexo 6). En Senda Darwin se observaron diferencias estructurales con los otros rodales que en este caso pudieron ser provocadas por la profundidad de suelo, que es la característica que mayor diferencia muestra con el resto de los bosques.

5.4 Desafíos de investigación

Es necesario caracterizar la estructura vertical de más bosques antiguos, ya sean siempreverde u otros tipos forestales, para comprobar si los resultados de las distribuciones de alturas expresadas en el presente trabajo son una generalidad de los bosques templados o por el contrario se expresan de maneras diferentes. Sumado a lo anterior es necesario como segundo paso de la caracterización de la distribuciones de altura, representar las distribuciones de la biomasa del follaje, ya que de esta forma se muestra de una manera diferente la distribución de las alturas, ya que tiene la característica de ser una distribución más densa en la parte alta del dosel y menos densa en la parte baja (Franklin & Van Pelt 2004).

6. CONCLUSIONES

Llancahue presentó varios índices que indican un estado sucesional menor a los de los demás bosques, aunque dichos índices posiblemente se hayan visto afectados por el historial de intervención antrópica que se efectuó en este bosque, lo pondría en evidencia la sensibilidad de la estructura vertical para reflejar alteraciones de carácter antropogénico sobre ella.

Se observó que los atributos verticales presentan variaciones entre los distintos bosques, los que podrían estar influenciados por diferencias en las condiciones de sitios de cada rodal, diferencias en los estados sucesionales (historial de perturbaciones) y diferencias en el estado de conservación. Sin embargo los bosques siempreverde de Llancahue, Puyehue y Correntoso se mantienen bajo parámetros funcionales similares, mientras Senda Darwin presenta una configuración de sus atributos muy distinta, permitiendo afirmar que se trata de un bosque diferente a los demás, dejando expuesta la presencia de dos tipos de estructura vertical de los bosques antiguos de Chile.

Los resultados de las distribuciones de alturas sugieren que el factor lumínico y la complementariedad lumínica de las especies juegan un papel preponderante en la estratificación del bosque, en la formación de grupos de especies en distintas alturas del dosel, y en las asimetrías de las distribuciones de alturas de las especies con diferentes niveles de tolerancia a la sombra. Comprobando la formación de diferentes nichos verticales a los cuales las especies se adaptan. Es importante señalar en este punto, que son las especies las que en primer lugar modifican el ambiente lumínico y son estas mismas quienes se adaptan al ambiente propiamente creado.

El suelo es uno de los factores que influyen en la condición de sitio, en el caso de los bosques estudiados sería responsable de condicionar las características de estructura de los rodales. Los sitios con condiciones de fertilidad favorable permiten la formación de bosques con elevados valores de alturas máximas y área basal, mientras que en situaciones de suelos de poca profundidad se ven restringidas las alturas máximas que pueden alcanzar las especies pertenecientes al dosel superior. Adicionalmente la condición de suelo con drenaje restringido propiciaría características de estructura vertical particulares como en el caso de Senda Darwin.

Se observó que la estratificación expresada por los bosques estudiados, es un comportamiento general de las distribuciones de alturas de cada rodal, ya que se refleja en escalas espaciales menores, así como también por especies tolerantes e intolerantes a las sombra. A raíz de esto, es pertinente aceptar la existencia de dos tipos de distribuciones de alturas, una unimodal y bimodal. En caso de las distribuciones bimodales, existe más evidencia para aceptarla como condición característica de las distribuciones de alturas de los bosques antiguos Siempreverde. Ahora, teniendo en cuenta que los bosques antiguos se desarrollan en extensos lapsos cronológicos, se podría considerar que quizás no haya pasado suficiente tiempo para que los cuatro rodales estudiados alcancen distribuciones normales, sin embargo, la evidencia observada en este trabajo es concluyente y no permite aceptar la hipótesis planteada.

