

# **Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile**

Thomas T. Veblen<sup>1</sup>, Thomas Kitzberger<sup>2</sup> y Ricardo Villalba<sup>3</sup>

<sup>1</sup> University of Colorado, Boulder, CO, USA - <sup>2</sup> Universidad del Comahue, Bariloche, Argentina

<sup>3</sup> CRICYT, Mendoza, Argentina  
e-mail: [veblen@colorado.edu](mailto:veblen@colorado.edu)

## Resumen

El presente capítulo describe los cambios de paradigma que se produjeron en el desarrollo de la teoría de dinámica de la vegetación y presenta brevemente estudios de casos provenientes de la región de los bosques templados de los Andes del Sur que ejemplifican los conceptos y aproximaciones contemporáneas al estudio de la dinámica de bosques. La teoría sucesional clásica enfatizaba la naturaleza predecible y ordenada de la sucesión con estados finales climáticos de la vegetación de máxima estabilidad y en equilibrio con el clima regional. Con ella se buscaban causas universales de sucesión que pudieran ser aplicadas de igual forma en todos los ecosistemas. En contraposición a estos modelos determinísticos de desarrollo y equilibrio, las explicaciones contemporáneas y reduccionistas de la dinámica de la vegetación, asignan un rol importante a los procesos estocásticos o quasi-estocásticos de disturbio y dispersión, los gradientes de recursos, las fluctuaciones ambientales, las interacciones biológicas y las características de historia de vida de las especies. Varias hipótesis mutuamente no excluyentes pueden explicar las similitudes entre patrones sucesionales en forma consistente con condiciones y eventos específicos del sitio ("condiciones iniciales").

Las aproximaciones actuales al estudio de la dinámica de la vegetación interpretan la heterogeneidad de los mosaicos de comunidades en función tanto de la discontinuidad espacial del ambiente abiótico subyacente como de la heterogeneidad espacial ("patchiness") asociado a disturbios naturales o antropogénicos. Dentro de esta nueva perspectiva de cambio de la vegetación por dinámica de parches, ha surgido el concepto de régimen de disturbio como un paradigma integrador de estudios de dinámica de la vegetación tanto a escalas de rodal como de paisaje. Más

recientemente, grandes esfuerzos fueron dirigidos a comprender la influencia de la variación climática sobre los regímenes de disturbio y sus consecuencias sobre la dinámica de bosques. La dinámica de los bosques de los Andes del Sur ilustran la utilidad de la perspectiva de dinámica de parches y sirven como base empírica para mostrar la transición de paradigmas de equilibrio a no-equilibrio ocurrida durante los años 70s. Se presentan en forma resumida las investigaciones recientes y en curso sobre dinámica de bosques de la región de los Andes del Sur, con el propósito de examinar los siguientes problemas conceptuales y metodológicos: 1) desarrollo de modelos apropiados de dinámica de bosques; 2) aplicación del concepto de régimen de disturbio; 3) integración de estudios de dinámica de bosques con estudios de interacción entre disturbios a varias escalas espaciales; y 4) evaluación de la influencia de las variaciones climáticas sobre la dinámica de bosques.

## Introducción

La dinámica de bosques se centra en el estudio de los cambios sucesionales y de dinámica de regeneración que ocurren en bosques. En el primer caso, se trata de cambios direccionales en la composición de especies del bosque mientras que en el segundo se consideran los cambios estructurales y demográficos que mantienen la misma o similar composición de especies ([Oliver y Larson 1990](#), [Veblen 1992](#)). Los estudios de la dinámica de bosques se centran en los procesos demográficos que determinan las características del bosque tales como sus estructuras de edades, de tamaños y su composición específica. El presente capítulo realiza una breve revisión de los cambios de paradigmas tradicionales a paradigmas contemporáneos que tuvieron lugar durante el

desarrollo de las teorías de dinámica de la vegetación. A su vez se presentan estudios llevados a cabo en los bosques templados de la región de los Andes del Sur para ejemplificar conceptos y aproximaciones al estudio de la dinámica de bosques. Dada la importancia de los disturbios en esta región, como caídas masivas por viento, avalanchas de nieve, deslizamientos de terreno y fuego (Veblen, 1985a; Veblen y Ashton, 1978; Veblen *et al.*, 1981; Heusser, 1987; Markgraf y Anderson, 1994; Kitzberger *et al.*, 1995; 1997; Rebertus *et al.*, 1997), se enfatiza en forma particular el papel que cumplen dichos eventos en la dinámica de bosques.

Cabe aclarar que el propósito de este capítulo no es el de revisar en forma exhaustiva el conocimiento actual de la dinámica de los bosques templados de Sudamérica, lo cual se presenta en otros capítulos de este libro y otras revisiones recientes (Donoso, 1993, Veblen *et al.*, 1995, 1996a, Armesto *et al.*, 1996, Donoso y Lara, 1999). El énfasis de este capítulo es el avance del conocimiento empírico conjunto con el progreso teórico en el campo de los estudios de la dinámica de bosques. Por ello, en la sección titulada “Algunos Aspectos de La Investigación Actual en la Región de los Andes del Sur” no se incluyen descripciones detalladas de los varios tipos forestales. Para descripciones y mapas de las distribuciones de estos tipos forestales y tratamientos comprensivos de su ecología deben verse los otros capítulos de este libro y también los trabajos publicados sobre los bosques chilenos (Armesto *et al.*, 1996, Donoso y Lara, 1999). El objetivo de este capítulo es presentar algunos aspectos de investigaciones realizadas recientemente sobre la dinámica de estos bosques, colocándolos dentro del contexto de los problemas conceptuales y metodológicos comunes al estudio de la dinámica de bosques en general. Se cubrirán los siguientes

aspectos: 1) desarrollo de modelos conceptuales apropiados en dinámica de bosques; 2) la aplicación del concepto de régimen de disturbio; 3) la integración del estudio de dinámica de bosques e interacciones entre disturbios a diversas escalas espaciales y 4) la ponderación de la influencia de las variaciones climáticas sobre la dinámica de bosques. Común a estos cuatro temas se encuentra la importancia de las escalas espacial y temporal (Fig. 1). Si bien se ha puesto énfasis en la región del norte de Patagonia en Argentina, los problemas son considerados también a latitudes mas altas (Tierra del Fuego) así como en el sur de Chile.

Uno de los temas de este capítulo es el valor heurístico de estudios que comparan la dinámica de bosques a lo largo de gradientes latitudinales y de precipitación (por ejemplo comparaciones Trans-Andinas) en determinadas áreas biogeográficas, en forma análoga a los beneficios obtenidos de las comparaciones Trans-Pacíficas con otras regiones que conformaban el continente de Gondwana (por ejemplo Enright y Hill, 1995, Veblen *et al.*, 1996c). En la sección final del capítulo, se delinean algunas necesidades de futura investigación sobre la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile.

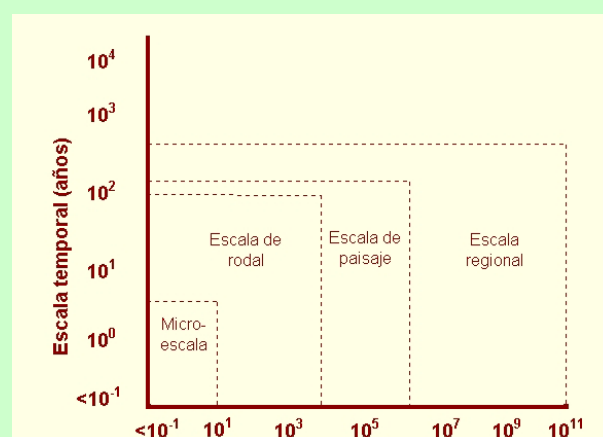


Fig. 1. Diagrama jerárquico de las escalas temporales y espaciales empleadas en la discusión de la dinámica de bosques. Los límites entre las escalas no son siempre rígidos o fijos

## Cambio de paradigma en el estudio de la dinámica de bosques

### *El Cambio hacia un Paradigma de No-Equilibrio*

El concepto tradicional de clímax, tal como lo formulaba [F. E. Clements](#) (1916), enfatizaba la dominancia continua en un dado sitio por el mismo ensamble de especies como resultado de la capacidad de especies climácicas de establecerse y crecer bajo la influencia de adultos de la misma especie. Bajo la teoría sucesional clementsiana, un estado climácico que se auto-perpetúa es la culminación de cambios progresivos en la composición de especies, determinados por el arribo secuencial de propágulas al sitio y por cambios ambientales inducidos por especies pioneras (es decir cambios autogénicos) que favorecen el establecimiento y reproducción de especies características de etapas más tardías. [Clements](#) (1916) sostenía que luego de un disturbio se desencadena una sucesión altamente predecible de diferentes estados de la vegetación hasta alcanzar un estado de máxima integración entre especies, cuya composición se auto-perpetúa.

[Clements](#) (1916) equiparó a la sucesión con el desarrollo de un super-organismo. Argumentaba que comunidades que partían de distintos estados iniciales por causas históricas o ambientales, convergerían a través del proceso de sucesión hacia la vegetación climácica cuyas características eran dictadas principalmente por el clima regional. El clímax por ende era considerado como condición de gran estabilidad en la cual la vegetación había alcanzado un equilibrio con el clima reinante. La teoría sucesional clásica adhería al paradigma de equilibrio al asumir que toda comunidad progresaría invariablemente a una composición estable y en equilibrio con el clima regional. Era además determinística al postular que el desarrollo del

clímax era tan ordenado y predecible como el desarrollo vital de un organismo. Un énfasis en la estabilidad de la vegetación también era típico de los estudios fitosociológicos europeos durante la primera mitad del siglo XX ([Braun-Blanquet, 1932](#)). La tendencia de considerar la vegetación como un fenómeno estático es evidente en los estudios fitosociológicos llevado a cabo a mediados del siglo XX en el sur de Chile ([Oberdorfer, 1960](#), [Schmithusen, 1960](#)).

Las ideas sucesionales clásicas dominaron el campo de la ecología vegetal durante la primera mitad del siglo XX a pesar de tempranas y agudas críticas. Por ejemplo, [Gleason](#) (1917, 1926, 1927) rechazó la aseveración de que las comunidades vegetales eran entidades orgánicas altamente integradas y enfatizó el comportamiento único e individualista de las especies así como el papel de los eventos aleatorios (estocásticos). Si bien Gleason fue inicialmente ignorado por la mayoría de los ecólogos, su fuerte desafío a los supuestos fundamentales de la teoría sucesional clementsiana son hoy en día ampliamente aceptados ([Glenn-Lewin et al., 1992](#)). [Tansley](#) (1935) criticó duramente el supuesto de la teoría clásica de la convergencia de la vegetación de todo sitio de una región hacia una única comunidad climácica. El argumenta que factores locales como tipo de sustrato y posición topográfica, conducirían la sucesión a distintos tipos de clímax. Por ello, si bien el concepto de policlímax de Tansley era aún de equilibrio en su supuesto de un desarrollo progresivo a determinados clímax, su visión era menos determinista al atribuir importancia a otros factores no climáticos.

Otras críticas que surgieron en pleno auge de la teoría sucesional de Clements, pero que ya presagiaban visiones contemporáneas de la dinámica de la vegetación, ponían su énfasis en la importancia de disturbios periódicos que a menudo

impedían el desarrollo de vegetación de tipo climática (Jones, 1945, Whittaker, 1953, Raup, 1957). Estos apuntaban al supuesto de estabilidad de largo plazo del ambiente físico, argumentando que ésta no se correspondía con datos empíricos que demostraban una alta inestabilidad en la mayoría de los sitios. Estudios recientes llevados a cabo en una gran variedad de hábitats, demuestran la importancia de componentes espaciales y temporales de disturbios naturales repetidos, los cuales impedirían alcanzar los estados climáticos predichos por la teoría clásica (White, 1979, Sousa, 1984).

Estudios realizados a partir de los años 70s han confirmado muchas de estas críticas tempranas de la teoría clásica de sucesión, incluyendo la importancia de los factores estocásticos en la dinámica de la vegetación tal como lo proponía Gleason (Horn, 1975, Johnstone, 1986, Glenn-Lewin *et al.*, 1992). A pesar de toda la crítica, la identificación de los procesos básicos que operan en la sucesión desarrollada por Clements constituye un importante aporte a la teoría contemporánea, aunque los ecólogos modernos no coincidan con su interpretación original de la importancia relativa atribuida a los diferentes procesos (Pickett *et al.*, 1987). En contraposición a los modelos tradicionales determinísticos y de equilibrio, las explicaciones contemporáneas reduccionistas de la dinámica de la vegetación asignan un importante papel a los procesos estocásticos o quasi-estocásticos de disturbio y de dispersión, los gradientes de recursos, las fluctuaciones ambientales, las interacciones biológicas y las características de historia de vida de las especies (Drury y Nisbet, 1971, 1973, Glenn-Lewin *et al.*, 1992). Si bien actualmente en ecología se trata de explicar semejanzas en los patrones sucesionales, también se enfatiza sobre la importancia de la sucesión temporal de condiciones y eventos en el sitio (es decir las "condiciones iniciales", por ej. la

disponibilidad de propágulos). Además no se considera más a la sucesión como un proceso impulsado exclusivamente por el proceso de "reacción", es decir la modificación ambiental autogénica (por parte de especies vegetales pioneras) (Drury y Nisbet, 1973, Connell y Slatyer, 1977, Peet y Christensen, 1980, McCook, 1994). La teoría clásica ha sido reemplazada por un cúmulo de hipótesis mutuamente no-excluyentes que son aplicables a cualquier secuencia sucesional. Estas hipótesis tienen como denominador común la perspectiva reduccionista que enfatiza la historia de vida e interacciones competitivas de la especie, más que las propiedades emergentes de las comunidades (Peet y Christensen, 1980) y tienen como objetivo encontrar características generales de toda sucesión que forme una base con poder predictivo del cambio en la vegetación (Glenn-Lewin *et al.*, 1992). Una importante aproximación enfatiza las estrategias y compromisos de asignación de recursos y la observación de que estrategias o características de historias de vida particulares, que aseguran el éxito de las especies en determinadas posiciones de los gradientes ambientales, pueden tener su correlato con gradientes temporales de cambio sucesional (Egler, 1954, Drury y Nisbet, 1973). De acuerdo a esta perspectiva, los patrones sucesionales de reemplazo de especies pueden ser explicados a través de correlaciones entre características de historia de vida (por ej. forma de crecimiento, tasa de crecimiento y tolerancia a la sombra) que reflejan limitaciones estructurales sobre la asignación de recursos metabólicos. Por ejemplo especies intolerantes a la sombra tienden a ser de crecimiento rápido y alta capacidad de dispersión mientras que especies tolerantes a niveles lumínicos menores tienden invariablemente a crecer más lentamente y alcanzar tamaños y edades mayores. Entre este tipo de aproximaciones

encontramos la visión de sucesión como el reemplazo de estrategias r por estrategias K ([MacArthur y Wilson, 1967](#)), el esquema bidimensional de [Grime](#) (1979) de estrategias adaptativas a stress y disturbio, la hipótesis de [Tilman](#) (1982, 1990) de la relaciones entre los niveles recursos ("resource ratio hypothesis"), que

de nuevas especies. Si bien estudios subsiguientes demuestran que los mecanismos de sucesión no son tan simples como originalmente los formulaba el modelo de Connell y Slatyer ([Walker y Chapin, 1987](#), [Connell et al., 1987](#)), sus ideas constituyeron el marco conceptual y metodológico dentro del cual se desarrolló la investigación contemporánea en

Causas generales	Procesos contribuyentes o condicionales	Factores modificadores
1. Disponibilidad del sitio	Disturbio de escala gruesa	Tamaño, severidad, frecuencia, distribución
2. Disponibilidad de especies	Dispersión	Patrón del paisaje, agentes de dispersión
	Banco de semillas o renuevos	Tiempo desde el disturbio, historia de uso de la tierra
	Disponibilidad de recursos	Condiciones edáficas, topografía, microclima, historia de uso de la tierra
3. Comportamiento diferencial de las especies	Ecofisiología	Necesidades para germinación, tasas de crecimiento
	Ciclo de vida	Alocación de fotosintatos, comportamiento reproductivo
	Estrés ambiental	Variación climática, historia del sitio
	Competencia	Presencia de competidores, herbivoría, disturbio de escala fina
	Alelopatía	Química del suelo, estructura del suelo, micro-organismos
	Herbivoría, predación y enfermedades	Ciclos de predadores, vigor de plantas, variación climática, heterogeneidad local, defensas contra herbivoría

**Tabla 1.** Resumen jerárquico de las causas, procesos, y factores modificadores de la dinámica de la vegetación (abreviado y modificado de [Pickett et al. 1987](#))

considera entre otras, la asignación de recursos a tejidos aéreos vs. subterráneos, y el esquema de [Noble y Slatyer](#) (1980) basado en atributos vitales en relación a los patrones de disturbio.

[Connell y Slatyer](#) (1977) expanden ideas anteriores de [Egler](#) (1954) y [Drury y Nisbet](#) (1973) y las combinan con un enfoque de interacciones entre especies para desarrollar su influyente modelo de tres trayectorias ("pathways") mecanísticas de la sucesión: facilitación, tolerancia e inhibición. En esencia presentan tres posibilidades alternativas de influencia de especies tempranas sobre tardías: las especies colonizadoras podrían inhibir, no ejercer efecto, o facilitar el establecimiento y/o crecimiento

sucesión, es decir, la puesta a prueba de hipótesis puntuales acerca de las interacciones entre especies. Hoy en día es ampliamente aceptado el hecho de que cambios interpretados como facilitación, inhibición o tolerancia son, en realidad, el resultado de un conjunto de diversos mecanismos, que en combinación producen el patrón de cambio sucesional observado ([Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992](#), [Peet, 1992](#), [McCook, 1994](#), [Fastie, 1995](#)). En la actualidad se reconoce que hay una multitud de factores interactuantes durante la sucesión incluyendo, entre otros, variación en disponibilidad de semillas y de sitios abiertos, diferencias de ciclos vitales ("life

history”), competencia, herbivoría, y cambios en el ambiente físico. [Pickett et al.](#) (1987) han resumido en una forma jerárquica los procesos que contribuyen a la disponibilidad de sitios y especies y rendimiento de especies (Tabla 1).

El énfasis que la teoría clásica pone en períodos largos libres de disturbio no se condice con datos empíricos de historia y dinámica de la vegetación de muchos sitios ([Drury y Nisbet, 1971](#), [Pickett y White, 1985](#)). Debido a la fluctuación climática y la frecuencia de disturbios, son pocos los paisajes en los que el cambio sucesional avanza hacia estadios finales estables. Debido a ello, la visión contemporánea de la dinámica de la vegetación es en esencia "cinética" en el sentido de que no se asume la estabilidad de largo plazo del sitio ni la existencia de estados finales de la sucesión ([Drury y Nisbet, 1971](#)). Por el contrario se enfatiza en la importancia de disturbios repetidos y frecuentes y se acepta como norma el cambio continuo de la vegetación a diversas escalas temporales como la norma ([Pickett y White, 1985](#)). Esta visión "cinética" de la vegetación es la que ha guiado gran parte del desarrollo del conocimiento de la dinámica de los bosques de la región de los Andes del Sur ([Veblen et al., 1981](#), [Donoso, 1993](#), [Veblen et al., 1996b](#)).

#### *La Perspectiva de Dinámica de Parches*

La discontinuidad espacial de la distribución de especies vegetales da lugar frecuentemente a mosaicos de parches que difieren en estructura y/o composición ([Wiens, 1976](#), [Whittaker y Levin, 1977](#), [Pickett y Thompson, 1978](#), [Sousa, 1984](#), [Veblen, 1992](#)). Parte de estas discontinuidades reflejan la heterogeneidad del ambiente abiótico. Sin embargo, en muchos casos en los que a pesar de que el ambiente físico es

relativamente uniforme, marcadas diferencias en las oportunidades de establecimiento y crecimiento dan lugar a parches relativamente discretos que consisten de individuos de similar edad. La formación de estos mosaicos pueden ser el resultado de la influencia de disturbios sobre la disponibilidad de recursos y la intensidad de la interacciones biológicas. Esta visión ha sido denominada perspectiva de *dinámica de parches* ([Pickett y Thompson, 1978](#)).