7. REFERENCIAS

- Aguilera, S.M. 2000. Importancia de la protección de la materia orgánica en suelos. Simposio Proyecto Ley Protección de Suelo. Boletín N° 14. Valdivia, Chile, p. 77-85.
- Altamirano, A., Lara, A. 2010. Deforestación en ecosistemas templados de la precordillera andina del centro-sur de Chile. *Bosque* 31(1): 53–64.
- Aravena, J.C., Carmona, M.R., Pérez, C.A. & Armesto, J.J. 2002. Changes in tree species richness stand structure and soil properties in a successional chronosequence of forest fragments in northern Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75, 339–360.
- Armesto J., C. Villagrán, & C. Donoso. 1994. Desde la era glacial a la industrial: La historia del bosque templado Chileno, Chile. *Revista Ambiente y desarrollo*. 10(1): 66–72.
- Bannister, J., C. LeQuesne & A. Lara. 2008. Estructura y dinámica de bosques de *Pilgerodendron uviferum* afectados por incendios en la Cordillera de la Costa de la Isla Grande de Chiloé. *Bosque* (Valdivia), 29: 33–43.
- Bannister, J.R., Donoso, P.J. & Bausch, J. 2012. Persistence of the slow growing conifer *Pilgerodendron uviferum* in old-growth and fire-disturbed southern bog forests. *Ecosystems*, 15, 1158–172.
- Bausch, J. Puettmann, K. Messier, C. 2009. Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management*, 258/4, 525-537.
- Beinroth F.H., Luzio W. L., Maldonado F. P., and Eswaran H. 1985. Proceedings of the Sixth International Soil Classification Workshop, Chile and Ecuador. Part 1: Papers. Sociedad Chilena de la Ciencia del Suelo, Santiago, Chile.
- Brokaw, N.V.L. & R.T. Busing. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in ecology and evolution* 15: 183-188.

Canavos, G. 1988. "Probabilidad y estadística. Aplicaciones y métodos." McGrawHill/ Interamericana de México, SA. México.

CIREN. 2003. Estudio Agrológico X Región. Descripciones de suelos, materiales y símbolos. Publicación No 123. Centro de Información de Recursos Naturales (CIREN), Santiago, Chile. 374 p.

CONAF. 2008. Plan de manejo parque nacional Puyehue. Chile.

CONAF. 1997. Plan de manejo parque nacional alerce andino (periodo 1998-2007). Chile.

Curtis, J.T. & McIntosh, R.P. 1951. An upland forest continuum of the prairie–forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32, 476–496.

Di Castri F., & Hajek E. 1976. Bioclimatología de Chile. *Editorial Universidad Católica de Chile*.

Díaz, I.A., Armesto, J. & Reid, S. 2005. Linking forest structure and composition: avian diversity in successional forests of Chiloe' Island, Chile. *Biological Conservation*, 123, 91-101.

Díaz, I.A., Sieving, K., Peña, M., Larrain, J. & Armesto, J.J. 2010. Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: A neglected functional component. *Forest Ecology and Management*, 259, 1490-1501.

Donoso, C. 1981. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Documento de trabajo N° 38. Investigación y Desarrollo Forestal, CONAF-FAO, pp. 70.

Donoso, C. 1989. Antecedentes básicos para la silvicultura del tipo forestal Siempreverde. *Bosque* 10(1): 37-53.

Donoso, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. Santiago, Chile. *Editorial Universitaria*.

Donoso, C. 2006. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. *Marisa Cúneo Ediciones*, Valdivia, Chile.

Donoso, C., Escobar, B. & Urrutia J. 1985. Estructura y estrategias regenerativas de un bosque virgen de Ulmo (*Eucryphia cordifolia* Cav.)-Tepa (*Laurelia philippiana* Phil.) en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 58: 171-186.

Donoso, C., González, E.M., Lara, L. (Editores). 2014. Ecología forestal, bases para el manejo sustentable y conservación de los bosques nativos de Chile. *Ediciones UACH*. Valdivia, Chile.

Donoso, C., Grez, R., Escobar, B. & Real, P. 1984. Estructura y dinámica de bosques del tipo forestal siempreverde de un sector de Chiloé insular. *Revista Bosque*. 5(2): 82–104.

Donoso, P.J., Nyland, R.D. 2005. Seeding density according to structure, dominance and understory cover in old-growth forest stands of the evergreen forest type in the coastal range of Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78(1): 51-63.

Donoso, P.J., Lusk, C.H. 2007. Differential effects of emergent *Nothofagus dombeyi* on growth and basal area of canopy species in an old-growth temperate rainforest. *Journal of Vegetation Science*. 18: 675-684.