En comunidades de hábitats méxicos donde la densidad de individuos es lo suficientemente elevada como para tornar en limitante los recursos relacionados al espacio, un grupo de individuos es usualmente capaz de dominar el sitio durante períodos considerables (cientos de años en el caso de árboles). Mientras estos dominan el sitio, las condiciones de sitio cambian lentamente y eventualmente, algunos de estos individuos muere haciendo accesibles a otros individuos los recursos directamente relacionados con su espacio ocupado (por ej. luz, nutrientes, agua). En consecuencia, durante un período de tiempo relativamente corto conocido como *fase de claros*, ocurren cambios relativamente rápidos a medida que nuevos individuos logran dominar el sitio ([Watt, 1923, 1947](#), [Bray, 1956](#)). La fase de claros es característica tanto de comunidades cercanas a un estado estacionario de composición florística, como de comunidades sucesionales donde el/los nuevos individuos que se establecen no pertenecen a la especie inicialmente dominante. Un similar esquema dinámico fue desarrollado para bosques tropicales africanos por el ecólogo francés [Aubréville](#) (1938). Existen numerosos ejemplos de comunidades donde se dan reemplazos por fase de claros ([White, 1979](#), [Sousa, 1984](#)), sin embargo donde mejor se ha estudiado y comprendido el fenómeno es en el bosque méxico. Tal como lo describía hace ya tiempo atrás [A.S.](#)

[Watt](#) (1947), las caídas individuales de árboles controlan a veces la dinámica de regeneración de bosques templados méxicos, creando mosaicos en fases de claro, fases de desarrollo y fases maduras. El desarrollo secuencial de estas fases estructuralmente distintas constituyen el ciclo de crecimiento del bosque ([Watt, 1947](#), [Whitmore, 1982](#)). Así un bosque en equilibrio composicional observado en sitios particulares puede estar cambiando continuamente la composición del dosel, pero observado a escalas de rodal completo, el patrón de reemplazo por fase de claros mantiene la abundancia relativa de las especies dominantes relativamente constante. En este contexto, se ha definido el *disturbio* como "la muerte, desplazamiento o daño puntual y discreto de uno o mas individuos (o colonias) que directa o indirectamente crean oportunidades de establecimiento para nuevos individuos (o colonias)" ([Souza, 1984](#)). Tanto los eventos bióticos (por ej. la herbivoría o los ataques por patógenos) como los eventos abióticos (por ej. volteos individuales por viento), son disturbios frecuentes aún en bosques que aparentan estar cercanos al equilibrio composicional ([Bormann y Likens, 1979](#), [Whitmore, 1982](#)). De acuerdo a las nuevas concepciones de coexistencia de especies mediadas por no-equilibrio, gran parte de las especies y en particular las especies competitivamente inferiores, alcanzan la madurez cuando el control competitivo del sitio por especies dominantes se quiebra por efectos del disturbio ([Pickett, 1980](#)). Por ello, aún en hábitats donde las condiciones del ambiente físico se mantienen uniformes, la acción de disturbios periódicos crea heterogeneidad espacial y temporal en los niveles de recursos permitiendo la coexistencia.

Si bien muchas comunidades de bosque poseen dinámicas dominadas por caídas individuales de árboles, otras son más afectadas por disturbios de

gran escala cuyo resultado es el reemplazo completo del rodal (o cohorte) ([Oliver y Larson, 1990](#)). [Oliver](#) (1981) propone un modelo simple de desarrollo aplicable a bosques donde la dinámica está dominada por disturbios de gran escala que destruyen el rodal e inician nuevas cohortes. Se propone una serie de estadios de desarrollo que pueden reconocerse luego de un disturbio devastador del rodal a saber: 1) iniciación del rodal (dominado por el establecimiento de una cohorte); 2) exclusión de fustes (dominado por el autoraleo luego del cierre del dosel); 3) reiniciación del sotobosque (permitido por aperturas en el dosel); y 4) madurez (regeneración bajo claros producidos por caídas dando lugar a estructuras disetáneas y rodales estructuralmente heterogéneos). El modelo de [Oliver](#) (1981) describe apropiadamente la dinámica de muchos bosques de los Andes del Sur dominados por especies intolerantes a la sombra en una región donde disturbios de grano grueso son relativamente comunes ([Veblen et al., 1995](#), [Veblen et al., 1996a](#)).

Relacionados con la dinámica de parches encontramos los conceptos de "nicho de regeneración" y "modo de regeneración." El *nicho de regeneración* de una especie es "la expresión de los requerimientos para una elevada probabilidad de éxito en el reemplazo de un individuo maduro por un nuevo individuo de la siguiente generación..." ([Grubb, 1977](#)). El concepto del nicho de regeneración se aplica al estado juvenil de las especies arbóreas en contraste con el concepto tradicional del nicho que se enfoca más en el organismo adulto ([Kimmins, 1997](#)). Relacionado con el concepto tradicional del nicho es *el principio de exclusión competitiva* de [Gause](#) (1934) que declara que dos especies que compiten por los mismos recursos no pueden coexistir permanentemente. Dado la semejanza de necesidades de recursos de muchas especies



arbóreas, a veces es difícil detectar diferencias entre los nichos de los árboles adultos y entender como pueden coexistir unos con otros en el mismo rodal. En contraste, según el concepto del nicho de regeneración, diferencias importantes de nicho entre especies coexistentes podrían manifestarse únicamente durante etapas tempranas de sus historias de vida. Los requerimientos en procesos como la iniciación de la reproducción vegetativa, dispersión de propágulos, germinación y establecimiento de plántulas y crecimiento de juveniles pueden ser distintos en especies que aparentemente poseen requerimientos similares como individuos adultos. Si bien una comprensión acabada del nicho de regeneración requiere de estudios de largo plazo acerca de la biología reproductiva y especialmente la demografía de juveniles, la observación de corto plazo de micrositios donde existe mayor supervivencia de plántulas constituye una primera aproximación al nicho de regeneración. En algunos bosques subantárticos dominados por dos especies de *Nothofagus*, leves diferencias en el nicho de regeneración como la habilidad diferencial de establecerse sobre troncos caídos (por ej. *N. dombeyi* o *N. betuloides*), la capacidad de reproducción vegetativa (*N. antarctica*), o la habilidad de persistir como plántula en el sotobosque (por ej. regeneración de avance de *N. pumilio*) pueden explicar la coexistencia de dos especies en el mismo rodal (Veblen, 1979, Veblen et al., 1981).

Un primer paso para caracterizar el nicho de regeneración es describir su modo general de regeneración. El *modo de regeneración* de una especie está dado por su comportamiento de regeneración en relación al disturbio (Veblen, 1992). Se refiere a las escalas espacial y temporal a las que ocurre la regeneración luego de un disturbio, lo que usualmente puede ser inferido a partir del

análisis de las estructuras de edades y los patrones de disposición espacial de las poblaciones de árboles. El *continuum* de modos de regeneración que se dan en bosques méxicos, puede ser dividido arbitrariamente en tres tipos: catastrófico, de fase de claros, y continuo. El *modo catastrófico* es el establecimiento de la mayoría de las poblaciones locales durante un período relativamente corto de tiempo, luego de una liberación repentina de recursos comúnmente asociada a disturbios devastadores del rodal: (por ej. fuego, volteos por viento, inundación, etc.). Sus poblaciones son inicialmente coetáneas (de edades similares), aunque el rango edades de la cohorte es altamente variable y dependiente de condiciones de sitio y de disponibilidad de propágulos. El *modo de regeneración de fase de claros* se refiere al mecanismo por el cual ciertos árboles son capaces de llegar al dosel en condiciones de claros chicos a medianos resultado de la muerte de un árbol o un pequeño grupo de árboles (Watt, 1947, Bray, 1956). Mientras el modo catastrófico se relaciona principalmente a disturbios exógenos, éste modo surge como respuesta a un proceso endógeno que inevitablemente ocurre tanto en rodales sucesionales como en rodales cercanos al equilibrio compositivo. En muchos bosques maduros, la regeneración en claros de aprox. 25 a 1000 m<sup>2</sup> genera un mosaico de pequeños parches coetáneos. El *modo de regeneración continuo* se da en especies que son capaces de adquirir madurez y eventualmente llegar al dosel en ausencia de disturbios. A diferencia de los otros dos modos, la disponibilidad de recursos requerida para su regeneración es más baja y uniforme en tiempo y espacio.

#### *Disturbio y Régimen de Disturbio*

Los patrones de la vegetación a escalas de paisaje son el resultado de dos patrones superpuestos: el de la distribución de especies determinado por gradientes ambientales y el impuesto por disturbios. Durante décadas los ecólogos se abocaron al estudio de los patrones de vegetación en relación a gradientes ambientales ([Whittaker, 1956, 1967](#)). A su vez ha habido también importantes avances en describir las respuestas de determinadas comunidades frente a determinados tipos de disturbio. Sin embargo, han sido menos frecuentes los esfuerzos en comprender cómo un cúmulo de disturbios interactúan con los gradientes físicos, determinando el patrón de la vegetación a escalas de paisaje ([Harmon et al., 1983](#), [Veblen et al., 1994](#)). Algunas investigaciones en curso en el norte de Patagonia se están desarrollando en este marco conceptual ([Veblen et al., 1992a](#), [Kitzberger y Veblen, 1999](#)).

Tradicionalmente, el disturbio ha sido concebido como el mecanismo que vuelve atrás la inexorable marcha sucesional hacia el equilibrio ([Drury y Nisbet, 1971](#), [White y Pickett, 1985](#)). Por ende, hasta hace poco tiempo, el disturbio *per se* no había sido incorporado en forma adecuada dentro de la teoría dinámica de comunidades ([Pickett y White, 1985](#)). Sin embargo, gradualmente el reconocimiento de la importancia de la acción de disturbios recurrentes en la estructuración de comunidades vegetales y paisajes ha dado lugar a una intensificación en la investigación de la influencia de disturbios sobre la dinámica de la vegetación ([White, 1979](#), [Sousa, 1984](#), [Pickett y White, 1985](#), [Turner, 1987](#), [White and Jentsch 2001](#)).

La comprensión de las características espaciales y temporales de los disturbios y de cómo las poblaciones de plantas responden a los mismos, son objetivos primordiales propios de la teoría emergente de dinámica de la vegetación ([Pickett y](#)

[McDonnell, 1989](#)). El marco para analizar las características y consecuencias de los disturbios lo da el concepto de *régimen de disturbio* definido como el conjunto de características espaciales y temporales del disturbio en un paisaje dado (Paine y Levin, 1981, [Pickett y White, 1985](#)). Los descriptores más importantes del régimen de disturbio son: (1) la distribución espacial de la ocurrencia de los eventos, en particular a lo largo de gradientes ambientales; (2) la frecuencia de ocurrencia; (3) el tamaño del área disturbada; (4) el intervalo de retorno entre eventos (es decir la inversa de la frecuencia); (5) la predecibilidad de la recurrencia de eventos; (6) el período de rotación (el tiempo requerido para disturbar un área equivalente al tamaño del área analizada); (7) la magnitud del disturbio medida ya sea directamente como intensidad del agente de disturbio o indirectamente a través del impacto sobre la vegetación (es decir, la severidad), y (8) las interacciones entre los diferentes tipos de disturbios (sinergismo). Estos descriptores se basan fundamentalmente en la datación precisa de eventos pasados de disturbio y en la determinación del área y severidad de su impacto, lo cual para muchos tipos de disturbio como fuego y ataques de insectos es realizable gracias a técnicas dendroecológicas, tal como se ilustran en numerosos estudios del norte de la Patagonia ([Kitzberger et al. 2000b](#)).

La interacción entre disturbios es un aspecto particularmente importante del régimen de disturbio, aunque su detección y cuantificación es a menudo difícil. La interacción entre disturbios como el fuego, ataques de insectos o patógenos y volteos por viento es en ocasiones conocida ([Schmid y Frye, 1977](#), [Knight, 1987](#)) pero raramente cuantificada ([Malanson and Butler, 1984](#), [Veblen et al., 1994](#)). Por ejemplo, en muchos ecosistemas de bosque, la susceptibilidad

de rodales de sufrir volteos por viento varía de acuerdo al tiempo transcurrido desde el último fuego devastador del rodal ([Everham y Brokaw, 1996](#)). De manera similar, la susceptibilidad de algunos bosques a desarrollar ataques masivos de insectos depende de características estructurales del rodal, determinadas en muchos casos por la historia previa de fuego ([Veblen et al., 1994](#)). La interacción actúa también en el sentido contrario ya que la mortalidad inducida por el ataque de insectos influye profundamente sobre sus probabilidades de ignición futura ([Stocks, 1987](#)). El ataque de patógenos de raíces debilita a los árboles y los predisponen al volteo por el viento ([Alexander, 1964](#)). Ciertas especies de pinos dañados por fuego se tornan más susceptibles al ataque de escarabajos ([Amman y Ryan, 1991](#)). Eventos de infección por plantas parásitas y hemi-parásitas pueden aumentar la carga de combustible, influenciar la resistencia de árboles al ataque de insectos ([Lotan et al., 1985](#), [Knight, 1987](#)), y modificar la frecuencia de caídas individuales ([Everham y Brokaw, 1996](#)). La acción del fuego seguida por ramoneo intenso por ganado y ciervo puede tener consecuencias sobre la vegetación totalmente diferentes a la que tendría el fuego actuando como único agente de disturbio ([Veblen et al., 1989, 1992b](#), [Raffaele y Veblen, 1998](#), en prensa). A pesar de la actual popularidad del concepto de régimen de disturbio, solamente en unos pocos paisajes se cuenta con datos que lo cuantifiquen. Típicamente un solo disturbio, del numeroso conjunto de disturbios que pueden estar afectando un paisaje, es cuantificado.

#### *Integración de estudios de dinámica de bosques y régimen de disturbio a diversas escalas espaciales*

Si bien el conocimiento de la respuesta individual de las especies vegetales a los ambientes biótico y abiótico son fundamentales para una

comprensión mecanística de la dinámica de bosques, tanto los patrones como las causas de dicha dinámica requieren una consideración de factores que operan a escalas espaciales más amplias y a estructuras de niveles superiores ([Allen y Starr, 1982](#), [Pickett y McDonnell, 1989](#)). Un problema común en el estudio de la dinámica de bosques es la extensión espacial de un patrón o procesos observado a la escala de un rodal individual. Aunque la extrapolación de escalas de rodal a escalas de paisaje ("scaling up") aparenta ser conceptualmente sencillo, la evaluación de hipótesis requiere usualmente de enormes esfuerzos de muestreo de campo en combinación con el uso de sensores remotos. Análogamente, si bien el concepto de mecanismos actuando en forma jerárquica en dinámica de bosques ([Pickett y McDonnell, 1989](#)) puede resultar intuitivo, conducir e integrar investigaciones que sostengan dicho marco conceptual requiere de un esfuerzo sostenido durante muchos años. El otro desafío que se plantea es el de la integración de estudios de regímenes de disturbio y particularmente de interacciones entre disturbios a varias escalas.

El problema de los regímenes de disturbio y sus consecuencias sobre los patrones de vegetación a varias escalas, de individuos, pasando por rodales hasta paisajes, ha sido por años el foco de investigación en ecología ([White, 1979](#), [Sousa, 1984](#), [Pickett y White, 1985](#), [Glenn-Lewin et al., 1992](#), [White y Harrod, 1997](#)) aunque son relativamente escasos los trabajos que integran las interacciones entre disturbios. La secuencia de ocurrencia de los distintos tipos de disturbio en un mismo sitio y la coordinación con distintas fases de fluctuación climática pueden tener profundo impacto sobre el paisaje; sin embargo es muy escasa la investigación que se ocupa de estos problemas ([Sousa, 1984](#)). Entre las preguntas que

permanecen sin contestar encontramos por ejemplo: Cómo afectan los disturbios previos de un paisaje a los regímenes subsiguientes, sus patrones de daño y recuperación de los ecosistemas y como varía este potencial de la historia en distintos paisajes?

El patrón de impacto del disturbio puede depender del legado histórico de disturbios previos. Los impactos de un determinado disturbio dependerán de su localización en el paisaje y de qué disturbios (e impactos) le precedieron. Por ejemplo, la carga de combustibles remanente luego de un evento de fuego puede ser determinante del patrón de fuegos futuros (Minnich y Chou, 1997). De manera similar, la estructura del rodal determinada por la historia de fuego y el estado sanitario del rodal en relación a hongos y patógenos, puede ejercer un fuerte control sobre la respuesta del paisaje frente a temporales de viento (Everham y Brokaw, 1996). La posibilidad de que procesos ecológicos como disturbio y sucesión estén influenciados y restringidos por la impronta de la historia, es un problema que sólo recientemente se ha comenzado a investigar a través de análisis espaciales y experimentación (por ej. Fastie, 1995, Berlow, 1997), aunque hasta la fecha ha sido muy limitada la atención puesta sobre esta posibilidad en el contexto de disturbios naturales actuando sobre paisajes completos (por ej. Malanson y Butler, 1984, Veblen *et al.*, 1994, Minnich y Chou, 1997).

Dentro de un paisaje de topografía cambiante, resulta típico encontrar que los disturbios se distribuyan en forma no-uniforme y para muchos tipos de disturbio se espera que una variación en la frecuencia y severidad acompañe gradientes tanto topográficos como climáticos (Harmon *et al.*, 1983, Swanson *et al.*, 1988). La frecuencia de fuego, por ejemplo, varía con la altitud y topografía (Romme y Knight, 1981, Turner y Romme, 1994, Turner *et al.*, 1994, Camp *et al.*, 1997, Kitzberger *et al.*, 1997). La exposición a vientos controlada por topografía ha

demostrado en ciertos casos ser un buen predictor de daño por tormentas de viento (Foster y Boose, 1992, Boose *et al.*, 1994). Las explosiones demográficas de insectos plaga de bosques, ocurren a veces en relación a ciertas posiciones topográficas (Schmid y Beckwith, 1975) y la mortalidad a causa de ciertas plagas de insectos puede verse acrecentada por paisajes más uniformes (Bergeron *et al.*, 1995). La heterogeneidad de paisajes en forma de bordes de parches de distinta estructura, puede incrementar las tasas de caída por viento (Franklin y Forman, 1987), por lo que ciertas modalidades de tala de bosques puede incrementar la ocurrencia de volteos masivos por viento y alterar patrones de ataques de insectos (Alexander, 1964, Perry, 1988, Roland, 1993). De esta breve reseña resulta claro que es necesario comprender mejor la influencia de los patrones del paisaje y el control topográfico sobre los distintos agentes de disturbio y sus interacciones.

#### *Influencia climática sobre la dinámica de bosques*

Uno de los desafíos más grandes en la ecología contemporánea, es determinar cómo se manifiestan a escala de paisaje los cambios climáticos de gran escala. Sin duda la influencia de la variación climática sobre la vegetación se hace más evidente a escalas espaciales amplias y escalas temporales largas (Prentice, 1992). Sin embargo es a escalas de décadas a siglos dónde los efectos de la fluctuación climática sobre la dinámica de la vegetación han resultado menos evidentes. En el contexto de cambio climático global es precisamente a éstas escalas temporales donde existe la urgencia de comprender los efectos de la variación climática sobre el cambio en la vegetación. En forma similar, es a escalas espaciales de paisaje a región (por ej. la escala de

un parque o reserva) donde existen mayores demandas, particularmente por parte de profesionales a cargo del manejo de áreas naturales, por comprender los efectos de la variación climática sobre la vegetación. A pesar de estas urgencias, es justamente a estas escalas intermedias donde el conocimiento de los cambios vegetacionales inducidos por clima ha resultado rezagado con respecto a lo que hoy en día se conoce acerca de las respuestas tanto individuales como de biomasa frente al cambio climático.

Dada la escasez de observaciones de largo plazo de los procesos demográficos en relación a la variación climática en bosques, el principal método de investigación de la influencia climática sobre la regeneración de especies arbóreas ha sido el análisis de estructuras estáticas de edades (por ejemplo, [Payette et al., 1989](#), [Kullman, 1989](#), [Baker, 1990](#), [Little et al., 1994](#), [Szeicz y MacDonald, 1995](#)). La mayor parte de estos estudios han sido desarrollados en ecotonos con comunidades no-boscosas, donde la combinación de la proximidad a umbrales climáticos y la disponibilidad de sitios abiertos libres de competencia aumenta la factibilidad de detectar cambios inducidos por el clima sobre las estructuras de edades de árboles. Los cambios en los patrones de reclutamiento de arbóreas en estos hábitats ecotonales han sido relacionados no sólo a la variación climática, sino también a cambios en el tipo y frecuencia de disturbios como fuego y pastoreo ([Archer et al., 1995](#)). El foco de la mayoría de estos estudios ha recaído sobre los efectos de la variación climática sobre el establecimiento y supervivencia de plántulas y renuevos de especies arbóreas, reflejado a través de estructuras de edades de las poblaciones (por ej. [Kullman, 1989](#), [Baker, 1990](#), [Little et al., 1994](#)), mientras que son mucho más escasos los estudios que relacionan la mortalidad de árboles a mecanismos climáticos de gran escala (pero ver

[Betancourt et al., 1993](#), [Szeicz y MacDonald, 1995](#), y [Pederson, 1998](#)). Grandes eventos de sequía que perduran desde un año hasta más de una década, constituyen oportunidades para la aplicación de técnicas históricas de análisis del impacto de las fluctuaciones climáticas sobre los patrones de mortalidad (por ej. [Szeicz y MacDonald, 1995](#), [Villalba y Veblen, 1998](#)), incrementado así el conocimiento de las respuestas de los ecosistemas frente a la variabilidad climática de gran escala. Si bien numerosos episodios de mortalidad de árboles adultos han sido atribuidos a sequías ([Plummer, 1904](#), [Hursh y Haasis, 1931](#), [Jane y Green, 1983](#), [Betancourt et al., 1993](#)), existe escasa información sobre cómo estos eventos afectan diferencialmente los patrones de mortalidad a lo largo de gradientes ambientales o en relación a diferencias estructurales de los rodales. Episodios de mortalidad de árboles inducida por sequía en el norte de Patagonia están actualmente siendo analizados en relación a grandes patrones de clima sinóptico ([Villalba y Veblen, 1998](#)).

Recientemente se está reconociendo que una adecuada comprensión de la influencia climática sobre los regímenes de disturbio (particularmente el de fuego) es de vital importancia para poder predecir los efectos de la variación climática sobre el cambio de la vegetación ([Overpeck et al., 1990](#), [Baker, 1990](#), [Archer et al., 1995](#), [Larsen, 1996](#)). La variación climática influencia los regímenes de fuego a lo largo de un amplia gama de escalas temporales, desde cambios meteorológicos rápidos (por ej. cambios en la velocidad y humedad del viento a escalas de minutos a horas) hasta tendencias multi-decadales en el clima que inducen cambios en la carga de combustible de un bosque. El análisis de las respuestas del régimen de fuego a la variación climática a lo largo de este rango de escalas temporales, es importante para separar los efectos

de variaciones estacionales y anuales sobre la desecación de combustibles e ignición, de las influencias climáticas de largo plazo que afectan cuantitativamente las cargas de combustible ([Rothermel, 1972](#), [Albini, 1984](#), [Clark, 1989](#), [1990](#), [Johnson y Larsen, 1991](#), [Swetnam y Betancourt, 1990](#), [Johnson y Wowchuk, 1993](#), [Swetnam, 1993](#), [Larsen, 1996](#)). Por ejemplo, las sequías estacionales a anuales, a menudo aumentan la frecuencia de fuego y la extensión de los eventos, pero sequías multi-decadales o períodos secos seculares pueden alterar los patrones de vegetación y las cargas de combustible, haciendo eventualmente disminuir la frecuencia de fuego ([Swetnam, 1993](#)). Una adecuada comprensión de los controles de la variación climática de alta y baja frecuencia sobre el régimen de fuego requiere de registros largos de fuego de resolución temporal anual. En un nivel de complejidad aún mayor los controles de la variación climática sobre el régimen de disturbio y la dinámica de la vegetación pueden variar a lo largo de paisajes y deben ser investigados a diferentes escalas espaciales, a fin de distinguir controles por ejemplo, relacionados con fluctuaciones climáticas de gran escala, variación de tipos vegetales en el paisaje, variación de la historia de asentamientos humanos (por ende en el uso del fuego), variaciones debidas a topografía y cambios en las condiciones y carga de combustible en relación a factores locales de la edad del rodal.

El papel que juega la variabilidad climática interanual (a diferencia de cambios en las medias climáticas multi-decadales) sobre los regímenes de disturbio y dinámica de la vegetación, ha estado recibiendo recientemente gran atención tanto en estudios empíricos como en aproximaciones modelísticas ([Overpeck et al., 1990](#), [Swetnam y Betancourt, 1992](#), [Markgraf y Anderson, 1994](#), [Villalba y Veblen, 1998](#)). Por ejemplo, en algunos ecosistemas, el fuego responde marcadamente en

respuesta a períodos húmedos que incrementan la producción de combustibles finos (pastos), seguidos por sequías anuales ([Baisan y Swetnam, 1990](#), [Kitzberger et al., 1997](#), [Veblen et al. 2000](#)). En consecuencia, la alternancia de períodos de 1 a 2 años de contrastante humedad disponible puede promover en forma marcada la ocurrencia y la extensión del fuego. A esta escala temporal, ENOS (El Niño Oscilación Sur) es una importante fuente de variabilidad interanual que afecta regímenes de fuego en muchas partes del globo ([Swetnam y Betancourt, 1990](#), [Leighton y Wirawan, 1986](#), [Nichols, 1992](#), [Kitzberger y Veblen, 1997](#), [Brown, 1998](#), [Laurance, 1998](#), [Veblen et al., 1999](#), [2000](#), [Kitzberger et al. 2001](#)).

A pesar de que la mayoría de los estudios sobre la influencia climática sobre los disturbios se ha focalizado en el fuego, otros tipos de disturbio como los ataques de insectos pueden también estar afectados por la variación climática. Por ejemplo, tanto anomalías húmedas como sequías han sido invocadas como factores que contribuyen al ataque del gusano del brote del abeto de Norteamérica ([Swetnam y Lynch, 1993](#)). Análogamente, los ataques del escarabajo de la corteza del pino de Norteamérica han sido relacionados a sequías ([Furniss y Carolin, 1977](#)) así como a elevadas temperaturas de invierno ([Dyer, 1969](#), [Frye et al., 1974](#)). Las relaciones entre los ataques de insectos con la variación climática se complican por el efecto directo del clima sobre las poblaciones de insectos así como sobre la susceptibilidad del huésped a ser atacado. En la región de los Andes del Sur, se producen defoliaciones masivas de *Nothofagus spp.* por insectos sobre grandes extensiones ([Veblen et al., 1996a](#)) cuyas posibles relaciones con la variabilidad climática están aún bajo investigación ([Veblen et al.](#) datos inéditos). De manera similar los volteos por viento son de gran importancia en algunos bosques de

*Nothofagus* de Tierra del Fuego (por ej. [Rebertus et al., 1997](#)) y es posible que la dinámica de estos bosques esté relacionada con cambios en los patrones de frecuencia e intensidad de tormentas de viento de aquellas latitudes.

### **Algunos aspectos de la investigación actual en la región de los andes del sur**

#### *Dinámica de bosques de Nothofagus*

Los patrones de desarrollo de rodales en los bosques de *Nothofagus* de América del Sur resultan tanto de disturbios de gran escala, que originan el reemplazo de todo el rodal, así como de la caída de árboles individuales, a través de una dinámica de claros de pequeña escala. Las extensas masas boscosas relativamente maduras (> 300 años de edad) presentes en el distrito de los bosques lluviosos valdivianos (3745' a los 4320' S), están dominadas por árboles siempreverdes, intolerantes a la sombra, tales como algunas especies del género *Nothofagus*, *Weinmania trichosperma* y *Eucryphia cordifolia* ([Veblen y Ashton, 1978](#), [Veblen, 1985a](#), [Donoso et al., 1984](#), [1985](#), [Armesto y Figueroa, 1987](#)). En rodales no alterados por disturbios, los renovales o brinzales de estas especies no están presentes, o son muy escasos. Por el contrario, las especies de aquellos árboles tolerantes a sombra (tales como *Laurelia sempervirens*, *L. philippiana*, *Persea lingue*, *Aextoxicon punctatum*, y numerosas Mirtáceas) son abundantes en sitios no disturbados y están representadas por individuos de todas las edades ([Veblen, 1985a](#), [Donoso et al., 1984](#), [1985](#), [Armesto y Figueroa, 1987](#)). En ausencia de disturbios, existe una tendencia de reemplazo sucesional gradual que favorece el dominio de estas especies tolerantes a la sombra. En aquellos ambientes con una alta frecuencia de disturbios de gran escala, esta tendencia sucesional se trunca y los árboles intolerantes a la sombra (especialmente los

del género *Nothofagus*) se mantienen como dominantes en los rodales más viejos ([Veblen y Ashton, 1978](#), [Veblen et al., 1981](#)). La dependencia de los ejemplares del género *Nothofagus* de la ocurrencia de disturbios de gran escala ha sido claramente documentada en los bosques lluviosos del distrito Valdiviano, pero este fenómeno también ha sido observado en el distrito del bosque lluvioso patagónico (4320' a los 4730' S; [Innes, 1992](#), [Szeicz et al., 1998](#)). A mayores latitudes o elevaciones, o en sitios secos, con menor representación o ausencia total de especies tolerantes a la sombra, la tendencia sucesional al reemplazo de árboles del género *Nothofagus* por otras especies es obviamente menor o no existe ([Veblen, 1989b](#)).

Los patrones de desarrollo de rodales en aquellos ambientes dominados por una alta frecuencia de disturbios de gran escala han sido bien caracterizados por el modelo general de reemplazo total del rodal descrito por [Oliver \(1981\)](#). Luego de un gran disturbio, los árboles del género *Nothofagus* pasan típicamente a través de los siguientes estados sucesionales: (1) iniciación del rodal o establecimiento (2) exclusión de fustes o autorraleo (3) reiniciación del sotobosque en respuesta a aperturas del dosel y (4) madurez del rodal. Este modelo es aplicable tanto a bosques puros o casi puros de *Nothofagus* en los cuales los disturbios de gran escala producen el restablecimiento de la misma especie dominante, o en bosques mixtos lluviosos donde el proceso de reemplazo sucesional de especies existe. En ambos tipos de bosques, los estados de iniciación y exclusión están dados por rodales puros o casi puros con especies de *Nothofagus*. El autorraleo es compensado por la expansión lateral de las copas de los árboles adyacentes en lugar del nuevo establecimiento de ejemplares en los pequeños claros. En aquellas áreas sin presencia de especies

tolerantes a la sombra, los rodales de *N. dombeyi*, *N. pumilio*, y *N. betuloides* comienzan el estado de reiniciación del sotobosque aproximadamente a los 150-200 años, cuando los claros en el dosel del bosque son los suficientemente grandes como para permitir el desarrollo de renovales. En aquellos casos en que el rodal no es afectado por otro disturbio de gran escala, este continúa su desarrollo hasta alcanzar el estado de madurez en el cual las caídas de árboles individuales son frecuentes. En ausencia de especies tolerantes a la sombra, las caídas de árboles dan origen a nuevos individuos del género *Nothofagus*.

En los bosques lluviosos mixtos de *Nothofagus* con especies tolerantes a la sombra, los patrones de desarrollo de rodales en respuesta a disturbios de gran escala varían en función del tipo de disturbio y de su influencia en el sotobosque y en el suelo. Los disturbios que remueven la casi totalidad de la vegetación preexistente y exponen al desnudo el suelo mineral (tales como los movimientos en masa, las inundaciones, y las erupciones volcánicas) dan origen a fases de iniciación y exclusión del bosque caracterizadas por rodales coetáneos con la única presencia de especies no tolerantes a la sombra (generalmente *Nothofagus*). Las especies arbóreas tolerantes a la sombra y al sotobosque alto de *Chusquea* no se establecen abundantemente hasta la fase de reiniciación del sotobosque. A medida que el rodal inicial formado por árboles no tolerantes a la sombra envejece y muere, se van creando claros en el dosel, los cuales son ocupados por las especies de árboles tolerantes, ya establecidas, (regeneración de avance) y por la caña. Si la frecuencia y escala de los disturbios es relativamente alta, los colonizadores no llegan a morir antes de la ocurrencia de otro disturbio y en consecuencia el bosque nunca alcanza el estado de equilibrio.

En bosques lluviosos mixtos donde el disturbio que da origen a nuevos rodales no alcanza a remover el sotobosque (por ejemplo, en las caídas de árboles por fuertes vientos), la respuesta del bosque a los disturbios depende en gran medida del crecimiento acelerado de las plantas que sobrevivieron al disturbio más que del establecimiento de nuevos renovales (Veblen, 1985a). En estos casos, son los individuos pequeños de los árboles tolerantes a la sombra y la caña *Chusquea* los que incrementan notoriamente sus velocidades de crecimiento. Sin embargo, algunas especies intolerantes a la sombra, tales como *N. dombeyi* pueden también regenerar en número reducido. En caídas de árboles de bosques lluviosos mixtos, algunos ejemplares dispersos de *N. dombeyi* pueden llegar a establecerse sobre los troncos derribados por el viento y alcanzar la madurez, a pesar de la competencia intensiva por parte de la caña y la liberación de las especies tolerantes a la sombra. En este tipo de rodales, *N. dombeyi* puede o no dominar las fases iniciales del desarrollo del rodal dependiendo de la abundancia de micrositios adecuados para el establecimiento de renovales y de la composición específica del sotobosque previa al disturbio.

Los bosques lluviosos maduros de la región montañosa costera de Chiloé y del distrito de los Lagos Chilenos, se caracterizan por una menor frecuencia de disturbios de gran escala de origen geológico, debido a su litología de tipo no-volcánica que determina una menor frecuencia de deslizamientos. En estos sitios más estables, la dinámica del bosque está controlada por la apertura de claros creados por las caídas de árboles (Donoso *et al.*, 1984, 1985, Veblen, 1985a, Veblen *et al.*, 1981, Armesto y Figueroa, 1987, Armesto y Fuentes, 1988, Lusk, 1995, 1996a, 1996b). Las especies más tolerantes a la sombra tienen la capacidad de regenerar bajo un dosel cerrado, pero



su velocidad de crecimiento se ve aumentada en respuesta a la creación de pequeños claros en el dosel (Veblen, 1985a, Armesto y Fuentes, 1988). La regeneración de las especies semi-tolerantes a la sombra, tanto de porte dominante como co-dominante, depende enteramente de la formación de claros en el dosel creados por la caída de árboles (Armesto y Fuentes, 1988). La rápida ocupación de los claros por parte de la caña *Chusquea* puede inhibir la regeneración de los árboles, aún de la mayoría de las especies tolerantes a la sombra, y en consecuencia reducir la velocidad de recuperación del bosque en dichos claros (Veblen, 1982a). Aquellas especies arbóreas que poseen algún tipo de reproducción vegetativa (por ejemplo rebrote de raíces o de la base del fuste), son las más favorecidas para ocupar los claros creados en el bosque (Veblen et al., 1981). En aquellos ambientes caracterizados por una baja incidencia de disturbios de gran escala, tales como la región montañosa costera del distrito de los Lagos Chilenos, los bosques exhiben una mayor dominancia de especies tolerantes a la sombra y parecerían estar próximos a un estado de equilibrio (Veblen et al., 1981, Armesto y Figueroa, 1987).

Los patrones de regeneración de *N. dombeyi* ilustran claramente cómo el modo de regeneración de una especie puede variar geográficamente en función de las especies dominantes asociadas, la composición específica del sotobosque, y los factores abióticos de un sitio en particular (Veblen, 1989b). En los bosques lluviosos Valdiviano y Patagónico, donde existe una fuerte competencia por parte de numerosas especies tolerantes a la sombra, la regeneración de *N. dombeyi* depende en gran medida de disturbios de gran escala. En bosques relativamente pobres en especies de sitios elevados (entre los 1200 y los 1500 m) en ambas vertientes de los Andes, y en los bosques dominados por *N. dombeyi* de Argentina,

los claros de tamaño pequeño a moderado, producidos por la caída de árboles, son suficientes para permitir la regeneración de *N. dombeyi*. Los disturbios de gran escala comunes en el norte de Patagonia, principalmente fuego, también crean condiciones favorables para la regeneración de *N. dombeyi*, ya sea en rodales puros o en asociación con *A. chilensis* y/o *Nothofagus antarctica* (Fig. 2; Veblen y Lorenz, 1987). En consecuencia, en estos bosques relativamente secos donde están ausentes las especies tolerantes a la sombra propias del bosque lluvioso, la regeneración de *N. dombeyi* no depende enteramente de los disturbios de gran escala.

*N. betuloides* es otra especie siempreverde del género *Nothofagus*. Esta especie es similar en aspecto a *N. dombeyi* y alcanza casi el mismo porte. En Tierra del Fuego, en sitios bajos próximos a la costa, *N. betuloides* crece en asociación con *Drimys winteri* como especie co-dominante. En estos bosques húmedos, el sotobosque está dominado por pequeños individuos de *Drimys* que actúan limitando la regeneración de *N. betuloides* (Rebertus y Veblen, 1993b). En los pequeños claros del dosel, aún cuando el número de individuos de *Drimys* sobrepasa notablemente el número de ejemplares de *N. betuloides*, la presencia de algunos individuos de *N. betuloides* en aproximadamente la mitad de los claros observados, sugeriría que esta especie también regenera en baja proporción en los claros de reducido tamaño creados por la caída de árboles (Rebertus y Veblen, 1993b). Sin embargo, la regeneración de *N. betuloides* en los bosques lluviosos costeros es mucho más abundante en los claros de grandes dimensiones (aprox. 1000 m<sup>2</sup>)

resultantes de la caída de numerosos individuos por efectos de fuertes vientos. En las áreas más alejadas del mar, *Drimys* desaparece y en su ausencia, la

regeneración de *N. betuloides* en respuesta a claros en el dosel es abundante.



**Fig. 2.** Un bosque coetáneo de *Nothofagus dombeyi* que se ha desarrollado después de incendio, Lago Guillermo, Argentina. Fuente: T. Veblen

Los bosques dominados por la especie decidua *Nothofagus pumilio*, forman el límite superior del bosque al sur de aproximadamente los 37° S. *N. pumilio* también se encuentra a menores elevaciones hacia el este del bosque perenne de *Nothofagus*, sobre la ladera oriental de los Andes. En forma similar a las especies perennes del género *Nothofagus*, *N. pumilio* también posee los modos catastróficos de gran escala y de claros a escala reducida (Veblen *et al.*, 1981, Rusch, 1987, Schlegel *et al.*, 1979, Rebertus y Veblen, 1993b). Al norte de su distribución (es decir, al norte de 43° de latitud S), la caña *Chusquea* inhibe frecuentemente la regeneración de *N. pumilio*, aún cuando no llega a impedirla totalmente. En los claros creados por las caídas de árboles en los bosques subalpinos húmedos de Chile, la altura y la densidad de la caña en el sotobosque disminuye muy probablemente en respuesta a la mayor carga de nieve y a las temperaturas más bajas que ocurren en los claros. Esto posibilita que un número reducido de individuos de *N. pumilio* puedan crecer a través de la caña y alcanzar el dosel superior del bosque (Veblen *et al.*, 1981). Por el contrario, en los bosques secos de *N. pumilio* en el norte de Patagonia, el reducido contenido de humedad del suelo en el centro de los claros impediría el

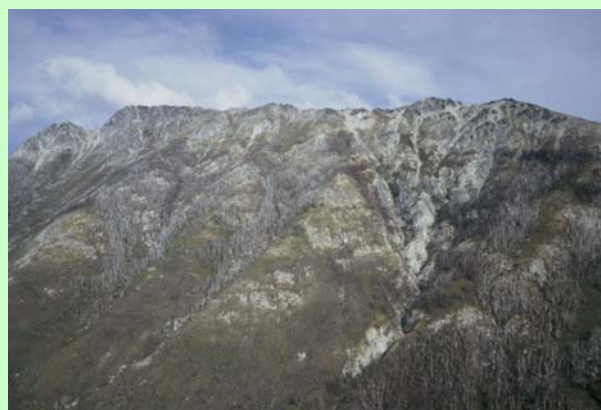
establecimiento de nuevos individuos. Los renovales prosperan mejor a lo largo del perímetro de claro y entre los restos leñosos donde el contenido de humedad del suelo es mayor (Heinemann *et al.* 2000). En los mismos bosques de *N. pumilio* del norte de Patagonia, tanto en sitios secos como húmedos, la extensiva mortalidad parcial de las copas contribuye a la formación de un patrón difuso de pequeñas aperturas en el dosel del bosque. Si este proceso no ocurriese, se producirían aperturas en el dosel de mayor tamaño y la regeneración estaría más concentrada en estos claros y no en todo el bosque.