Donoso, P.J., Frene, C., Flores, M., Moorman, M.C., Oyarzún, C.E., Zavaleta, J.C. 2014. Balancing water supply and old-growth forest conservation in the lowlands of southcentral Chile through adaptive co-management. *Landscape Ecol* (2014), 29:245–260. DOI 10.1007/s10980-013-9969-7.

Donoso, P.J., Little, C., Neira, E., Reyes, R., Rutherford, P., Zamorano, C. 2003. Propuesta Técnica. Plan de desarrollo integral del Predio Llancahue. Valdivia, Chile. Instituto Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. 32 p.

FAO, 2010. Global Forest Resources Assessment. Progress Towards Sustainable Forest Management. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.

- Figuroa, J. A., Lusk, C. H. 2001. Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New Phytologist*, 152: 483–489.
- Franklin, J.F., & R. Van Pelt. 2004. Spatial aspects of complexity in old-growth forests. *Journal of Forestry*, 102: 22-28.
- Gallardo, M. B., Perez, C., Nuñez-Avila, M. C., & Armesto, J. J. 2012. Desacoplamiento del desarrollo del suelo y la sucesión vegetal a lo largo de una cronosecuencia de 60 mil años en el volcán Llaima, Chile. *Revista Chilena De Historia Natural* 85: 291-306.
- Gerding, V. & Thiers, O.. 2002. Characterization of soils of *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Blume forests, in Tierra del Fuego. Chile. *Revista Chilena Historia Natural*, 75: 819-833.
- González, M.E., Lara, A., Urrutia, R. & Bosnich, J. 2011. Cambio climático y su impacto potencial en la ocurrencia de incendios forestales en la zona centro-sur de Chile (33° – 42° S). *Bosque* 32, 215-219.
- Gutiérrez, A.G. & Huth, A. 2012. Succiossional stages of primary temperate rainforest of Chiloé Island, Chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14: 243-256.
- Gutiérrez, A.G., Armesto, J.J., Aravena, J.C. 2004. Disturbance and regeneration dynamics of an old-growth North Patagonian rain forest in Chiloe Island, Chile. *Journal of Ecology*. 92: 598–608.
- Gutiérrez A.G., Armesto J.J., Aravena J.C., Carrasco N.V., Christie D.A., Carmona M.R., Pérez C., Peña P.M., Huth A. 2009. Structural and environmental characterization of old-growth temperate.
- IREN. 1978. Estudio de suelos de la provincia de Valdivia. Santiago, Chile.

- Luzio, W., Casanova M., Seguel O. 2010. Suelos de Chile. Luzio W. (Editor). Universidad de Chile. 346 p.
- Lusk, C. & Kelly, C. 2003. Interspecific variation in seed size and safe sites in a temperate rain forest. *New Phytologist* 158: 535-541.
- Lusk, C. & A. Ortega. 2003. Vertical structure and basal area development in second-growth *Nothofagus* stands in Chile. *Journal of Applied Ecology*, 40:639-645.
- Magurran, A.E. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Pub., Maldan, MA.
- Martínez H., Fuentes E., & Acevedo H, Edmundo. 2008. Carbono orgánico y propiedades del suelo. *Revista de la ciencia del suelo y nutrición vegetal*, 8(1), 68-96.
- Moret, A.Y., L. Valera, A. Mora, V. Garay, M. Jerez, M. Plonczk, N. Ramírez, & D. Hernández. 2008. Estructura horizontal y vertical de *Pachira quinata* (Jacq.) W.S. Alverson, (Bombacaceae) en el bosque universitario "El Caimital", Barinas, Venezuela. *Ecotrópicos*, 21: 62-74.
- Parada, J. T., Jara, V. C. & Lusk, C. H. 2003. Distribución de alturas máximas de especies en rodales antiguos de selva Valdiviana, Parque Nacional Puyehue. *Revista Bosque* 24(2): 63–67.
- Parker, G. & Brown, M. 2000. Forest Canopy Stratification-Is It Useful? *American Naturalist*, 155: 473–484.
- Parker, G.G. 1997. Canopy structure and light environment of an oldgrowth Douglas-fir/western hemlock forest. *Northwest Sci.* 71:261–270.
- Parker G.G. , Davis M.M. & Chapotin S.M. 2002. Canopy light transmittance in Douglas-fir–western hemlock stands. *Tree Physiology* 22: 147–157.