En los bosques del norte de Patagonia, la especie decidua *N. pumilio* forma, muy a menudo, bosques mixtos con la perenne *N. dombeyi*, con la presencia de un denso sotobosque de caña. En estos bosques, parecería que ambas especies ocupan nichos de regeneración un tanto diferentes, lo que les permite regenerar a pesar de la fuerte competencia con la caña. Mientras los renovales de *N. pumilio* se establecen y persisten por varios años bajo la cobertura de la caña, preparados para responder a la creación de un claro en el dosel, las especies perennes se establecen principalmente sobre grandes troncos o tocones ubicados sobre el nivel de intensa competencia que crea la caña (Veblen *et al.*, 1981). Más hacia el sur (próximo a los 41° de latitud S), pero aún en el área con presencia de caña en el sotobosque, *N. pumilio* crece asociada con *N. betuloides*, una especie de hojas perennes. *N. betuloides* tiende a ser algo más tolerante a la sombra y crece abundantemente debajo de los pequeños claros producto de la caída de árboles, particularmente cuando los renovales se establecen sobre troncos (Veblen *et al.*, 1977, Veblen, 1979). Disturbios del dosel de gran tamaño, tales como los producidos por avalanchas de nieve que crean grandes aperturas donde las temperaturas mínimas son más bajas, favorecerían

la regeneración de *N. pumilio*. En los bosques del sur de Patagonia y d Tierra del Fuego, que no presentan caña en el sotobosque, *N. betuloides* tiende a ser más tolerante a la sombra que *N. pumilio* y es más abundante debajo de los claros creados en el dosel ([Schlegel et al., 1979](#), [Rebertus y Veblen, 1993b](#)). Los individuos pequeños de ambas especies son liberados por la formación de claros en el dosel. Normalmente, las dos especies logran alcanzar el dosel principal. De esta manera, la regeneración bajo claros pequeños, producto de las caídas de árboles, permite la co-dominancia, en forma continua, de *N. betuloides* y *N. pumilio*.

Si bien existe regeneración de *N. pumilio* en claros pequeños, esta especie también regenera en claros de mayor tamaño (> 0.1 ha). La estructura del bosque de *N. pumilio* es a menudo descripta como un mosaico de parches disetáneos de tamaño variable pero en su mayoría de más de 0.1 ha ([Alvarez y Grosse, 1978](#), [Veblen, 1979](#), [Veblen et al., 1981](#), [Schmidt y Urzua, 1982](#), [Armesto et al., 1992](#), [Rebertus et al., 1997](#)). Estas estructuras surgen tanto en respuesta a las caídas de pequeños grupos de árboles viejos del dosel, así como a raíz de disturbios exógenos de gran escala. Los parches coetáneos relativamente grandes resultan de disturbios producidos por fuego, avalanchas, movimientos en masa, o volteo de árboles por fuertes vientos ([Pisano y Dimitri, 1973](#), [Mutarelli y Orfila, 1973](#), [Veblen, 1979](#), [Veblen et al., 1981](#), [Rebertus et al., 1997](#)). Debajo de un rodal coetáneo, la regeneración de *N. pumilio* es muy escasa o nula hasta el momento en que el rodal alcanza una edad de aproximadamente 200 años ([Alvarez y Grosse, 1978](#), [Schlegel et al., 1979](#), [Armesto et al., 1992](#)). Debido a que estos rodales pueden cubrir varias hectáreas, daría la impresión de no existir regeneración en el bosque. Sin embargo, la regeneración está presente en aquellos lugares con senescencia y muerte de grandes individuos del

dosel, o donde el rodal fue alterado por disturbios exógenos (más comúnmente vientos muy fuertes; [Alvarez y Grosse, 1978](#), [Schmidt y Urzua, 1982](#), [Armesto et al., 1992](#), [Rebertus et al., 1997](#)). A pesar del predominio del modo catastrófico de regeneración de *N. pumilio*, el establecimiento de renovales en grandes aberturas del bosque es inadecuado debido muy probablemente al efecto de desecación dado por la exposición continua a vientos muy fuertes ([Roig et al., 1985](#)). La regeneración es inhibida frecuentemente por efectos del pastoreo, ya sea por parte del ganado, el conejo o la liebre ([Mutarelli y Orfila, 1973](#), [Roig et al., 1985](#)). En el norte de Patagonia, Argentina, el patrón de regeneración de *N. pumilio* en respuesta al fuego es errático. En algunos sitios post-fuego, la regeneración es abundante ([Veblen et al. inédito](#)), mientras que en otros es nula (Fig. 3). Este patrón podría responder a diferencias entre sitios (por ejemplo, diferencias en el tipo de suelo o el efecto de herbivoría) o bien podría responder a las variaciones climáticas.



**Fig. 3.** Un bosque quemado de *Nothofagus pumilio* al sur de Lago Mascarcardi, Argentina. En este caso debido a la falta de semilleros, la regeneración de *N. pumilio* será lentísimo y es probable que un matorral reemplazará el bosque. Fuente: T. Veblen

### *Dinámica de los bosques dominados por coníferas* i. *Araucaria araucana*

El viento, la actividad volcánica y el fuego son los principales disturbios naturales que afectan las poblaciones de *Araucaria* en los Andes. Normalmente la *Araucaria* es resistente a los

vientos debido a su extensivo sistema radicular (Alfonso, 1941). Por el contrario, el sistema radicular de *N. pumilio* y de las otras especies de *Nothofagus* que crecen asociadas con la *Araucaria* es superficial. Los disturbios causados por las erupciones volcánicas incluyen el sepultamiento de los ejemplares por gruesas capas de tefra (Veblen, 1982b) y los fuegos causados por la lava y los materiales incandescentes (Heusser *et al.*, 1988). Sobre los escoriales de los volcanes Lanín y Llaima, la *Araucaria* sobrevive los sepultamientos masivos de escoria y por lo tanto, actúa como especie colonizadora de nuevos sustratos (Veblen, 1982b, Burns, 1991). Generalmente, en el sotobosque de *Araucaria* se desarrolla una densa población coetánea de *N. pumilio*, impidiendo el establecimiento de ambas especies hasta el momento en que comienza la etapa de autoraleo y el sotobosque se torna más abierto (Burns, 1991).

En los sitios moderadamente secos de los Andes ocupados por la asociación de *Araucaria-N. antarctica*, el fuego actúa como un importante disturbio regulando la estructura del rodal (Burns, 1993). A diferencia de *N.pumilio* y *N.dombeyi*, los cuales no rebrotan después del fuego, *N. antarctica* produce múltiples rebrotes a partir de sus raíces (Tortorelli, 1947). Debido a su vigorosa capacidad de rebrote, *N.antarctica* puede dominar los rodales post-fuego por varias décadas (Veblen y Lorenz, 1987). Sin embargo, los renovales de *Araucaria*, producidos ya sea a partir de semillas de individuos remanentes que sobrevivieron al fuego o bien por nueva dispersión al sitio, se establecen bajo la sombra parcial del dosel de *N. antarctica*. Luego de aproximadamente 70 años, estos individuos de *Araucaria* sobrepasan el dosel de *N. antarctica* y su crecimiento se acelera. En ausencia de fuego por un período de aproximadamente 150 años, *Araucaria* suprime y excluye los individuos senescentes de *N.*

*antarctica*, transformándose en un bosque dominado por la conífera (Burns, 1993).

La dinámica de los bosques méxicos de *Araucaria* y *N. pumilio* y/o *N. dombeyi* ha sido estudiada por Schmidt (1977), Schmidt *et al.* (1980), y Veblen (1982) en Chile, y por Burns (1993) en Argentina. Schmidt (1977) y Schmidt *et al.* (1980) conceptualizan la dinámica del bosque de *Araucaria-N. pumilio* como un ciclo con tres fases en el cual *Araucaria* se reemplaza a sí misma en forma autogénica. Veblen (1982) por otro lado, sostiene que la dinámica de los rodales de *Araucaria* no es tan fácilmente predecible como el modelo propuesto por Schmidt *et al.* (1980). Estos estudios denotan que la dinámica depende de disturbios alogénicos impredecibles que ocurren a diferentes escalas y a una frecuencia alta en relación a la longevidad de la *Araucaria*. Veblen (1982) señala que en lugar de establecerse bajo un dosel que se degrada lentamente, tanto la *Araucaria* como los *Nothofagus* se establecen luego de disturbios catastróficos o bien en claros creados por la muerte de uno o varios árboles del dosel. En forma similar, Burns (1991) notó que en rodales abiertos y multi-estratificados de Argentina, los ejemplares de *Araucaria* y *Nothofagus* se establecen generalmente luego de disturbios producidos por el fuego o por vientos muy intensos. No obstante, *N. pumilio* y *N. dombeyi* colonizan los claros pequeños en forma más exitosa que la *Araucaria*. Ello es debido a que sus semillas se dispersan más lejos y sus renovales crecen más rápidos que los de *Araucaria* formando densos brinzales de *Nothofagus*. Por el contrario, debido al limitado rango de dispersión de sus grandes semillas, los renovales de *Araucaria* tienden a establecerse bajo la copa de los árboles semilleros. *Araucaria*, a su vez, tiene una mayor tolerancia a la sombra que las especies de *Nothofagus*, lo que le permite persistir en el sotobosque lejos de los

claros. Estos renovales de *Araucaria* que persistieron bajo el dosel creciendo lentamente son más efectivos en alcanzar el dosel que los nuevos árboles establecidos en el momento que se producen claros por la caída de árboles. Algunos individuos de *Araucaria* alcanzan el dosel principal solamente luego de haber experimentado varios episodios de liberación y supresión como puede deducirse de los múltiples episodios de liberación del crecimiento observados en patrones de incremento radial (Burns, 1991).

Burns (1991) también nota que en rodales densos localizados en sitios mésicos, *Araucaria* sobrevive parcialmente la acción de fuegos de baja intensidad u otro tipo de disturbios, pero llamativamente no se observa regeneración. En rodales densos dominados por *N. dombeyi*, *Araucaria* crece como individuos de gran porte en el dosel superior. *N. dombeyi* tiene una mayor velocidad de crecimiento y forma doseles relativamente densos, limitando de esta forma las oportunidades para la regeneración de *Araucaria* (Burns, 1991). Estas observaciones sugieren que la regeneración de *A. araucana* en sitios mésicos respondería mas a un modo de regeneración catastrófico.

## ii. *Austrocedrus chilensis*

El viento, los movimientos sísmicos, y el fuego son los principales disturbios naturales que afectan los bosques de *Austrocedrus chilensis* en el noroeste de la Patagonia. El fuego, es sin lugar a dudas, el disturbio natural mas importante que afecta los bosques de *Austrocedrus* en el noroeste de Patagonia (Veblen et al., 1992a). Debido a su corteza relativamente delgada, *Austrocedrus* generalmente muere por fuegos intensos. En los rodales densos y más húmedos que se encuentran más hacia el oeste, ya sean mixtos de *N. dombeyi*-

*Austrocedrus* o puros de *Austrocedrus*, los fuegos aún cuando infrecuentes son de tipo catastróficos, produciendo la destrucción total del rodal. Por el contrario, en los bosques secos y más abiertos localizados en el borde con la estepa, los fuegos son menos intensos debido al menor ritmo de acumulación de material combustible en el suelo (Veblen y Lorenz, 1988, Kitzberger et al., 1997, Kitzberger y Veblen, 1997). Muchos de los árboles adultos sobreviven estos fuegos de menor intensidad.

En la zona de los bosques mésicos del noroeste de la Patagonia, el análisis de las estructuras de edades revela que tanto los rodales de *Austrocedrus*, como los de *N. dombeyi*, regeneran luego de haber sido destruidos por el fuego (Veblen y Lorenz, 1987, Kitzberger, 1994). La etapa de establecimiento postfuego está dominada inicialmente (durante los primeros 20 a 30 años), tanto en el número como en la velocidad de crecimiento de los renovales, por *N. dombeyi*. Sin embargo, ambas especies dan origen a poblaciones coetáneas luego de fuegos que destruyen totalmente el rodal (Veblen y Lorenz, 1987, Veblen et al., 1992a, Kitzberger, 1994). Debido a que tanto *N. dombeyi* como *Austrocedrus*, no regeneran a la sombra de los rodales postfuego jóvenes o de mediana edad (aproximadamente de 150 años), las nuevas poblaciones presentan estructuras de edades truncadas en las clases de edades más jóvenes.

A medida que los rodales post-fuego de *Austrocedrus*-*N. dombeyi* incrementan sus edades se producen claros relativamente grandes (> 1000 m<sup>2</sup>) que resultan de la muerte de individuos adultos de *N. dombeyi*. En dichos claros, se puede establecer un reducido número de ejemplares tanto de *N. dombeyi* como de *Austrocedrus*, y en consecuencia, es común encontrar en rodales muy viejos poblaciones disetáneas de estas especies

([Veblen, 1989a](#)). Dado que el establecimiento de ambas especies depende de la ocurrencia de claros grandes, los individuos jóvenes son relativamente escasos aún en los bosques relativamente maduros de *N. dombeyi*-*Austrocedrus*. Sin embargo, cuando el rodal entra en la fase de desarrollo caracterizada por la apertura de claros grandes por mortalidad de individuos de gran tamaño, la abundancia de ejemplares jóvenes de ambas especies es lo suficientemente alta como para asegurar el reemplazo de los árboles del dosel ([Veblen, 1989a](#)). La tendencia de *N. dombeyi* de crecer más rápidamente y alcanzar mayores tamaños que *Austrocedrus*, da origen a bosques mixtos estratificados luego de un fuego de gran intensidad ([Veblen y Lorenz, 1987](#)).

Los patrones de regeneración en bosques monotípicos de *Austrocedrus* en el norte de Patagonia varían en función de las condiciones de sitio. En sitios relativamente mésicos, los renovales de *Austrocedrus* se establecen muy brevemente después de ocurrido el fuego formando bosques densos en los cuales el establecimiento cesa 50-60 años después de haber ocurrido el fuego ([Veblen y Lorenz, 1987, 1988, Kitzberger, 1994](#)). La mayoría de estos rodales postfuego se originaron durante el período de fuegos extensivos asociados a la llegada del poblador europeo entre 1890 y 1920. Los mismos frecuentemente contienen algunos árboles remanentes que sobrevivieron los fuegos y originaron los rodales actualmente existentes. Otros rodales postfuego se originaron a partir de fuegos más antiguos producto de tormentas eléctricas o las actividades de las poblaciones indígenas locales. Los fuegos de menor intensidad, que producen pulsos de regeneración de *Austrocedrus*, dan origen a rodales que presentan una distribución de edades multimodal ([Kitzberger, 1989, Veblen et al., 1992a](#)). Hacia el límite con la estepa, o en las pendientes secas, la regeneración de *Austrocedrus* varía más

esporádicamente en espacio y tiempo, lo que da origen a bosques abiertos con distribuciones de edades esporádicas o disetáneas ([Veblen y Lorenz, 1988, Burns, 1991, Villalba y Veblen, 1997a](#)). En contraste con los rodales mésicos con una alta densidad de individuos, donde la regeneración estaría limitada por las condiciones de luz y la competencia, los factores limitantes para el establecimiento de renovales en los bosques secos y abiertos, serían la intensificación de los efectos desecantes en los sitios más expuestos y/o los efectos del pastoreo por parte de ciervos y el ganado introducido ([Veblen et al., 1992a, Kitzberger, 1994, Villalba y Veblen, 1997a, Relva y Veblen, 1998, Kitzberger et al., 2000a](#)).

En general, los patrones de regeneración de *Austrocedrus* varían en función de las características del sitio y las especies asociadas ([Veblen et al., 1995](#)). Así por ejemplo, en los ambientes mésicos del noroeste de Argentina, *Austrocedrus* sigue un modo de regeneración catastrófico en respuesta a fuegos intensos o deslizamientos que destruyen completamente el rodal. A medida que estos rodales coetáneos envejecen y alcanzan su madurez, el bosque adopta un patrón de regeneración caracterizado por claros de pequeña escala. Sin embargo, debido a los altos requerimientos de luz por parte de *Austrocedrus*, la regeneración en los bosques mésicos maduros tiende a ser esporádica. En los sitios secos no afectados por herbivoría, las estructuras de edades de los bosques de *Austrocedrus* son más continuas en respuesta a la falta de competencia con *Nothofagus dombeyi* o la caña. En los ambientes extremadamente secos del borde estepa-bosque, la escasa disponibilidad de sitios favorables para el establecimiento, en combinación con la falta de condiciones climáticas adecuadas para el establecimiento, dan origen a estructuras de edades de tipo esporádico (Fig. 4). Próximo al límite de

distribución norte de *Austrocedrus* en la región de Chile Central, las distribuciones de edades de tipo esporádico que presentan los bosques, han sido también atribuidas a las variaciones climáticas (Lequesne *et al.* 2000).



Fig. 4. Comunidades abiertas de *Austrocedrus chilensis* en sitios secos cerca del límite con la estepa, Río Traful, Argentina. Fuente: T. Veblen

### iii. *Fitzroya cupressoides*

El conocimiento sobre la dinámica de *Fitzroya cupressoides* es un tanto incompleto y con importantes discrepancias en cuanto a la interpretación de los modos de regeneración y las condiciones requeridas para la regeneración de esta especie. Estas discrepancias podrían reflejar diferencias en el comportamiento de regeneración entre sitios en respuesta a diferencias genéticas o ambientales, o simplemente la poca información disponible sobre la dinámica de los bosques de *Fitzroya* (Veblen *et al.*, 1995). Los rodales de *Fitzroya* han sido frecuentemente calificados como "comunidades relictuales" en respuesta a una reducción de su rango actual de distribución como consecuencia de condiciones climáticas desfavorables (Kalela, 1941, Tortorelli, 1956, Kozdon, 1958, Schmithusen, 1960, Rodríguez *et al.*, 1978). Sin embargo, estudios más recientes han documentado una adecuada regeneración del *Fitzroya* en diferentes condiciones ambientales. Diversos autores han documentado la capacidad de *Fitzroya* para colonizar sitios alterados por volcanismo y deslizamientos en los Andes de Chile

(Schmidt y Burgos, 1977, Rodríguez, 1989, Lara, 1991), por fuegos de baja intensidad en sitios elevados de la Cordillera de la Costa (Veblen y Ashton, 1982, Cortés, 1990), o por deslizamientos, fuegos y depósitos aluviales en Argentina (Fig. 5; Veblen *et al.* inédito). Asimismo, Donoso *et al.* (1993) han observado regeneración de *Fitzroya* en respuesta a pequeños claros en el dosel producidos por la caída de árboles.

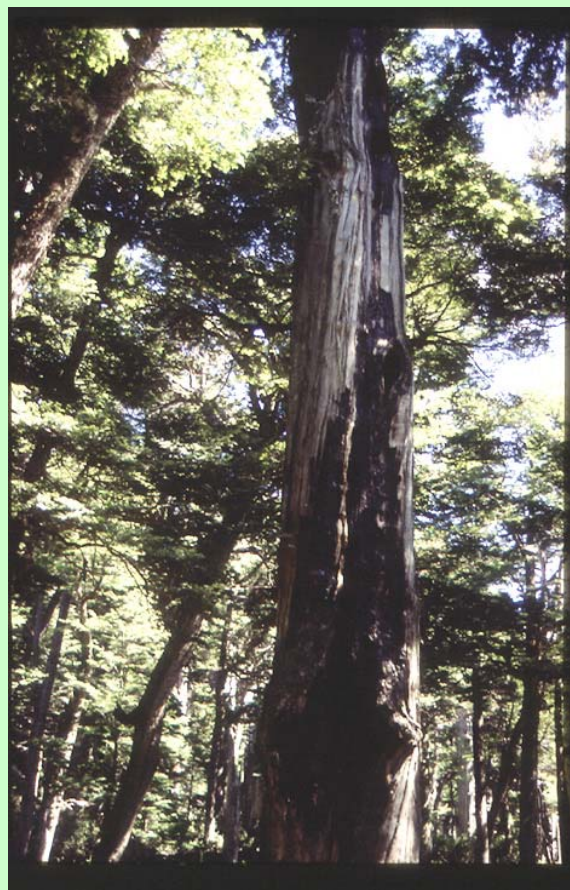


Fig. 5. Un *Fitzroya cupressoides* quemado en un bosque lluvioso cerca de Lago La Esperanza en el sur de Argentina. Fuente: T. Veblen

En Chile, los patrones de regeneración de *Fitzroya* cambian con la altitud y el tipo de bosque. En sitios elevados (entre 800 y 1200 m) y pobres en nutrientes, los rodales maduros tienden a ser abiertos, y la regeneración es adecuada aún en ausencia de disturbios (Veblen y Ashton, 1982, Lara, 1991). Bajo condiciones de sitio más favorables y a menor altitud, donde *Fitzroya* forma bosques mixtos con especies tolerantes a la sombra,

Thomas T. Veblen, Thomas Kitzberger y Ricardo Villalba

la regeneración depende en mayor medida de disturbios de gran escala como fuegos, deslizamientos y flujos de cenizas volcánicas (Veblen *et al.*, 1976, Schmidt y Burgos, 1977, Cortés, 1990, Lara, 1991). A menor altitud (100-500 m), *Fitzroya* coexiste con numerosas especies y es menos dominante que en los bosques a mayor altitud. Las estructuras de edades de los bosques maduros de *Fitzroya* localizados en sitios favorables y de baja altura tanto en Argentina como en Chile, revelan la existencia de períodos sin regeneración de 600 años o más (Lara, 1991, Veblen *et al.* inédito). En estos sitios, la regeneración pareciera depender de disturbios de gran escala que producen la muerte de una alta proporción de las especies que co-dominan el bosque.

#### *Regímenes de disturbio*

i . Fuego en el norte de la Patagonia: influencias antropogénicas a lo largo del gradiente de precipitación desde los bosques lluviosos hasta la estepa.

En el norte de la Patagonia, la frecuencia de los fuegos aumenta dramáticamente a lo largo del marcado gradiente de precipitación que va desde los bosques lluviosos de los Andes a los bosques xéricos de *Austrocedrus* en el límite con la estepa (Kitzberger *et al.*, 1997). Los regímenes de fuego a lo largo de este gradiente de precipitación reflejan las interacciones entre las actividades humanas y las condiciones físicas impuestas por dicho gradiente. El gradiente físico determina el clima local, el cual a su vez regula los patrones en la vegetación a escala de paisaje, la velocidad de la acumulación del material combustible, así como sus características de inflamabilidad. Sobreimpuestos a este gradiente ambiental y de vegetación, están los impactos dinámicos atribuidos a las actividades humanas.

Durante el período preeuropeo, los fuegos en los bosques más húmedos dominados por *Fitzroya* y *N. dombeyi*, ocurrieron a intervalos relativamente largos, de varios siglos en el caso de incendios intensos y extensivos (Kitzberger *et al.*, 1997, Veblen *et al.*, 1999). Estos fuegos muy intensos produjeron la muerte de la mayoría de los árboles con excepción de los ejemplares de *Fitzroya* con cortezas muy gruesas. Los fuegos en los rodales puros de *N. dombeyi*, así como los mixtos de *N. dombeyi*-*Austrocedrus*, fueron también de carácter destructivo y relativamente infrecuentes (Kitzberger, 1994). El intervalo medio de retorno del fuego disminuye sustancialmente en los bosques abiertos de *Austrocedrus*. Sin embargo, este intervalo es mayor en las poblaciones aisladas de *Austrocedrus* en el límite con la estepa. Esta variación espacial en el régimen de fuego se explicaría en base a las diferencias en la carga de combustible entre los distintos tipos de bosques y la frecuencia de ignición de los fuegos por parte de las poblaciones aborígenes. Los intervalos mínimos de retorno del fuego ocurren en los sectores medios del gradiente de precipitación (aproximadamente 700 a 1700 mm por año) en coincidencia con una combinación adecuada de humedad que permite la acumulación sostenida de hojarasca en el suelo y la ocurrencia de períodos secos que facilitan la desecación del material combustible acumulado. En los bosques méxicos, la ocurrencia de fuegos y particularmente el tamaño de los mismos son altamente dependientes de los déficit hídrico de la primavera y el verano (Kitzberger *et al.*, 1997).



El uso conjunto de la datación de cicatrices de fuego, el mapeo de la fecha de inicio de los rodales y el análisis de documentación histórica, ha demostrado que el impacto de las actividades humanas sobre el régimen de fuego ha sido altamente diferencial entre los distintos bosques a lo largo del gradiente ambiental (Veblen y Lorenz, 1988, Veblen et al., 1992a, Kitzberger et al., 1997, Kitzberger y Veblen, 1997). En los bosques dominados por *Austrocedrus*, el registro de las cicatrices de fuego muestra un incremento sustancial en la frecuencia de fuego a mediados del siglo XIX (Figs. 6 y 7). Este aumento coincide con la expulsión de grupos aborígenes del distrito de los lagos de Chile (aproximadamente 37 a 41° S) y su migración hacia Argentina como consecuencia del asentamiento de los europeos en Chile. Este aumento en la frecuencia de fuego tuvo lugar principalmente en los tipos de vegetación xérica (sitios de *Austrocedrus chilensis* en el ecotono con la estepa), los cuales fueron el ambiente natural del guanaco, la principal presa de caza por parte de la población nativa. Por el contrario, el menor uso por parte de los indígenas de los bosques mésicos durante el período anterior al establecimiento del



Fig. 6. Mapa del norte de la Patagonia donde se incluyen los bosques de *Austrocedrus chilensis* muestreados para reconstruir la historia de los incendios forestales en los estudios de Kitzberger y Veblen (1997) y Veblen et al. (1999)

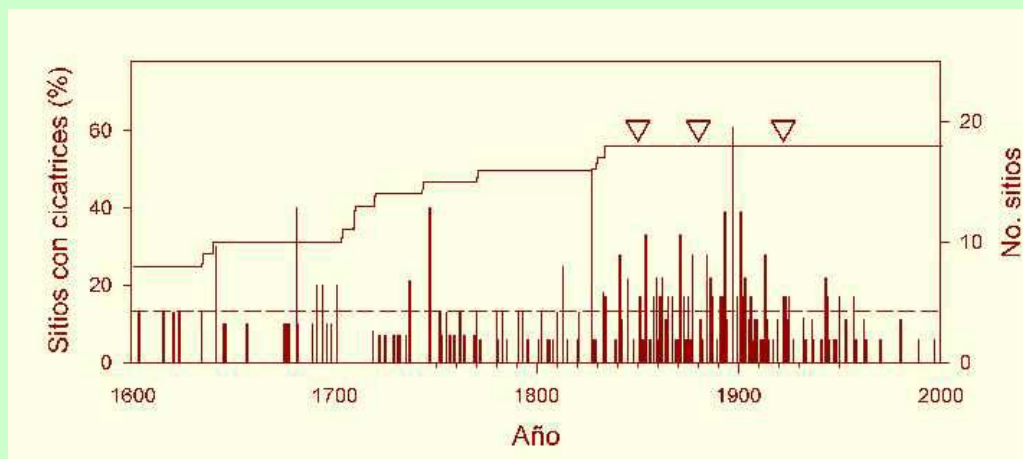


Fig. 7. Porcentajes (líneas verticales) de los 17 sitios de *Austrocedrus chilensis* en el norte de la Patagonia (Fig. 2) que registraron incendios en el mismo año. El número de sitios incluido en el récord está indicado por las líneas horizontales referenciada en el eje de la derecha. Los triángulos indican (de la izquierda a la derecha): 1) migración indígena desde Chile a la zona de estudio en aproximadamente 1850; 2) período de colonización europea (1880s a 1910); y 3) creación del primer Parque Nacional en la Patagonia. Datos tomados de Kitzberger y Veblen (1997) y de Veblen et al. (1999).

hombre europeo queda reflejado en la baja frecuencia de fuego en estos hábitats. La frecuencia de los fuegos aumentó nuevamente en forma sustancial en la década de 1890 en asociación con el establecimiento del hombre europeo en el norte de la Patagonia (Fig. 7). En este caso, sin embargo, el aumento más notable en la frecuencia de fuego ocurrió en los bosques mésicos de *Nothofagus dombeyi* y en los bosques mixtos de *N. dombeyi* con *A. chilensis* (Fig. 8) los que fueron quemados en forma extensiva por los colonizadores europeos en sus intentos de crear pasturas para el ganado. El impacto de estos fuegos se ve reflejado en la actual dominancia de rodales postfuego de entre 80 y 100 años de edad en estos bosques mésicos (Veblen y Lorenz, 1987, Veblen et al., 1992a). Desde la década de, 1920 aproximadamente, la frecuencia de fuego disminuye tanto en los bosques mésicos como en los xéricos en respuesta al control del fuego y al cese de los fuegos asociados con la población indígena. En coincidencia con esta reducción sustancial en la frecuencia de fuego en el ecotono con la estepa, se inicia un período de aumento en la densidad de las poblaciones boscosas (Fig. 9; Veblen y Lorenz, 1988).

ii. Mortalidad de bosques en deslizamientos inducidos por terremotos a lo largo del gradiente andino

Situada en el límite entre dos grandes placas tectónicas, la región de los Andes del Sur es un área de gran actividad volcánica y tectónica. En los bosques lluviosos templados ubicados al oeste de los Andes, los terremotos de gran magnitud (tales como el de Valdivia de 1960 con una intensidad de 8.5 en la escala Richter), desencadenan cientos de movimientos en masa, tales como deslizamientos, caída de rocas y flujos de piedras y/o barro, con la consiguiente mortalidad de extensas áreas de bosque (Veblen y Ashton,

1978). Adicionalmente a estos movimientos inducidos por los terremotos, otros movimientos en masa están asociados a lluvias torrenciales y prolongadas que muy a menudo se desatan sobre las pendientes muy abruptas creadas por la erosión glaciaria en los Andes (Lara, 1991). Los sitios desnudos creados por los movimientos en masa son favorables para el establecimiento de las especies de *Nothofagus* intolerantes a la sombra, las que de otra forma tenderían a ser reemplazadas por numerosas especies tolerantes a la sombra que crecen en los bosques lluviosos de Chile (Veblen y Ashton, 1978, Veblen et al., 1980, Veblen et al., 1981, Lara, 1991).

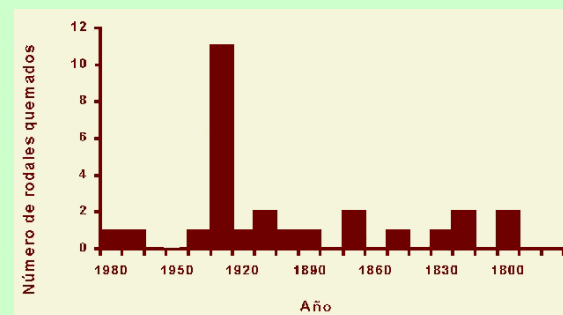


Fig. 8. Fechas de incendios que dieron origen a 31 rodales coetáneos de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis* en la zona comprendida entre los lagos Lacar y Nahuel Huapi en el norte de la Patagonia. Las fechas están agrupadas por décadas. Datos tomados de Veblen et al. (1992a).

En contraste a los cientos de deslizamientos inducidos por el terremoto de 1960 en el lado chileno de los Andes, relativamente pocos deslizamientos fueron registrados en el sector argentino. Sin embargo, el intenso movimiento del suelo produjo mortalidad de bosques y afectó los patrones de crecimiento de los árboles (Veblen et al., 1992a, Kitzberger et al., 1995). Ciertos rodales ubicados sobre conos aluviales inestables, la mayoría de los árboles emergentes de *N. dombeyi* y *Austrocedrus* murieron en 1960. Esto desencadenó el establecimiento de rodales y el aumento en la tasa de crecimiento de aquellos árboles más pequeños de ambas especies que sobrevivieron al terremoto. Entre las causas que posiblemente

produjeron la muerte de los árboles adultos, pueden considerarse los daños al sistema radicular en combinación con una disminución rápida en la disponibilidad de agua debido al intenso movimiento y acomodación del sustrato. Aún en aquellos rodales que no muestran signos obvios de un disturbio masivo en 1960, el análisis dendroecológico revela aumentos sostenidos del crecimiento debido a liberaciones aparentemente relacionadas con las caídas de árboles inducidas por el terremoto (Veblen *et al.*, 1992a). En aquellos rodales creciendo sobre conos aluviales inestables en el norte de la Patagonia, los cambios abruptos en el ritmo de crecimiento están asociados con los eventos sísmicos más importantes registrados en la región de los Lagos de Chile, los que ocurrieron en 1737, 1751, 1837, y 1960 (Kitzberger *et al.*, 1995). Por otro lado, las cronologías de anillos de árboles de sitios con sustratos más estables muestran una respuesta más atenuada a estos eventos sísmicos. Las cronologías de anillos provenientes de los conos aluviales muestran supresiones muy marcadas en el crecimiento asociadas con los tres primeros eventos sísmicos, en tanto que liberaciones muy abruptas siguieron al terremoto de 1960. Las diferencias en respuestas pueden deberse a que el terremoto de 1960 se produjo durante un período de intensa sequía, la que en combinación con los movimientos violentos del suelo resultaron en una mortalidad extensiva seguida por la liberación de los árboles sobrevivientes. No obstante, las sequías severas en ausencia de terremotos también pueden producir la muerte de algunos ejemplares y la consiguiente liberación de los sobrevivientes. En consecuencia, los efectos sinérgicos de las variaciones climáticas y los eventos sísmicos deben ser evaluados muy detalladamente cuando se desarrollan cronologías tanto para estudios del clima así como eventos sísmicos pasados.

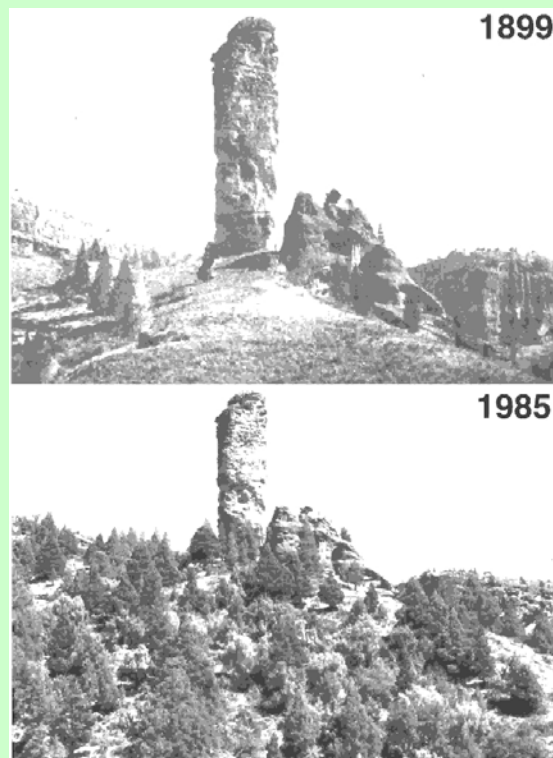


Fig. 9 Fotos del mismo sitio cerca de la confluencia de los Ríos Limay y Traful tomado en 1899 (por F. Moreno) y en 1985 que muestran una invasión de la estepa por *Austrocedrus chilensis* y *Schinus patagonicus*. Fuente: Veblen y Lorenz 1988.

### iii. Caídas de árboles de gran escala en Tierra del Fuego

Las altas latitudes de la región de los Andes del Sur son bien conocidas por sus vientos constantes y muy fuertes. En consecuencia, la caída de árboles es un importante tipo de disturbio que afecta los bosques subantárticos de *Nothofagus* (Veblen *et al.*, 1996a). Rebertus *et al.* (1997) estudiaron el efecto de las caídas cíclicas de árboles sobre la dinámica de los bosques de *N. pumilio* en un área de 10.5-km<sup>2</sup> localizada al norte del Lago Fagnano en Tierra del Fuego. Los rodales originados a partir de caídas masivas de árboles fueron digitalizados a partir de fotografías aéreas y analizados con un Sistema de Información Geográfica. Las edades de disturbios de caídas de árboles fueron determinadas a través de métodos dendroecológicos. Las caídas masivas de árboles, que resultan del paso de tormentas excepcionales,

cubren aproximadamente las dos terceras partes del área de estudio y varían entre los 19 y los 200 años de edad, con una recurrencia de 20-30 años entre mayores eventos. A diferencia de los huracanes que afectan los bosques con especies mixtas en el este de los Estados Unidos, estas tormentas crean parches discretos discretos en los cuales todo el bosque es destruido. Ochenta y nueve por ciento de los parches formados en los últimos 100 años fueron menores de 6 ha. Sin embargo, las caídas más extensas tienen una mayor contribución en términos del área total afectada por estos disturbios. El intervalo medio de retorno para 34 sitios fue de 145 años, con intervalos nunca inferiores a los 100 años. Esta frecuencia de disturbio es 2 a 3 veces mayor que la observada en los rodales maduros donde los claros pequeños producto de la caída de árboles individuales representan el disturbio dominante. La mayoría de los rodales destruidos en el área de estudio eran coetáneos y con un diámetro altura del pecho entre 20 y 32 cm. Muy pocos rodales ubicados en pendientes vulnerables al efecto de fuertes vientos llegan a convertirse en bosques maduros. El daño originado por las tormentas se concentró en la parte alta de las pendientes a sotavento, en los valles, y en aquellos lugares de las pendientes paralelos a la dirección de los vientos.

En el mismo estudio en Tierra del Fuego ([Rebertus et al., 1997](#)), se encontró que el ramoneo por parte del guanaco ha inhibido severamente la regeneración del bosque de *Nothofagus* durante los últimos 75 años. Se ve el efecto del ramoneo principalmente en los claros pequeños y a lo largo del perímetro de los claros de gran tamaño. Debido a ello, algunos rodales se han transformado en pastizales abiertos de herbáceas y comunidades alpinas incipientes.

iv. Diferentes escalas de integración de las interacciones entre la dinámica forestal y los regímenes de disturbio en el norte de la Patagonia

Estudios recientes han demostrado la inestabilidad del ecotono entre los bosques abiertos de *Austrocedrus* y la estepa norpatagónica en relación a los cambios en el régimen de fuego inducidos por las actividades humanas, como así también los efectos de las variaciones climáticas sobre el fuego y el establecimiento de *Austrocedrus* ([Veblen y Lorenz, 1987, 1988](#), [Veblen et al., 1992a](#), [Villalba y Veblen, 1997a, 1998](#)). Estos estudios, basados principalmente en información dendroecológica, han sido realizados en su mayoría a la escala de rodal. Sin embargo, los cambios observados a escala local han sido corroborados a nivel del paisaje regional mediante el uso de fotografías antiguas de 1880 a 1920 ([Veblen y Lorenz, 1988](#), [Veblen y Markgraf, 1988](#)). Para integrar estos estudios a través de diferentes escalas espaciales, la aproximación dendroecológica a nivel de rodal ha sido complementada con análisis de los nichos de regeneración de *Austrocedrus* y la cuantificación a gran escala de los cambios del paisaje ([Kitzberger, 1994](#), [Kitzberger y Veblen, 1999](#), [Kitzberger et al. 2000a](#)). De esta forma es posible lograr un mejor entendimiento de la dinámica del ecotono bosque/estepa a lo largo de diferentes escalas espaciales que abarcan desde los estudios de autoecología de los renovales de *Austrocedrus* hasta alcanzar el nivel de paisaje. Además, sobre la base de un muestreo regional extensivo (desde los 39 a los 43° S), es posible relacionar las variaciones en el régimen de fuego y la dinámica forestal a las variaciones climáticas de larga escala (ver la siguiente sección).

En los bosques en contacto con la estepa, la regeneración de *Austrocedrus* pareciera seguir un modo complejo de regeneración

caracterizado por episodios de establecimiento infrecuentes los que están relacionados con fluctuaciones climáticas en escala de décadas ([Villalba y Veblen, 1997a](#)). El ramoneo por parte de animales introducidos tales como el ciervo y el ganado vacuno también influencia la abundancia de renovales de *Austrocedrus*, al igual que su velocidad y forma de crecimiento ([Veblen et al., 1989, 1992b, Relva y Veblen, 1998](#)). En algunos sitios, el establecimiento de *Austrocedrus* estaría limitado espacialmente a los micrositios creados por los arbustos (Seibert, 1982, [Veblen et al., 1992b, Kitzberger, 1994](#)). En un estudio experimental de los efectos potenciales de protección de los arbustos sobre los procesos de germinación y establecimiento de *Austrocedrus*, [Kitzberger et al. \(2000\)](#) encontró que: 1) el establecimiento estuvo localizado preferencialmente en los sectores sombríos al sur y este de los arbustos protegidos de la fuerte insolación durante el medio día y las primeras horas de la tarde; 2) *Austrocedrus* se estableció bajo todas las especies de arbustos presentes en un número proporcional a la abundancia relativa de cada arbusto; 3) el factor micro-ambiental que mejor explicó la presencia de los renovales fue la sombra; y 4) la sombra tuvo un efecto más importante que la disponibilidad hídrica en la sobrevivencia de los renovales. Estos estudios experimentales sugieren que los efectos de protección de los arbustos sobre la regeneración de *Austrocedrus* serían más críticos durante períodos de sequías, mientras que durante los períodos húmedos los efectos de protección (facilitación) serían menos pronunciados.