Peralta, P.M. 1975. Tipificación de algunos suelos en algunas formaciones botánicas de la Cordillera de los Andes. *Fac. Ciencias Forestales U. Chile. Bol. Tecn.* 31, 44-50.

Pierce, L. and Running, S. 1988. Rapid Estimation of Coniferous Forest Leaf Area Index Using a Portable Integrating Radiometer. *Ecology*, 69:1762–1767.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2014. R: A language and environment for statistical computing. Versión 3.1.0. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Salazar, O., Casanova, M. & Luzio, W. 2005. Correlación entre world reference base y soil taxonomy para los suelos de la X Región de Los Lagos de Chile. *Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal*, 5 (2) 35-45.

Saldaña, A. & C., 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. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 639-650.

Schlatter J, R. Grez & V. Gerding. 1981. Manual para el reconocimiento de suelos. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 81 pp.

Spies, T.A., Franklin, J.F. 1991. The structure of natural young, mature and old growth Douglas-Fir forests in Oregon and Washington. U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, pp. 91–11.

Terborgh, J. .1985. “The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests”, *American Naturalist*, 126: 760-777.

Valladares, F., Aranda, I., Sanchez-Gomez, D. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. en: Valladares, F. (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S.A, Madrid, España, pp. 335–369.

Van Pelt, R., and J.F. Franklin. 2000. Influence of canopy structure on the understory environment in tall, old-growth, conifer forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 30: 1231-1245.

Veblen, T.T. 1985a. Forest development in tree-fall gaps in the temperate rain forests of Chile. *National Geographic Research* 1: 162–183.

Veblen T.T., C Donoso, F Schlegel, B Escobar. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *Journal of Biogeography* 8: 211–247.

Veblen, T.T., R.S. Hill Y J. Read (Eds.). 1996c. *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.

Veblen, T.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: M.F. Arturi, J.L.

ANEXOS

Anexo 1. Números de individuos por especie presentes en cada clase de altura expresado en una hectárea, en los rodales Llancahue y Puyehue

Rodal Especie	Clases de alturas											Total
	0-5	5,1-10	10,1-15	15,1-20	20,1-25	25,1-30	30,1-35	35,1-40	40,1-45	45,1-50	50,1-55	
Llancahue												
Aepu	2	23	9	12	10	7	0	0	0	0	0	63
Amlu	0	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Amme	0	5	1	3	0	0	0	0	0	0	0	9
Dadi	2	2	1	4	0	0	0	0	0	0	0	9
Drwi	0	3	1	16	0	0	0	0	0	0	0	20
Euco	0	5	3	3	2	4	3	0	0	0	0	20
Geav	1	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Laph	1	37	24	19	10	4	0	1	0	0	0	96
Lase	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Lofe	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Myov	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Mypl	1	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Posa	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	3
Rhsp	0	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	7
Saco	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Wetr	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2
Total	7	102	46	58	23	17	3	1	0	1	0	258
Puyehue												
Aepu	0	5	11	6	5	8	4	1	0	0	0	40
Amlu	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	4
Capa	1	1	5	6	0	0	0	0	0	0	0	13
Dadi	0	2	2	2	2	4	8	6	0	0	0	26
Euco	0	0	0	1	0	3	5	5	0	0	0	14
Geav	0	1	5	3	1	0	0	0	0	0	0	10
Laph	0	8	17	16	23	20	19	7	0	0	0	110
Luap	0	2	2	0	5	0	0	0	0	0	0	9
Mypl	0	15	24	7	0	0	0	0	0	0	0	46
Nodo	0	0	0	0	0	0	1	3	2	3	1	10
Rhsp	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Wetr	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	4
Total	1	35	70	42	38	36	38	23	2	3	1	289

Anexo 2. Números de individuos por especie presentes en cada clase de altura expresado en una hectárea, en los rodales Correntoso y Senda Darwin.