Estos estudios de establecimiento de los renovales de *Austrocedrus* en los Parques Nacionales Nahuel Huapí y Lanín, están complementados con el análisis de los cambios en la vegetación a lo largo de un rango de escalas que van desde el nivel de rodal al de paisaje regional ([Kitzberger, 1994, Kitzberger y Veblen, 1999](#)). Los

cambios en la frecuencia de fuego fueron cuantificados a lo largo de un gradiente ambiental que se extiende desde los bosques méxicos de *N. dombeyi* hasta los bosques abiertos xéricos de *Austrocedrus* en el ecotono con la estepa. Las variaciones en los patrones de vegetación coincidentes con los cambios en el régimen de fuego fueron también analizados a lo largo de diferentes escalas espaciales ([Kitzberger y Veblen, 1999](#)). Los cambios en el tipo de cobertura vegetal a una escala regional fueron documentados a través de la comparación de mapas en escala 1: 250.000 de los años 1913 y 1985. A nivel de paisaje dichos cambios fueron analizados comparando los patrones de vegetación a una escala 1:24,000, en base a fotografías aéreas tomadas en 1940 y 1970. La frecuencia de los fuegos alcanzó un máximo al final del siglo XIX en respuesta al uso indiscriminado del fuego y la corta de los bosques por parte de los colonos europeos que se establecieron en ese momento. La frecuencia de los fuegos disminuyó dramáticamente alrededor de 1910 debido al cese de los fuegos intencionales y se ha mantenido baja debido al control efectivo de los mismos. Durante el presente siglo, se ha observado a escala regional, un aumento significativo en la proporción de la cobertura boscosa en relación a las áreas mapeadas como fuegos recientes o matorrales en 1913 ([Kitzberger y Veblen, 1999](#)).

Los parches de bosques remanentes que sobrevivieron los fuegos intencionales de fines del siglo XIX, se han conectado formando una cobertura forestal continua. Asimismo, aquellas áreas de matorrales continuos han comenzado a ser disectadas por el bosque. Aún cuando la fragmentación de los bosques es considerada como una tendencia común en las áreas naturales sometidas a una presión antropogénica creciente ([Harris, 1984](#)), en las áreas

protegidas del norte de la Patagonia, el proceso inverso a la fragmentación (la coalescencia) de los bosques ha sido la norma durante los últimos 70 años. En forma simultánea, las áreas de matorrales y pastizales han comenzado a ser más disyuntas y en muchos casos estas han sido completamente reemplazadas por árboles. Muchas de las áreas que aparecían como pastizales en 1940 fueron reemplazadas por matorrales en 1970, y solamente permanecieron estables aquellas áreas relativamente aisladas de las fuentes de semillas de los árboles. Durante este período de reducida frecuencia de fuegos ha habido un cambio en la dominancia de aquellas especies con un corto período de vida y con alta capacidad de rebrote (arbustos en general) por especies más longevas y con un modo dominante de dispersión a través de semillas (árboles de *Austrocedrus* y *N. dombeyi*). Estos cambios en la vegetación serían consistentes con las predicciones de los modelos de dinámica de la vegetación basados en atributos vitales como fue propuesto por [Noble y Slatyer](#) (1980). La restringida capacidad de dispersión de semillas por parte de *N. dombeyi* y *Austrocedrus*, podría también explicar la presencia de extensivos matorrales formados casi exclusivamente por especies que rebrotan luego de un fuego (por ejemplo, *N. antarctica*, *Maytenus boaria* y *Lomatia hirsuta*). Actualmente, muchas de estas áreas de matorrales están siendo invadidas por un número reducido, pero creciente de renovales de *N. dombeyi* y/o *Austrocedrus*. En forma similar, los estudios dendroecológicos en rodales cercanos, muestran que ha ocurrido un cambio vegetacional durante el período libre de fuegos, en el cual *N. antarctica* de corta longevidad pero de gran capacidad de rebrote después del fuego, ha sido reemplazado por *N. dombeyi*, que alcanza mayor longevidad pero que generalmente muere totalmente durante fuegos intensos ([Veblen y Lorenz](#), 1987). Dada la limitada capacidad de dispersión de las

semillas de estas especies, la configuración espacial de los parches remanentes de bosque juega un papel fundamental en los cambios posteriores de los patrones del paisaje. Los estudios de la proximidad semilla-planta madre indican que la configuración del bosque remanente es decisiva en los cambios posteriores que sufrirán los patrones espaciales del paisaje ([Kitzberger y Veblen](#), 1999). En el norte de la Patagonia, los extensivos rodales coetáneos post-fuego de *N. dombeyi* y *N. dombeyi-Austrocedrus* ([Veblen y Lorenz](#), 1987; [Veblen et al.](#), 1992a) se deben haber desarrollado dentro de un área relativamente reducida (en un radio de aproximadamente 50m a partir de los árboles más altos) y muy próximos a individuos remanentes con capacidad reproductiva

La reducción en la frecuencia de fuego en el norte de la Patagonia ha facilitado la transición a escala regional desde los estados tempranos a los maduros del bosque, siguiendo un proceso de sucesión postfuego ([Veblen et al.](#), 1992a, [Kitzberger y Veblen](#), 1999). Los cambios en la estructura del paisaje y en la composición del bosque asociados a los cambios en el régimen de fuego causado por el establecimiento de los primeros colonos ha alterado también la capacidad potencial para la ignición de futuros fuegos, su dispersión e intensidad. La acumulación de material combustible y su disponibilidad espacial también sigue un proceso de cambio a medida que la vegetación responde a las variaciones en el régimen de fuego. Así por ejemplo, los fuegos masivos en bosques de *N. dombeyi* dieron origen a vastas áreas de bosque que en la actualidad están sufriendo un proceso de autorraleo, lo que se traduce en una abundante disponibilidad de combustible de clase intermedia sobre el piso del bosque. En forma similar, un aumento en la inflamabilidad y la intensidad potencial del fuego, resulta de la reducción en la frecuencia de fuego en

los matorrales de *N. antarctica* y de arbustos. La reducida frecuencia de fuego durante este siglo podría explicar la abundancia de rodales senescentes de *N. antarctica* caracterizados por una mortalidad parcial de sus copas (Veblen y Lorenz, 1988). La dispersión potencial de los fuegos en áreas submésicas que antiguamente estaban formadas por parches aislados de bosque también se ha modificado a medida que los árboles se regeneran y los parches de bosques quedan conectados ofreciendo de este modo una continuidad horizontal en el aumento del combustible. En forma similar, próximo al ecotono con la estepa, los antiguos bosques abiertos de *Austrocedrus* han sido reemplazados por rodales relativamente densos durante los últimos 80 años a partir del período libre de fuego. De esta forma, aún cuando la frecuencia de fuegos iniciados por el hombre se mantenga relativamente baja, la mayor conectividad entre los tipos de vegetación susceptibles al fuego ha aumentado el potencial para la rápida dispersión del fuego (Turner et al., 1989). La reducción en la frecuencia de fuego en el norte de la Patagonia ha alterado profundamente los patrones del paisaje, de manera tal que el potencial actual para la ocurrencia de fuegos más intensos y de rápida dispersión a aumentado.

v. Influencias climáticas sobre los regímenes de disturbio y la dinámica del bosque en el norte de la Patagonia

Recientemente ha surgido particular interés en el impacto que las variaciones climática han tenido sobre los bosques patagónicos durante los últimos 2000 años. Por ejemplo, Auer (1939, 1958) y Kalela (1941) propusieron la hipótesis de una desecación climática gradual para la región de Fuego-Patagonia durante aproximadamente los últimos 2000 años, la que estimuló numerosas investigaciones tanto en el

extremo sur de América del Sur como así también la región suroeste del Pacífico (Veblen y Lorenz, 1988, Veblen y Markgraf, 1988, Enright et al., 1995, Veblen et al., 1995). Sin embargo, las evidencias ecológicas presentadas por Kalela (1941) para explicar la sostenida tendencia de aridificación en el norte de la Patagonia, han sido recientemente descalificadas por varios autores (Veblen y Lorenz, 1988, Veblen y Markgraf, 1988, Burns, 1991). Muchas de las interpretaciones de Kalela se basaban en el estado sanitario del bosque y la estructura de los rodales como evidencias de un proceso de aridificación. Los autores además asumían estados de equilibrio de la vegetación sin tener en cuenta la influencia de la dinámica de parches, los disturbios frecuentes y el decaimiento natural de los bosques (Veblen y Lorenz, 1988, Rebertus et al., 1993).

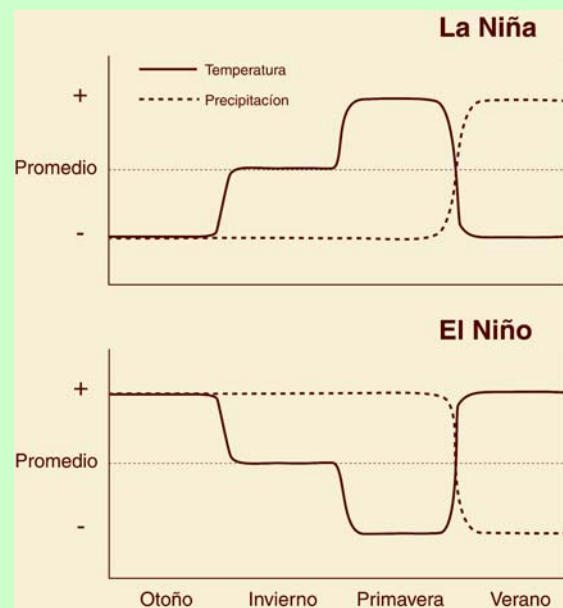
Patrones modernos de la vegetación así como de los registros polínicos fósiles (Markgraf, 1983, Veblen y Markgraf, 1988) no respaldan la tendencia de sostenida hacia una mayor aridez durante los dos últimos milenios como postulaban Auer (1939) y Kalela (1941). En vez, estudios dendroclimáticos regionales muestran importantes variaciones climáticas durante los siglos más recientes, las coincidirían con los cambios en los regímenes de fuego y el establecimiento de *Austrocedrus* en el norte de la Patagonia (Boninsenga, 1988, 1992, Boninsenga and Holmes, 1985, Villalba, 1990, 1994, Villalba y Veblen, 1997a,b, Villalba et al., 1997a,b, 1998). En combinación con los análisis de los cambios de la vegetación a diferentes escalas previamente descriptos (sección 3), estos estudios dendroecológicos proveen explicaciones de los cambios en la vegetación a escalas de clima regional y sus relaciones con los patrones de circulación atmosférica a escala hemisférica o global (Villalba y Veblen, 1997, 1998, Kitzberger

*et al.*, 1997, [Kitzberger y Veblen](#), 1997, [Veblen et al.](#), 1999).

Análogamente a la asociación entre sequía y fuego, el establecimiento de renovales y la mortalidad de ejemplares adultos de *Austrocedrus* en el norte de la Patagonia están fuertemente asociados con las variaciones climáticas regidas por la celda subtropical de alta presión sobre el sudeste del Océano Pacífico y los eventos El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) ([Villalba y Veblen](#), 1997a, 1998, [Kitzberger et al.](#), 1997, [Kitzberger y Veblen](#), 1997). En la cercanías del ecotono entre la estepa y el bosque, períodos de sequía relativamente cortos (entre uno y dos años), producen a la mortalidad de renovales y árboles adultos de *Austrocedrus*. Por el contrario, el establecimiento de nuevos ejemplares de *Austrocedrus*, se ve favorecido por la ocurrencia de períodos climáticos de larga duración (10 o más años), caracterizados por una disponibilidad hídrica por encima del valor medio. También, el establecimiento de *Nothofagus pumilio* cerca del límite superior altitudinal de bosques muestra una influencia significativa de ENOS (Daniels 2000).

El predominio del modo negativo en la Oscilación del Sur, o de tipo El Niño (anomalías positivas de temperatura del Pacífico oriental) que se registró casi en forma permanente desde mediados de 1970, está asociado en el norte de Patagonia a situaciones climáticas caracterizadas por veranos cálidos y secos (Fig. 10), las que a su vez están relacionadas con la falta de establecimiento de *Austrocedrus* en los ambientes ecotonales más secos ([Villalba y Veblen](#), 1998). De esta manera las variaciones climáticas de alta frecuencia (de uno a dos años de duración) pueden tener influencias negativas sobre el bosque de *Austrocedrus* al reducir significativamente la sobrevivencia de las plántulas, aumentar la mortalidad de árboles adultos y favorecer la

ocurrencia de fuego. Por el contrario, variaciones climáticas de baja frecuencia (de una década o más largas) son requeridas para la recuperación del bosque. Dada la tendencia a una mayor variabilidad climática en la región del norte de la Patagonia a partir de aproximadamente 1850 en comparación a los siglos anteriores ([Villalba](#), 1995, [Villalba et al.](#), 1998), la recuperación de los bosques de *Austrocedrus* luego de fuegos y sequías intensas, podría ser menos efectiva. En forma similar, los efectos desfavorables de animales introducidos como el ciervo y el ganado sobre la regeneración de *Austrocedrus* ([Veblen et al.](#), 1992b) se espera que continúen retardando la recuperación de los bosques afectados por fuegos o episodios de mortalidad inducidos por sequías.



**Fig. 10** Relaciones entre el clima del norte de la Patagonia y El Niño-Oscilación del Sur. Las curvas de temperatura y precipitación indican que en general que los eventos La Niña están asociados con inviernos-primaveras más secas y veranos menos secos que lo normal. Condiciones climáticas opuestas están asociadas a los eventos El Niño. Estas relaciones son estadísticamente significativas en base a los análisis elaborados por Daniels y Veblen (2000). Los datos meteorológicos provienen de Bariloche (1905-1997), Esquel (1901-1997), San Martín de los Andes (1936-1975), y Estancia Collun-co (1912-1989).

Además de la importancia de las variaciones climáticas, los cambios en la frecuencia de fuego a escala de décadas en el norte de la Patagonia están fuertemente asociados con los



cambios en las actividades humanas desde mediados del siglo XIX ([Kitzberger y Veblen, 1997](#), [Veblen et al., 1992, 1999](#)). En contraposición, las variaciones interanuales en los regímenes de fuego reflejan estrechamente los cambios en la variabilidad climática regional, lo que se expresa a través de la ocurrencia de fuego en forma sincrónica a lo largo de 400 km en dirección norte-sur y desde los bosques lluviosos a los bosques abiertos secos del ecotono con la estepa.

Las variaciones interanuales tanto en el clima regional como en la extensión de los fuegos en el norte de la Patagonia están relacionadas con variaciones de diversos parámetros de la circulación atmosférica de gran escala ([Kitzberger y Veblen, 1997](#), [Veblen et al., 1999](#)). Las fluctuaciones climáticas que facilitan la dispersión de los fuegos tanto en los bosques húmedos como en los más secos, frecuentemente están relacionadas con los eventos ENOS. Los años en los cuales el anticiclón subtropical del Pacífico es más intenso y posicionado más hacia el sur (desviando la influencia de los vientos del Oeste hacia latitudes más altas), se corresponden con años más secos y con fuegos más extensos. A pesar de la importante influencia del Océano Pacífico tropical, la actividad de ENOS no es el único factor determinante de las condiciones del fuego en el norte de la Patagonia. Los años de fuegos muy extensos están también asociados con una menor proporción de eventos de bloqueo atmosférico a los 50-60° S. Estos eventos de bloqueo en altas latitudes modifican la dirección del flujo de los vientos del Oeste forzando a las masas de aire a desplazarse hacia latitudes más bajas alcanzado el norte de la Patagonia ([Veblen et al., 1999](#)). Los registros de anillos de árboles indican que durante los últimos 250 años han ocurrido importantes variaciones en la sincronía de los principales centros de acción de la atmósfera tales como los eventos ENOS y los bloqueos

atmosféricos en altas latitudes a escalas que van de las décadas a las centurias. Estos cambios en el comportamiento climático global ha afectado también clima del norte de la Patagonia ([Villalba et al., 1997b, 1998](#)). Además, a una escala decadal el récord meteorológico demuestra mucha inestabilidad en las relaciones entre ENOS y patrones regionales de precipitación y temperatura ([Daniels y Veblen 2000](#)). Por lo tanto, al intentar establecer las posibles consecuencias del cambio climático global sobre el régimen de fuegos y la dinámica de la vegetación en el norte de la Patagonia, es importante considerar no sólo las relaciones entre los forzantes climáticos y el clima regional sino también el grado de interacción entre los mismos.

## Conclusiones

Este capítulo provee un resumen de algunos temas de investigación que, en relación a la dinámica de los bosques se están desarrollando en la región de los Andes del Sur en el contexto de los nuevos paradigmas en ecología. El desarrollo del conocimiento de la ecología de bosques no evoluciona independientemente de los estudios de tipo empíricos, sino que se nutre de la interacción entre la teoría y el trabajo de campo. Los avances más recientes en el entendimiento de la dinámica de los bosques en la región de los Andes del Sur, surgen como resultado de procesos iterativos entre la aplicación de nuevas perspectivas conceptuales que han emergido de estudios a nivel mundial y la re-evaluación del conocimiento general que surge de grandes líneas y protocolos generales de investigación. Un claro ejemplo es la aplicación de los objetivos y protocolos de investigación desarrollados en la década del 70 en los estudios de los bosques chilenos ([Veblen et al., 1980, 1981](#)) para luego elucidar la dinámica de los bosques de

*Nothofagus* en la región suroeste del Pacífico ([Read y Hill, 1985](#), [Read et al., 1990](#)). De hecho, cuando surgen los estudios previamente mencionados que relacionan la dinámica de los bosques de *Nothofagus* de Chile con disturbio ([Veblen y Ashton, 1978](#), [Veblen et al., 1980](#)), el campo de la dinámica forestal estaba recién emergiendo de la fuerte influencia de los conceptos de equilibrio tales como la teoría climax de Clements (ver prólogo en [Glenn-Lewin et al., 1992](#)). Efectivamente, las críticas modernas a los paradigmas ecológicos de equilibrio de [Drury y Nisbet](#) (1971, 1973) fueron raramente citados hasta comienzos de los 80. La demostración de la importancia que revestían los disturbios naturales de gran escala sobre la dinámica de los bosques de *Nothofagus* en Chile, fue uno de los primeros intentos a escala regional para interpretar la dinámica de bosques dentro del contexto teórico cinético ([Veblen et al., 1980, 1981](#), [Veblen, 1985b](#)). Junto a otras investigaciones similares en distintas regiones del mundo, estos estudios aceleraron el reemplazo en ecología de los paradigmas de equilibrio por los de no-equilibrio durante la década de 1980 ([Sousa, 1984](#), [Pickett y White, 1985](#)). Regionalmente, los estudios iniciados a mediados de 1970 proveyeron "la base teórica y de terreno de la dinámica de la vegetación" para un gran número de tipos de bosques en Chile ([Donoso, 1993](#), página 13). Estos estudios representaron una estrategia alternativa al esquema de desarrollo en fases del bosque que ignora llanamente el papel de los disturbios ([Schmidt, 1977](#), [Schmidt y Urzúa, 1982](#)) y que ha sido criticado por asumir que los bosques se comportan en forma de organismos, tal como fuese postulado por Clements ([Donoso, 1993](#)).

Si bien numerosos estudios en las décadas de 1970 y 1980 documentan la importancia de los disturbios en la dinámica forestal a nivel mundial ([White, 1979](#), [Sousa, 1984](#)), sólo recientemente han surgido aplicaciones cuantitativas

de los múltiples regímenes de disturbio que afectan un paisaje (por ejemplo, [Veblen et al., 1994](#)). En este contexto, los estudios de los regímenes de disturbio en el norte de la Patagonia y las respuestas de la vegetación a los mismos, son relevantes al proveer una perspectiva integral a escala regional sobre un amplio rango de diferentes tipos de disturbio incluyendo fuego, terremotos, caída de árboles y herbivoría.

El conocimiento que emerge sobre la dinámica de bosques en esta región está basado en la premisa de un control a gran escala por parte de las actividades humanas y las variaciones climáticas sobre la dinámica de bosques. En particular, los estudios en el norte de la Patagonia son únicos en su integración de los efectos del hombre y las variaciones climáticas sobre los disturbios y la demografía forestal a través de un rango de escalas espaciales que va desde el individuo a la región entera y sus relaciones con las anomalías climáticas de gran escala. Si bien numerosas investigaciones aún necesitan ser desarrolladas en el norte de la Patagonia, los estudios aquí descriptos proveen una base empírica diversa pero robusta que permite plantear nuevas hipótesis sobre estas líneas de investigación.