Rodal Especie	Clases de alturas							Total
	0-5	5,1-10	10,1-15	15,1-20	20,1-25	25,1-30	30,1-35	
Correntoso								
Amlu	0	32	38	17	1	0	0	88
Capa	0	16	11	11	1	0	0	39
Crho	0	11	1	0	0	0	0	12
Drwi	0	4	6	18	40	3	0	71
Emco	0	0	1	1	0	0	0	2
Euco	0	2	2	3	4	2	0	13
Laph	0	22	18	27	24	2	0	93
Lofe	0	3	2	1	1	0	0	7
Mych	0	2	1	0	0	0	0	3
Myex	0	8	2	0	0	0	0	10
Noni	0	0	0	1	7	7	4	19
Ponu	0	0	0	1	1	0	0	2
Saco	0	4	5	8	9	4	0	30
Wetr	0	1	0	0	0	0	0	1
Total	0	105	87	88	88	18	4	390
Senda Darwin								
Amlu	0	13	4	0	0	0	0	17
Capa	0	39	25	1	0	0	0	65
Crho	0	6	0	0	0	0	0	6
Drwi	2	38	25	9	2	0	0	76
Laph	0	0	1	2	0	0	0	3
Mypa	0	2	0	0	0	0	0	2
Noni	0	6	13	2	4	5	0	30
Ponu	4	25	34	26	3	1	0	93
Saco	0	3	2	1	1	0	0	7
Test	2	127	56	1	0	0	0	186
Wetr	0	0	0	1	2	2	0	5
Total	8	259	160	43	12	8	0	489

Anexo 3. Clasificaciones de tolerancia a la sombra de las especies de los bosques estudiados. To = tolerante a la sombra, In = intolerante a la sombra, Int = tolerancia intermedia. X = Presente (fuente; Figueroa & Lusk 2001, Lusk & Kelly 2003, Saldaña & Lusk 2003, Gutiérrez *et al.* 2009).

Especies	Codigo	Tolerancia	Especies	Codigo	Tolerancia
<i>Aextoxicon punctatum</i>	Aepu	To	<i>Myrceugenia chrysocarpa</i>	Mych	To
<i>Amomyrtus luma</i>	Amlu	To	<i>Myrceugenia exsucca</i>	Myex	To
<i>Amomyrtus meli</i>	Amme	Int	<i>Myrceugenia ovata</i>	Myov	To
<i>Caldcluvia paniculata</i>	Capa	To	<i>Myrceugenia parvifolia</i>	Mypa	To
<i>Crinodendron hookerianum</i>	Crho	Int	<i>Myrceugenia planipes</i>	Mypl	To
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Dadi	In	<i>Nothofagus dombeyi</i>	Nodo	In
<i>Drimys winteri</i>	Drwi	In	<i>Nothofagus nitida</i>	Noni	In
<i>Embothrium coccineum</i>	Emco	In	<i>Podocarpus nubigenus</i>	Ponu	To
<i>Eucryphia cordifolia</i>	Euco	In	<i>Podocarpus salignus</i>	Posa	Int
<i>Gevuina avellana</i>	Geav	Int	<i>Rhaphithammus spinosus</i>	Rhsp	Int
<i>Laureliopsis philippiana</i>	Laph	To	<i>Saxegothaea conspicua</i>	Saco	To
<i>Laurelia sempervirens</i>	Lase	Int	<i>Tepualia stipularis</i>	Test	In
<i>Lomatia ferruginea</i>	Lofe	In	<i>Weinmannia trichosperma</i>	Wetr	In
<i>Luma apiculata</i>	Luap	To			

Anexo 4. Percentiles de las distribuciones de altura de los bosques estudiados, en rojo percentil 97%, que determina la altura donde comienza el estrato emergente.

Percentil	Bosque			
	Llancahue (m)	Puyehue (m)	Correntoso (m)	Senda Darwin (m)
0%	2,60	4,70	7,00	1,60
10%	6,20	9,58	9,00	7,13
20%	6,80	11,40	10,00	7,75
30%	8,20	13,18	11,00	8,37
40%	9,78	15,62	13,00	9,02
50%	11,75	19,80	16,00	9,88
60%	15,02	23,40	18,00	10,55
70%	17,00	27,26	20,00	11,82
80%	19,66	31,40	22,00	13,00
87%	22,27	33,96	23,00	15,00
90%	23,86	35,02	24,00	16,67
97%	28,49	37,92	27,30	21,36
100%	48,10	51,90	33,00	28,06

Anexo 5. Resultados de la prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov para las especies con IR>5% de los bosques estudiados. Valores de P>0,05 no siguen una distribución de datos normal. Marcado de color las distribuciones alturas normales.