Un tema relevante en este capítulo ha sido el estudio comparativo a través de gradientes latitudinales (norte-sur) y longitudinales (este-oeste) dentro de la región de los Andes Patagónicos. Algunas de estas comparaciones han sido ilustradas con los ejemplos del impacto de los movimientos sísmicos a lo largo del gradiente trans-Andino y el efecto de los fuegos desde los bosques pluviales hasta el ecotono con la estepa en el norte de la Patagonia. Las comparaciones trans-oceánicas con otras regiones de Gondwana también han sido útiles para observar las similitudes en la dinámica forestal y poder establecer

generalizaciones tales como la ecología de la regeneración de las especies de *Nothofagus* (Veblen *et al.*, 1996c) y la ecología comparativa de las coníferas longevas del hemisferio sur (Enright y Hill, 1995). Por ejemplo, en todos los bosques lluviosos templados del hemisferio sur donde especies del género *Nothofagus* crecen en asociación con especies tolerantes a la sombra, los disturbios recurrentes de gran escala son un requisito indispensable para su regeneración (Veblen and Ashton, 1978, Veblen *et al.*, 1981, Wardle, 1984, Read y Hill, 1985, Read *et al.*, 1990, Stewart, 1986). En forma similar, coníferas longevas intolerantes a la sombra tales como *Libocedrus bidwillii* en Nueva Zelanda y *Fitzroya* en América del Sur tienen una estrategia común de regeneración. En sitios favorables para su crecimiento, donde existe una fuerte competencia con otra especie, ambas especies de coníferas requieren de la ocurrencia de disturbios de gran escala para su regeneración. En sitios más pobres donde la competencia es escasa, en cambio, las mismas son capaces de regenerar en ausencia de grandes disturbios (Veblen y Stewart, 1982, Veblen *et al.*, 1995). El patrón común a ambas especies de coníferas de ausencia de renovación en el sotobosque ha sido previamente interpretados en forma errónea, como éste fuera evidencia de largas tendencias hacia climas menos favorables para la regeneración. En ambos casos, el uso de paradigmas y supuestos inapropiados de equilibrio condujo a estas interpretaciones erróneas (Enright *et al.*, 1995, Veblen y Stewart, 1982, Veblen *et al.*, 1995). Si bien los estudios presentados previamente en el capítulo, también enfatizan la influencia de las variaciones climáticas en la dinámica de los bosques de coníferas de los Andes del Sur (especialmente *Austrocedrus*), las interpretaciones de éstos son consistentes con la ideas de no-equilibrio en la dinámica de los bosques.

A pesar de los avances recientes en el estudio de la dinámica de los bosques en la región de los Andes del Sur, el conocimiento existente debe ser considerado como una primera aproximación que necesita ser testeada y expandida a través de nuevos estudios. En particular, la mayoría de los estudios realizados son limitados en relación a su alcance espacial y representación de la variabilidad de ambientes. Las conclusiones obtenidas a partir de estudios realizados en un único ambiente no pueden ser simplemente extrapoladas a otros tipos de ambientes. Un buen ejemplo lo constituye las estrategias de regeneración de *N. dombeyi*, el cual crece en los bosques lluviosos mixtos de Chile y en rodales monoespecíficos en el norte de la Patagonia. En forma similar, *Austrocedrus* en el norte de la Patagonia crece a lo largo de un amplio rango de ambientes que van desde la estepa hasta los bosques mésicos donde aún pequeñas diferencias entre sitios (la posición topográfica, por ejemplo) pueden alterar las jerarquías competitivas y las estrategias reproductivas.

Algunas de las líneas más prometedoras para el desarrollo de futuras investigaciones sobre la dinámica de bosques en la región de los Andes del Sur podrían ser: 1) estudios autoecológicos y experimentales de largo plazo de la ecología de la regeneración concebida dentro del contexto del conocimiento actual a nivel de rodal y que incorpore las influencias potenciales de las interacciones bióticas tales como facilitación y parasitismo; 2) la integración de los estudios a nivel de rodal con los estudios a nivel del paisaje de los regímenes de disturbio y la dinámica de la vegetación, con particular énfasis en las interacciones entre los diferentes tipos de disturbios; 3) el desarrollo y aplicación de modelos espacialmente explícitos al estudio de la dinámica del paisaje donde la existencia de conocimiento

empírico es mayor (por ejemplo, en el norte de la Patagonia); y 4) la integración de los estudios de la dinámica de la vegetación que incluyen una multitud de factores del cambio ambiental global (variaciones

climáticas, cambios en la composición atmosférica, introducción de especies y cambios en el uso de la tierra).

### **Agradecimientos**

Los autores agradecen el apoyo económico provisto por National Science Foundation, National Aeronautics and Space Administration, National Geographic Society, y el Consejo de Investigaciones y Trabajos Creativos de la Universidad de Colorado, de los Estados Unidos; la Universidad de Comahue, el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina y la Fundación Antorchas. Asimismo, los autores agradecen los comentarios sobre el manuscrito de D.C. Lorenz y A.C. Premoli.

## Bibliografía

- ALBINI, F.A. 1984. Wildland fires. *American Scientist* 72: 590-597.
- ALFONSO, J.L. 1941. El Pehuén, Araucaria o Pino del Neuquén en a Argentina. *Ingeniería Agronómica* 14:89-100.
- ALEXANDER, R.R. 1964. Minimizing windfall around clear cuttings in spruce-fir forests. *Forest Science* 10:130-142.
- Allen, T.F.H. y T.B. Starr. 1982. Hierarchy perspectives for ecological complexity. University of Chicago Press, Chicago.
- ALVAREZ, S. Y H. GROSSE. 1978. Antecedentes generales y análisis para el manejo de Lenga (N. pumilio) en Alto Mañihuales, Aysén. Thesis, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- AMMAN, G.D. Y K.C. RYAN. 1991. Insect infestation of fire-injured trees in the Greater Yellowstone Area. USDA Forest Service Research Note INT-398, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Ogden, Utah.
- ARCHER, S., SCHIMEL, D.S. Y HOLLAND, E.A. 1995. Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate or CO<sub>2</sub>? *Climatic Change* 29: 91-99.
- ARMESTO, J.J., I. CASASSA, Y O. DOLLENZ. 1992. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile. *Vegetatio* 98: 13-22.
- ARMESTO, J.J. Y J. FIGUEROA. 1987. Stand structure and dynamics in the temperate rain forests of Chiloé Archipelago, Chile. *J. Biogeog.* 14: 367-376.
- ARMESTO, J.J. Y E.R. FUENTES. 1988. Tree species regeneration in a mid-elevation, temperate rain forest in Isla de Chiloé, Chile. *Vegetatio* 74: 151-159.
- ARMESTO, J.J. M.K. ARROYO, Y C. VILLAGRÁN (eds.). 1995. *Ecología del Bosque Nativo de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- AUBRÉVILLE, A. 1938. La forêt coloniale: les forêts de □ Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sci. Colon* 9: 1-245.
- AUER, V. 1939. Der Kampf zwischen Wald und Steppe auf Feuerland. *Petermanns Mitteilungen* 6: 193-97.
- AUER, V. 1958. The pleistocene of Fuego-Patagonia. Part II. The history of the flora and vegetation. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae, series A* 50: 1-239.
- BAKER, W.L. 1990. Climatic and hydrological effects on the regeneration of *Populus angustifolia* James, along the Animas River, Colorado. *Journal of Biogeography* 17: 59-73.
- BAISAN, C. H. Y T. W. SWETNAM. 1990. Fire history on a desert mountain range: Rincon Mountain Wilderness, Arizona, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 20:1559-1569.
- BERGERON, Y., A. LEDUC, H. MORIN, Y C. JOYAL. 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 25:1375-1384.
- BERLOW, E.L. 1997. From canalization to contingency: historical effects in a successional rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 67:435-360.
- BETANCOURT, J.L., E.A. PIERSON, K. AASEN RYLANDER, J.A. FAIRCHILD-PARKS, Y J.S. DEAN. 1993. Influence of history and climate on New Mexico Piñon-Juniper woodlands. In: E.F. Aldon, y D.W. Shaw (eds). *Managing Piñon-Juniper ecosystems for sustainability and social needs*. Gen. Tech. Rep. RM-236, Fort Collins, COL USDA Forest Service, Rocky Mountain Forest y Range Exp. Station, p. 42-62.
- BONINSENGA, J.A. 1988. Santiago de Chile winter rainfall since 1220 as being reconstructed by tree rings. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 6: 67-87.

- BONINSENGA, J.A. 1992. South America dendroclimatological records. En: Climate Since A.D. 1500 (eds R.S. Bradley y P.D. Jones), pp. 446-462. Unwin Hyman, Boston.
- BONINSEGNA, J.A. Y HOLMES, R.L. 1985. *Fitzroya cupressoides* yields 1534-year long South American chronology. *Tree-Ring Bulletin* 45: 37-42.
- BOOSE, E.R., D.R. FOSTER, Y M. FLUET. 1994. Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. *Ecological Monographs* 64:369-400.
- BORMANN, F.H. Y G.E. LIKENS. 1979. Pattern and Process in a Forested Ecosystem. Springer-Verlag, Berlin and New York.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1932. *Plant Sociology: The Study of Plant Communities*. McGraw-Hill, New York.
- BROWN, N. 1998. Out of control: fires and forestry in Indonesia. *Trends in Ecology and Evolution* 13:41-44.
- BRAY, J.R., 1956. Gap phase replacement in a maple-basswood forest. *Ecology* 37:598-600.
- BURNS, B.R. 1991. Regeneration dynamics of *Araucaria*. Tesis Doctoral Thesis, University of Colorado, Boulder.
- BURNS, B.R. 1993. Fire-induced dynamics of *Araucaria araucana* - *Nothofagus antarctica* forest in the southern Andes. *Journal of Biogeography* 20: 669-685.
- CAMP, A., C. OLIVER, P. HESSBURG, Y R. EVERETT. 1997. Predicting late-successional fire refugia pre-dating European settlement in the Wenatchee Mountains. *Forest Ecology and Management* 95:63-77.
- CLARK, J. S. 1989. Effects of long-term water balances on fire regime, north-western Minnesota. *Journal of Ecology* 77:989-1004.
- CLARK, J. S. 1990. Fire and climate change during the last 750 yr in northwestern Minnesota. *Ecological Monographs* 60:135-159.
- CLEMENTS, F.E., 1916. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington Publication No. 242.
- CONNELL, J. H. Y R.O. SLATYER. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Nat.* 111:1119-1144.
- CONNELL, J.H., I.R. NOBLE, R.O. SLATYER. 1987. On the mechanisms producing successional change. *Oikos* 50:136-137.
- CORTÉS, M.A. 1990. Estructura y dinámica de los bosques de Alerce (*Fitzroya cupressoides* (Mol) Johnston) en la Cordillera de la Costa de la Provincia de Valdivia. Tesis Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- DANIELS, L.D. 2000. The dynamics of alpine treelines in the southern Andes. Tesis Doctoral, University of Colorado, Boulder, Colorado.
- DANIELS, L.D. Y T.T. VEBLEN. 2000. ENSO effects on temperature and precipitation of the Patagonian-Andean region: Implications for biogeography. *Physical Geography* 21: 223-243.
- DONOSO C., 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria, Santiago.
- DONOSO, C., R. GREZ, B. ESCOBAR, Y P. REAL. 1984. Estructura y dinámica de bosques del tipo forestal siempreverde en un sector de Chiloé insular. *Bosque* 5:82-104.
- DONOSO, C., B. ESCOBAR, Y J. URRUTIA. 1985. Estructura y estrategias regenerativas de un bosque virgen de Ulmo (*Eucryphia cordifolia* Cav.)-Tepa (*Laurelia philippiana* Phil.) Looser en Chiloé. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 171-186.
- DONOSO, C. Y A. LARA. 1999. Silvicultura de los Bosques Nativos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- DONOSO, C., SANDOVAL, V., GREZ, R. Y RODRÍGUEZ, J. 1993. Dynamics of *Fitzroya*

- cupressoides forests in southern Chile. *Journal of Vegetation Science* 4: 303-312.
- DRURY, W.H. Y I.C.T. NISBET., 1971. Inter-relations between developmental models in geomorphology, plant ecology, and animal ecology. *General Systems* 16:57-68.
- DRURY, W.H. Y I.C.T. NISBET., 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum Harvard University* 54:331-68.
- DYER, E.D.A. 1969. Influence of temperature inversion on development of spruce beetle. *Journal of the Entomological Society of British Columbia* 66: 41-45
- EGLER, F.E., 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition -- a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4:412-417.
- ENRIGHT, N.J. Y R. S. HILL (EDS.) 1995. *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne University Press, Melbourne, Australia.
- ENRIGHT, N.J. R.S. HILL, Y T. T. VEBLEN. 1995. The southern conifers - an introduction. In: N. Enright y R. Hill (eds.), *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne University Press.
- EVERHAM, E.M. III Y N.V.L. BROKAW. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *The Botanical Review* 62:113-185.
- FASTIE, C.L. 1995. Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology* 76:1899-1916.
- FOSTER, D.R. Y E.R. BOOSE. 1992. Patterns of forest damage resulting from catastrophic wind in central New England, USA. *Journal of Ecology* 80:79-98.
- FRANKLIN, J.F. Y R.T.T. FORMAN. 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: ecological consequences and principles. *Landscape Ecology* 1:5-18.
- FRYE, R.H., FLAKE, H.W. Y GERMAIN, C.J. 1974. Spruce beetle winter mortality resulting from record low temperatures in Arizona. *Environmental Entomologist* 3: 752-754.
- FURNISS, R.L. Y V.M. CAROLIN. 1977. Western forest insects. Misc. Publ. U.S.D.A. No. 1339.
- GAUSE, G.F. 1924. *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins Company, Baltimore, Maryland.
- GLEASON, H.A., 1917. The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 44:463-481.
- GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:1-20.
- GLEASON, H.A., 1927. Further views on the succession concept. *Ecology* 8:229-326.
- GLENN-LEWIN, D.C., R.K. PEET Y T.T. VEBLEN (Eds.) 1992. *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London.
- GLENN-LEWIN, D.C. Y E. VAN DER MAAREL. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. Pp. 11-59 in: Glenn-Lewin, D.C., R.K. Peet y T.T. Veblen (Eds.) *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London.
- GRIME, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley y Sons, Chichester, England.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities. The importance of regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145.
- HARMON, M.E., S.P. BRATTON, Y P.S. WHITE. 1983. Disturbance and vegetation response in relation to environmental gradients in the Great Smoky Mountains. *Vegetatio* 55:129-139.
- HARRIS, L.D. 1984. *The fragmented forest. Island biogeography and the presevation of biotic diversity*. University of Chicago Press, Chicago.
- HEINEMANN, K., T. KITZBERGER, Y T.T. VEBLEN. 2000. Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of

- northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 30:25-31.
- HEUSSER, C. J. 1987. Fire history of Fuego-Patagonia. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 5:93-109.
- HEUSSER, C.J., RABASSA, J., BRANDANI, A. Y STUCKENRATH, R. 1988. Late-Holocene vegetation of the Andean Araucaria region, Province of Neuquén, Argentina. *Mountain Research and Development* 8: 53-63.
- HORN, H.S. 1975. Markovian processes of forest succession. Pp. 196-211 in M.L. Cody y J.M. Diamond (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge.
- HURSH, C.R., Y F.W. HAASIS. 1931. Effects of 1925 summer drought on southern Appalachian hardwoods. *Ecology*, 12: 380-386.
- INNES, J.L. 1992. Structure of evergreen temperate rain forest on the Taitao Peninsular, southern Chile. *Journal of Biogeography* 19: 555-562.
- JANE, G.T., Y T.G.A. GREEN. 1983. Vegetation mortality in the Kaimai Ranges, North Island, New Zealand. *Pacific Science* 37: 385-389.
- JOHNSON, E. A. Y D. R. WOWCHUK. 1993. Wildfires in the southern Canadian Rocky Mountains and their relationship to mid-tropospheric anomalies. *Canadian Journal of Forest Research* 23:1213-1222.
- JOHNSON, E. A. Y C. P. S. LARSEN. 1991. Climatically induced change in fire frequency in the southern Canadian Rockies. *Ecology* 72:194-201.
- JOHNSTONE, I.M. 1986. Plant invasion windows: a time-based clasification of invasion potential. *Biol. Rev.* 61:369-394.
- JONES, E.W. 1945. The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. *New Phytologist* 44:130-148.
- KALELA, E.K. 1941. Über die Holzarten und die durch die klimatischen Verhältnisse verursachten Holzartenwechsel in den Wäldern Ostpatagoniens. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae, Series A*, 2: 5-151.
- KIMMINS. J.P. 1997. *Forest Ecology: A Foundation for Sustainable Management*. Second Edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.
- KITZBERGER, T. 1989. Los disturbios como modeladores de comunidades boscosas Andino-Patagónicas. Informe, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires.
- KITZBERGER, T. 1994. Fire regime variation along a northern Patagonian forest-steppe ecotone: stand and landscape response. Tesis Doctoral University of Colorado, Boulder.
- KITZBERGER, T., D.F. Steinaker, and T.T. Veblen. 2000a. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81:1914-1924.
- KITZBERGER, T., T.W. SWETNAM, Y T.T. VEBLEN. 2001. Inter-hemispheric synchrony of forest fires and the El Niño-Southern Oscillation. *Global Ecology and Biogeography* 10: 315-326.
- KITZBERGER, T., T.T. VEBLEN, Y R. VILLALBA. 1995. Tectonic influences on tree growth in northern Patagonia, Argentina: the roles of substrate stability and climatic variation. *Canadian Journal of Forest Research* 25:1684-1696.
- KITZBERGER, T. Y T. T. VEBLEN. 1997. Influences of humans and ENSO on fire history of *Austrocedrus chilensis* woodlands in northern Patagonia, Argentina. *Ecoscience* 4: 508-520.
- KITZBERGER, T., T. T. VEBLEN Y R. VILLALBA. 1997. Climatic influences on fire regimes along a rain forest-to-xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography* 24:35-47.



- KITZBERGER, T. Y T.T. VEBLÉN. 1999. Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology* 14:1-15.
- KITZBERGER, T., T.T. VEBLÉN Y R. VILLALBA. 2000b. Métodos dendroecológicos y sus aplicaciones en estudios de dinámica de bosques templados de Sudamérica. Páginas 17-78 en: F. Roig (ed.) *Manual Latinoamericano de Dendrocronología*. Editorial de la Universidad del Cuyo, Mendoza, Argentina.
- KNIGHT, D.H. 1987. Parasites, lightning, and the vegetation mosaic in wilderness landscapes. p. 59-83 In: Turner, M.G. (ed.) *Landscape heterogeneity and disturbance*. Springer-Verlag, New York.
- KOZDON, P. 1958. Las coníferas autóctonas y su progresiva desaparición en la Cordillera Andina. *Montes* 14: 463-472.
- KULLMAN, L. 1989. Recent retrogression of the forest-alpine ecotone (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman) in the Scandes Mountains, Sweden. *Journal of Biogeography* 16: 83-90.
- LARA, A. 1991. The Dynamics and Disturbance Regimes of *Fitzroya cupressoides* Forests in the South-central Andes of Chile. Tesis Doctoral University of Colorado, Boulder.
- LARSEN, C. P. S. 1996. Fire and climate dynamics in the boreal forest of northern Alberta, Canada, from AD 1850 to 1989. *The Holocene* 6:449-456.
- LAURANCE, W.F. 1998. A crisis in the making: responses of Amazonian forests to land use and climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 411-415.
- LEIGHTON, M. Y N. WIRAWAN. 1986. Catastrophic drought and fire in Borneo tropical rain forest associated with the 1982-1983 El Niño Southern Oscillation event. Pages 75-102 in G. T. Prance, editor. *Tropical rain forest and the world atmosphere*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- LEQUESNE, C., J.C. ARAVENA, M.A. ALVAREZ GARCÍA, Y J.A. FERNÁNDEZ PRIETO. 2000. Dendrocronología de *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae) en Chile central. Páginas 159-175 en: F. Roig (ed.) *Manual Latinoamericano de Dendrocronología*. Editorial de la Universidad del Cuyo, Mendoza, Argentina.
- LITTLE, R.L., PETERSON, D.L. Y CONQUEST, L.L. 1994. Regeneration of subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) following fire: effects of climate and others factors. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 934-944
- LOMNITZ, C. 1970. Major earthquakes and tsunamis in Chile during the period 1535 to 1955. *Geologische Rundschau* 59: 939-960.
- LOTAN, J.E., J.K. BROWN, Y L.F. NEUENSCHWANDER. 1985. Role of fire in lodgepole pine forests. P. 133-152 In: Baumgartner, D.M., R.G. Krebill, J.T. Arnett, y G.F. Weetman (eds) *Lodgepole pine: the species and its management*. Washington State University Cooperative Extension Service, Pullman.
- LUSK, C.H. 1995. Seed size, establishment sites and species coexistence in a Chilean rain forest. *J. Veg. Sci.* 6: 249-256.
- LUSK, C.H. 1996a. Gradient analysis and disturbance history of temperate rain forests of the coast range summit plateau, Valdivia, Chile. *Rev. Chil. Historia Nat.* 69: 401-411.
- LUSK, C.H. 1996b. Stand dynamics of the shade-tolerant conifers *Podocarpus nubigena* and *Saxegothaea conspicua* in Chilean temperate rain forest. *J. Veg. Sci.* 7: 549-558.
- MACARTHUR, R.H. Y E.O. WILSON. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- MALANSON, G.P. Y D.R. BUTLER. 1984. Avalanche paths as fuel breaks: implications for fire management. *Journal of Environmental Management* 19:229-238.

- MARKGRAF, V. 1983. Late and postglacial vegetational and paleoclimatic changes in subantarctic, temperate, and arid environments in Argentina. *Palynology* 7:43-70.
- MARKGRAF, V. Y L. ANDERSON. 1994. Fire history of Patagonia: Climate versus Human Cause. *Revista do Instituto Geográfico do Sao Paulo* 15:33-47.
- MCCOOK, L.J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110:115-147.
- MINNICH, R.A. y Y.H. Chou. 1997. Wildland fire patch dynamics in the chaparral of southern California and northern Baja California. *International Journal of Wildland Fire* 7:221-248.
- NICHOLLS, N. 1992. Historical El Niño/Southern Oscillation variability in the Australasian region. Pages 151-173 in H. F. Diaz y V. Markgraf, editors. *El Niño: Historical and paleoclimatic aspects of the southern oscillation*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- MUTARELLI, E.J. Y E.N. ORFILA. 1973. Algunos resultados de las investigaciones de manejo silvicultural que se realizan en los bosques andino-patagónicos de Argentina. *Rev. Forestal Argentina* 17: 69-74.
- NOBLE, I.R. Y R.O. SLATYER., 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43:5-21.
- OBERDORFER, E. 1960. Pflanzensozioologische Studien in Chile. *Flora et Vegetatio Mundi* 2: 1-208.
- OLIVER, C.D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3:153-168.
- OLIVER, C.D., y B.C. Larson. 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw Hill, New York.
- OVERPECK, J.T., RIND, D. Y GOLDBERG, R. 1990. Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature* 343: 51-53.
- PAINE, R.T. Y S.A. LEVIN. 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecol. Monogr.* 51:145-178.
- PAYETTE, S., FILION, L., DELWAIDE, A. Y BEGIN, C. 1989. Reconstruction of tree-line vegetation response to long-term climate change. *Nature* 341: 429-432.
- PEDERSON, B.S. 1998. The role of stress in the mortality of Midwestern Oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* 79:79-93
- PEET, R.K. 1992. Community structure and ecosystem function. Pp. 103-151 in D.C. Glenn-Lewin, R.K. peet y T.T. Veblen (eds.) *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London.
- PEET, R.K., Y N.L. CHRISTENSEN. 1980. Succession: A population process. *Vegetatio* 43:131-140.
- PERRY, D.A. 1988. Landscape pattern and forest pests. *The Northwest Environmental Journal* 4:213-228.
- PICKETT, S.T.A. 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torrey Bot. Club* 107:238-248.
- PICKETT, S.T.A., Y M.J. MCDONNELL. 1989. Changing perspectives in community dynamics: A theory of successional forces. *Trends in Ecol. Evol.* 4:241-245.
- PICKETT S.T.A., S.L. COLLINS Y J.J. ARMESTO. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Bot. Rev.* 53:335-371.
- PICKETT, S.T.A., Y J.N. THOMPSON. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation* 13:27-37.
- PICKETT, S.T.A. Y P.S. WHITE (Eds). 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando.

- PISANO, E. Y M.J. DIMITRI. 1973. Estudio ecológico de la región continental sur del area andino-patagónica. *Anales del Instituto de la Patagonia* 4: 207-271.
- PLUMMER, F.G. 1904. Forest conditions in the Black Mesa Forest Reserve, Arizona. U.S. Geol. Surv. Prof. Paper 23
- PRENTICE, C. 1992. Climate and long-term vegetation dynamics. *Plant Succession: Theory and Prediction* (eds. D.C. Glenn-Lewin, R.A. Peet, y T.T. Veblen), pp. 293-339. Chapman y Hall, Cambridge.
- RAFFAELE, E. Y T.T. VEBLEN. 1998. Facilitation by nurse shrubs on resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 9:693-698.
- RAFFAELE, E. Y T. T. VEBLEN. En prensa. Effects of cattle grazing on early postfire regeneration of matorral in northwest Patagonia, Argentina. *Natural Areas Journal*.
- RAUP, H.H. 1957. Vegetational adjustment to the instability of site. *Proceeding Paper of the 6th Tech. Meeting Int. Union Conservation Naturalist Research* (Edinburgh), p. 36-48.
- READ, J. Y R.S. HILL. 1985. Dynamics of Nothofagus-dominated rainforest on mainland Australia and lowland Tasmania. *Vegetatio* 63: 67-78.
- READ, J., G. HOPE, Y R. HILL., 1990. The dynamics of Nothofagus-dominated rain forests in Papua New Guinea. *Journal of Biogeography* 17:185-204.
- REBERTUS, A.J., T. KITZBERGER, T.T. VEBLEN, Y L.M. ROOVERS. 1997. Blowdown history and landscape patterns in the Andes of Tierra del Fuego, Argentina. *Ecology* 78:678-692.
- REBERTUS, A.J. Y T.T. VEBLEN. 1993a. Partial wave formation in old-growth Nothofagus forests on Tierra del Fuego, Argentina. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120:461-470.
- REBERTUS, A.J. Y T.T. VEBLEN. 1993b. Structure and treefall gap dynamics of old-growth Nothofagus forests on Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 4:641-693.
- REBERTUS, A.J., T.T. VEBLEN, Y T. KITZBERGER. 1993. Gap formation and dieback in Fuego-Patagonian Nothofagus forests. *Phytocoenologia* 23: 581-599.
- RELVA, M.A. Y T.T. VEBLEN. 1998. Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 108: 27-40.
- RODRÍGUEZ, D., SOURROUILLE, A., GALLOPÍN, G.C. Y MONTAÑA, C. 1978. Estudio ecológico integrado de la cuenca del Rio Manso Superior (Rio Negro, Argentina). II. Tipos de vegetación. *Anales de Parques Nacionales (Argentina)* 14: 231-248.
- RODRÍGUEZ, J.P. 1989. Estrategias regenerativas de Alerce (*Fitzroya cupressoides* Mol. (Johnston)) en el sector de Contao, Cordillera de los Andes, Provincia de Palena. Tesis Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- ROIG, F.A. J. ANCHORENA, O. DOLLENZ, A.M. FAGGI, Y E. MÉNDEZ. 1985. Las comunidades vegetales de la transecta botánica de la Patagonia austral. In O. Boelcke, D.M. Moore, y F.A. Roig, (eds.), *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires, pp. 350-519.
- ROLAND, J. 1993. Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. *Oecologia* 93:25-30.
- ROMME, W.H. Y D.H. KNIGHT. 1981. Fire frequency and subalpine forest succession along a topographic gradient in Wyoming. *Ecology* 62:319-326.
- ROTHERMEL, R. C. 1972. A mathematical model for predicting fire spread in wildland fuels. USDA Forest Service, Research Paper INT-115.

- RUSCH, V. 1987. Estudio sobre la regeneración de la lenga en la Cuenca dle Río Manso Superior, Río Negro. Informe Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Buenos Aires.
- SCHLEGEL, F.S., T.T. VEBLEN, Y B. ESCOBAR R. 1979. Estudio ecológico de la estructura, composición, semillación y regeneración del bosque de Lenga (*Nothofagus pumilio*) XI Región. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ingeniería Forestal, Serie Técnica.
- SCHMID, J.M. Y R.C. BECKWITH. 1975. The spruce beetle. Forest Pest Leaflet 127, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- SCHMID, J.M. Y R.H. FRYE. 1977. Spruce beetle in the Rockies. USDA Forest Service General Technical Report RM-49, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado.
- SCHMIDT, H. 1977. Dinámica de un bosque virgen de araucaria-lenga (Chile). *Bosque* 2: 3-11.
- SCHMIDT, H. Y BURGOS, P. 1977. Estructura y desarrollo natural del bosque de Alerce. Informe Forestal de las Areas de Futaleufú y Contao en la X Región, pp.57-64. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago.
- SCHMIDT, H., TORAL, M. Y BURGOS, P. 1980. Aspectos de estructura y de regeneración natural para el manejo silvícola de los bosques de Araucaria - lenga en Chile. *Forestry Problems of the Genus Araucaria. Proceedings of a IUFRO meeting, Curitiba, Paraná, Brazil. October 21-28, 1979*, pp. 159-166.
- SCHMIDT, H. Y A. URZÚA. 1982. Transformación y manejo de los bosques de lenga en Magallanes. *Ciencias Agrícolas (Universidad de Chile, Santiago)* No. 11, pp. 1-62.
- SCHMITHÜSEN, J. 1960. Die Nadelhölzer in den Waldgesellschaften der südlichen Anden. *Vegetatio* 9: 313-327.
- SEIBERT, P. 1982. Carta de vegetación de la región de El Bolsón, Río Negro y su aplicación a la planificación del uso de la tierra. *Documenta Phytosociológica* 2: 1-120.
- SOUSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:353-391.
- STEWART, G.H., 1986. Forest dynamics and disturbance in a beech/hardwood forest, Fiordland, New Zealand. *Vegetatio* 68:115-126.
- STOCKS, B.J. 1987. Fire potential in the spruce budworm-damaged forests of Ontario. *The Forestry Chronicle* 63: 8-14.
- SWANSON, F.J., T.K. KRATZ, N. CAINE, Y R.G. WOODMANSEE. 1988. Landform effects on ecosystem patterns and processes. *BioScience* 38:92-98.
- SWETNAM, T. W. 1993. Fire history and climate change in giant sequoia groves. *Science* 262:885-889.
- SWETNAM, T. W. Y J. L. BETANCOURT. 1990. Fire-southern oscillation relations in the southwestern United States. *Science* 249:1017-1020.
- SWETNAM, T.W. Y A.M. LYNCH. 1993. Multi-century, regional-scale patterns of western spruce budworm outbreaks. *Ecological Monographs*. 63: 399-424.
- SZEICZ, J.M. Y MACDONALD, G.M. 1995. Recent white spruce dynamics at the subarctic alpine treeline of north-western Canada. *Journal of Ecology* 83: 873-885.
- SZEICZ, J.M. B.A. ZEEB, K.K. BENNETT, Y J.P. SMOL. 1998. High-resolution paleoecological analysis of recent disturbance in a southern Chilean *Nothofagus* forest. *J. of Paleolimnology* 20: 235-252.
- TANSLEY, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16:284-307.

- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- TILMAN, D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58:3-15.
- TORTORELLI, L.A. 1947. Los Incendios de Bosques en la Argentina. Ministerio de Agricultura, Buenos Aires.
- TORTORELLI, L.A. 1956. Maderas y Bosques Argentinos. Editorial Acme, Buenos Aires.
- TURNER, M.G. (Ed.) 1987. Landscape heterogeneity and disturbance. Springer-Verlag, New York.
- TURNER, M.G., GARDNER, R.H., DALE, V.H. Y O'NEILL, R.V. 1989. Predicting the spread of disturbance across heterogeneous landscapes. *Oikos* 55:121-129.
- TURNER, M.G., W.W. HARGROVE, R.H. GARDNER, Y W.H. ROMME. 1994. Effects of fire on landscape heterogeneity in Yellowstone National Park, Wyoming. *Journal of Vegetation Science* 5:731-742.
- TURNER, M. G. Y W. H. ROMME. 1994. Landscape dynamics in crown fire ecosystems. *Landscape Ecology* 9:59-77.
- VEBLÉN, T.T. 1979. Structure and dynamics of *Nothofagus* forests near timberline in south-central Chile. *Ecol.* 60: 937-945.
- VEBLÉN, T.T. 1982a. Growth patterns of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forests and their influences in forest dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109:474-487.
- VEBLÉN, T.T. 1982b. Regeneration patterns in *Araucaria* forests in Chile. *Journal of Biogeography* 9: 11-28.
- VEBLÉN, T.T. 1985a. Forest development in tree-fall gaps in the temperate rain forests of Chile. *National Geographic Research* 1:162-183.
- VEBLÉN, 1985b. Stand dynamics in Chilean *Nothofagus* forests. Pp. 35-51 in S. T. A. Pickett y P. S. White, eds., *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- VEBLÉN, T.T. 1989a. *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Can. J. For. Res.* 19:365-371.
- VEBLÉN, T.T. 1989b. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. *Ecology* 70:541-543.
- VEBLÉN, T.T. 1992. Regeneration dynamics. Pages 152-187 in D.C. Glenn-Lewin, R.K. Peet y T.T. Veblen (Eds.) *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London.
- VEBLÉN, T.T., Y D.H. ASHTON. 1978. Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes, Chile. *Vegetatio* 36:149-167.
- VEBLÉN, T.T. Y ASHTON, D.H. 1982. The regeneration status of *Fitzroya cupressoides* in the Cordillera Pelada, Chile. *Biological Conservation* 23: 141-161.
- VEBLÉN, T.T., D.H. ASHTON, F.M. SCHLEGEL, Y A.T. VEBLÉN. 1977. Plant succession in a timberline depressed by volcanism in south-central Chile. *J. Biogeog.* 4: 275-294.
- VEBLÉN, T. T., B. R. BURNS, T. KITZBERGER, A. LARA Y R. VILLALBA. 1995. The ecology of the conifers of southern South America. Pages 120-155 in N. J. Enright y R. S. Hill, editors. *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne University Press, Melbourne, Australia.
- VEBLÉN, T.T., DELMASTRO, R.N. Y SCHLATTER, J. 1976. The conservation of *Fitzroya cupressoides* and its environment in southern Chile. *Environmental Conservation* 3:291-301.
- VEBLÉN, T.T., C. DONOSO Z., F.M. SCHLEGEL, Y B. ESCOBAR R. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *Journal of Biogeography* 8:211-247.
- VEBLÉN, T.T., C. DONOSO, T. KITZBERGER, Y A.J. REBERTUS. 1996a. Ecology of southern

- Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. Pages 293-353 in T.T. Veblen, R.S. Hill y J. Read (Eds.), *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- VEBLEN, T.T., K.S. HADLEY, E.M. NEL, T. KITZBERGER, M. REID, Y R. VILLALBA. 1994. Disturbance regime and disturbance interactions in a Rocky Mountain subalpine forest. *Journal of Ecology* 82:125-135.
- 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, B.R. BURNS Y A.J. REBERTUS. 1996b. Perturbaciones y regeneración en bosques andinos del sur de Chile y Argentina. Pages 169-198 in: J.J. Armesto, M.K. Arroyo, y C. Villagrán (Eds.), *Ecología del Bosque Nativo de Chile*. Universidad de Chile Press.
- VEBLEN, T.T., T. KITZBERGER AND J. DONNEGAN. 2000. Climatic and human influences on fire regimes in ponderosa pine forests in the Colorado Front Range. *Ecological Applications* 10:1178-1195.
- VEBLEN, T.T. T. KITZBERGER, R. VILLALBA, AND J. DONNEGAN. 1999. Fire history in northern Patagonia: The roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs* 69:47-67.
- VEBLEN, T. T., T. KITZBERGER Y A. LARA. 1992a. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science* 3:507-520.
- VEBLEN, T. T. Y D. C. LORENZ. 1987. Post-fire stand development of *Austrocedrus-Nothofagus* forests in Patagonia. *Vegetatio* 73:113-126.
- VEBLEN, T. T. Y D. C. LORENZ. 1988. Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone in northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers* 78:93-111.
- VEBLEN, T. T. Y V. MARKGRAF. 1988. Steppe expansion in Patagonia? *Quaternary Research* 30:331-338.
- VEBLEN, T.T., M. MERMOZ, C. MARTIN, Y E. RAMILO. 1989. Effects of exotic deer on forest regeneration and composition in northern Patagonia. *J. Appl. Ecol.* 26: 711-724.
- VEBLEN, T. T., M. MERMOZ, C. MARTIN Y T. KITZBERGER. 1992b. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology* 6:71-83.
- VEBLEN, T.T. F. M. SCHLEGEL, Y B. ESCOBAR R. 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in the Valdivian Andes, Chile. *Journal of Ecology* 68:1-31.
- VEBLEN, T.T. Y G. H. STEWART. 1982. On the conifer regeneration gap in New Zealand: the dynamics of *Libocedrus bidwillii* stands on South Island. *Journal of Ecology* 70: 413-436.
- VILLALBA, R. 1990. Climatic fluctuations in northern Patagonia during the last 1000 years as inferred from tree-ring records. *Quaternary Research* 34:346-360.
- VILLALBA, R. 1995. Climatic influences on forest dynamics along the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. Tesis Doctoral University of Colorado, Boulder.
- VILLALBA, R. 1994. Tree-ring and glacial evidence for the Medieval Warm Epoch and the Little Ice Age in southern South America. *Climatic Change* 26:183-197.
- VILLALBA, R., J. A. BONINSEGNA, A. LARA, T. VEBLEN, F. A. ROIG, J. C. ARAVENA Y A. RIPALTA. 1996. Interdecadal climatic variations in millennial temperature reconstructions from southern South America. Pages 161-189 in P. D. Jones y R. Bradley (Eds.) *Climatic forcings of the*

- last 2000 Years. NATO Advanced Sciences Institutes Series.
- VILLALBA, R., J.A. BONINSENGA, T.T. VEBLEN, A. SCHMELTER, Y S. RUBILIS. 1997a. Recent trends in tree-ring records from high elevation sites in the Andes of northern Patagonia. *Climatic Change* 36:225-254.
- VILLALBA, R., E. R. COOK, R. D. D'ARRIGO, G. C. JACOBY, P. D. JONES, M. J. SALINGER Y J. PALMER. 1997b. Sea-level pressure variability around Antarctica since A.D. 1750 inferred from subantarctic tree-ring records. *Climate Dynamics* 13: 375-390.
- VILLALBA, R., E.R. COOK, G.C. JACOBY, R.D. D'ARRIGO, T.T. VEBLEN Y P.D. JONES. 1998. Tree-ring based reconstructions of precipitation in Patagonia since A.D. 1600. *The Holocene* 8:659-674.
- VILLALBA, R. Y T. T. VEBLEN. 1997a. Regional patterns of tree population age structures in northern Patagonia: climatic and disturbance influences. *Journal of Ecology* 85:113-124.
- VILLALBA, R. Y T.T. VEBLEN. 1997b. Spatial and temporal variation in tree growth along the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. *Can. J. For. Res.* 27: 580-597.
- VILLALBA, R. Y T.T. VEBLEN. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality at the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. *Ecology*. 79:2624-2640.
- VILLALBA, R. Y T.T. VEBLEN. 1998. Annual-versus decadal-scale climatic influences on tree establishment and mortality in northern Patagonia. Páginas 145-170 en M. Beniston y J.L. Innes (eds.), *The Impacts of Climate Variability on Forests*. Springer, Berlin, Germany
- WALKER, L.R. Y F.S. CHAPIN. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50:131-135.
- WARDLE, J.A., 1984. *The New Zealand Beeches*. New Zealand Forest Service, Christchurch.
- WATT, A.S. 1923. On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. Part I. The causes of failure of natural regeneration of the beech (*Fagus sylvatica* L.). *Journal of Ecology* 11:1-48.
- WATT, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22.
- WHITE, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45:229-299.
- WHITE, P.S. y J. Harrod. 1997. Disturbance and diversity in a landscape context. p. 128-159 en: Bissonette, J.A. (Ed.) *Wildlife and landscape ecology: effects of pattern and scale*. Springer, New York.
- WHITE, P.S., y A. Jentsch. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62: 399-450.
- WHITE, P.S. y S.T.A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. Pp. 3-13 in S.T.A. Pickett y P.S. White (eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, N.Y.
- WHITMORE, T.C. 1982. On pattern and process in forests. Pages 45-59 in E. I. Newman (ed.), *The Plant Community as a Working Mechanism*. Blackwell, Oxford.
- WHITTAKER, R.H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecol. Monogr.* 23:41-78.
- WHITTAKER, R.H., 1956. Vegetation of the Great Smokey Mountains. *Ecol. Monogr.* 26:1-80.
- WHITTAKER, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Review* 42:207-64.
- WHITTAKER, R.H., y S.A. Levin. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology* 12:117-139.

WIENS, J.A. 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:81-120.