Llancahue		Correntoso	
Aepu	p-value = 0.0008052	Amlu	p-value = 0.002013
Drwi	p-value = 0.001661	Capa	p-value = 0.0007602
Euco	p-value = 0.07957	Drwi	p-value = 2.406e-06
Laph	p-value = 0.009617	Euco	p-value = 0.2913
		Laph	p-value = 0.00138
		Noni	p-value = 0.1448
		Saco	p-value = 0.4504
Puyehue		Senda Darwin	
Aepu	p-value = 0.01378	Capa	p-value = 0.07977
Dadi	p-value = 0.03142	Drwi	p-value = 0.0007493
Euco	p-value = 0.1293	Noni	p-value = 0.009074
Laph	p-value = 0.3152	Ponu	p-value = 0.02031
Mypl	p-value = 0.06776	Test	p-value = 0.00359
Nodo	p-value = 0.8696	Wetr	p-value = 0.6157

Anexo 6. Propiedades físicas de las series de suelos de los bosques estudiados (Ciren 2003, Beinroth *et al.* 1985).

Bosque	Serie de Suelo	Horizonte					
		1	2	3	4	5	6
PROFUNDIDAD (cm)							
Llancahue	Los Ulmos	0 - 7	7 - 27	27 - 66	66 - 115	115 - 166	166 - 200
Puyehue	Puyehue	0 - 32	32 - 63	63 - 112	112 - 162	162 - 200	
Correntoso	Ralún	0 - 20	20 - 37	37 - 65	65 - 81	81 - 91	91 - 120
Senda Darwin	Calonje	0 - 9	9 - 25	25 - 38	38 - 55		
SUMA DE BASES (cmol+/kg)							
Llancahue	Los Ulmos	6,7	0,9	2,3	1,4	1,2	1,1
Puyehue	Puyehue	2,6	1	0,9	1,2	1,1	
Correntoso	Ralún	2,67	2,22	2,66	1,59	1,29	1,52
Senda Darwin	Calonje	1,67	1,15	0,43	0,38		
DENSIDAD APARENTE (g/cm ³)							
Llancahue	Los Ulmos	0,83	0,9	0,87	1,14	1,11	1,1
Puyehue	Puyehue	0,64	0,55	0,75	0,85	0,88	
Correntoso	Ralún	0,83	0,88	0,87	0,89	0,82	0,85
Senda Darwin	Calonje	0,66	0,74	0,98	0,9		
CARBONO ORGANICO (%)							
Llancahue	Los Ulmos	6,54	4,29	2,38	0,6	0,58	0,53
Puyehue	Puyehue	10,1	6,26	5,4	5,27	3,68	
Correntoso	Ralún	4,8	4,9	6,9	3,4	1,9	3,4
Senda Darwin	Calonje	20,3	21,9	5,7	5,2		
AGUA APROVECHABLE (%)							
Llancahue	Los Ulmos	18,6	18,8	15	14	15,4	15,5
Puyehue	Puyehue	48,1	111,4	123,2	157,7	172,7	
Correntoso	Ralún	8,8	10,3	13	16,7	12,4	13,8
Senda Darwin	Calonje	15	12,3	12,3	10,1		

Anexo 7. Precipitaciones anuales aproximadas en los bosques estudiados. Fuentes, Llancahue: Estación meteorológica Llancahue; Puyehue: Estación meteorológica Anticura; Correntoso: conaf 2007, plan de manejo parque nacional alerce andino; Senda Darwin: estación meteorológica Senda Darwin.

Bosque	Precipitación (mm)												
	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
Llancahue	102	97	134	179	291	298	295	241	168	122	133	119	2179,0
Puyehue	182,2	157	234,8	336,5	438,1	529,9	395,6	345,9	254,7	279,4	242,6	237,1	3633,8
Correntoso	178,9	145,3	166,2	219,6	371,6	291,4	371	327,3	263,2	227,1	192	206	2959,6
Senda Darwin	77,1	240,1	75,8	161	267	289,1	209,6	284	123	65,5	61,6	282,2	2136,0