

UCH-FC  
MAG-EBE  
T 6913  
C.I

**ANÁLISIS ESPACIAL DE LA REGENERACIÓN  
DE ESPECIES ARBÓREAS EN LA RESERVA  
NACIONAL LOS RUILES (REGIÓN DEL MAULE,  
CHILE): LA INCORPORACIÓN DEL ANÁLISIS  
JERARQUICO EN EL ESTUDIO DEL NICHOS  
ECOLOGICO**

Tesis

Entregada a la  
Universidad de Chile  
En cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de

**Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología  
Evolutiva**

Facultad de Ciencias

Por

**Marcela Alejandra Torres Gómez**

19 de Enero, 2010

Director de Tesis Prof. Víctor H. Marín

Co-director: Prof. Ramiro O. Bustamante



**FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE**

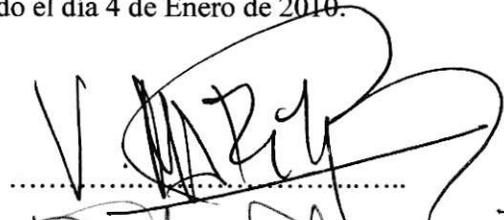
**INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGÍSTER**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por la candidata.

**Marcela Alejandra Torres Gómez**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 4 de Enero de 2010.

**Director de Tesis**  
Prof. Víctor H. Marín

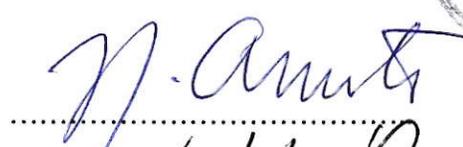


**Co-Director de Tesis**  
Prof. Ramiro O. Bustamante

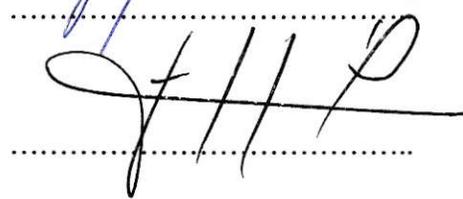


**Comisión de Evaluación de la Tesis**

Prof. Juan Armesto



Prof. Jaime Hernández

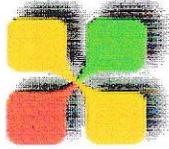




*A mi madre, porque este trabajo  
es fruto de su esfuerzo.*



## Agradecimientos



Esta tesis fue financiada por el proyecto Anillo-PBCT ACT-34/2006: “Estructura de redes mutualistas en bosques fragmentados”

Quisiera Agradecer a mis tutores, los profesores Víctor Marín y Ramiro Bustamante por el apoyo permanente en la realización de este trabajo.

A todo el equipo Anillo 1.0 por los buenos momentos en terreno, lo cual es un gran desafío en Pelluhue: Claudia, Gioco, Ale, Morín, Alex y Antonio.

Como siempre a mis amigos del Laboratorio de Modelación Ecológica: Pamela, Belén, Antonio, Ale y Prof. Luisa Delgado, por su apoyo y ánimo permanente para terminar esta tesis, mención especial a Felipe por la paciencia infinita durante todo este proceso.

## Índice de Materias



Lista de figuras.....	vi
Lista de tablas.....	vii
<b>RESUMEN</b> .....	viii
Abstract.....	ix
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	1
Objetivo general.....	5
Objetivos específicos.....	6
Hipótesis.....	6
<b>METODOLOGÍA</b> .....	7
Área de estudio.....	7
Características biológicas de las especies estudiadas.....	9
Análisis jerárquico.....	11
Muestreo.....	13
Análisis de datos.....	17
<b>RESULTADOS</b> .....	23
<b>DISCUSIÓN</b> .....	38
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	44
<b>ANEXO</b> .....	54

## Lista de Figuras

Figura 1: Esquema de la heterogeneidad ambiental.....	3
Figura 2: Mapa de ubicación de la Reserva Nacional Los Ruiles.....	9
Figura 3: Esquema grupo de Macro-variables – escalas espaciales.....	12
Figura 4: Esquema del método de muestreo y puntos de muestreo sobre mapa de la reserva.....	14
Figura 5 : Distribución espacial de las plántulas de cada especie.....	26
Figura 6: Gráfico clasificación ascendente jerárquica.....	29
Figura 7: Diagrama de ordenación de las especies.....	32
Figura 8: Resultados del DCCA para <i>A. punctatum</i> y <i>C. alba</i> .....	33
Figura 9. Resultados del DCCA para <i>N glauca</i> y <i>L. caustica</i> .....	34
Figura 10. Resultados del DCCA todas las especies en conjunto.....	35
Figura 11. Resultados del DCCA para juveniles de <i>N glauca</i> y <i>L caustica</i> ..	36



## Lista de Tablas

Tabla 1: Variables y macro-variables consideradas .....	15
Tabla 2: Resultados del análisis de autocorrelación espacial .....	23
Tabla 3: Resultado de los Variogramas para cada especie.....	25
Tabla 4: Análisis de cluster. Resultados matriz de distancia de Pearson...	28
Tabla 5: Análisis de correlación de Pearson para individuos juveniles....	29
Tabla 6 : DCCA para determinar variabilidad explicada por el espacio... 31	
Tabla 7: Resumen de los resultados obtenidos para el análisis DCCA.....	33

## RESUMEN

La perspectiva jerárquica al estudio del nicho ecológico aún está poco desarrollada, a pesar de la utilidad de este concepto teórico para simplificar el trabajo en sistemas complejos o que explican su comportamiento en base a múltiples variables. El objetivo de esta tesis fue demostrar, a través de un estudio de caso, como conceptos utilizados en otras ramas de la ecología (por ejemplo, ecología de ecosistemas) pueden contribuir a simplificar el estudio del nicho ecológico. En este trabajo se estudió la regeneración de 5 especies arbóreas y 7 variables que afectan, a diferentes escalas (local y micrositio), el establecimiento de las plántulas en la Reserva Nacional Los Ruiles (Región del Maule, Chile). Los resultados corroboran que la segregación entre especies con sobreposición parcial (*A. punctatum*-*C. alba*, y *N. dombeyi*-*L. caustica*) estaría dada por diferencias en los rangos de tolerancia a algunas variables ambientales (ejes del nicho). Los resultados permiten conocer el rango de distribución espacial de las especies en base a los ejes del nicho estudiados, la escala a la que las variables restringen más fuertemente su establecimiento y su segregación espacial.

## ABSTRACT

The hierarchical perspective to the study of the ecological niche is still poorly developed, despite the usefulness of this theoretical concept to simplify studies on complex systems, or that explain their behavior based on multiple variables. The objective of this thesis was to demonstrate, through a case study, how concepts used in other branches of ecology (e.g, ecosystem ecology) can help to simplify the study of ecological niche. In this work was studied the regeneration of 5 tree species and 7 environmental variables at different scales (local and micro), that affect the establishment of seedlings in Los Ruiles National Reserve (Región del Maule, Chile). The results confirm that the segregation of species with partial overlap (*A. punctatum*-*C. alba*, and *N. dombeyi*-*L. caustica*) be given by differences in the ranges of tolerance to some environmental variables (niche axes). The results allow us to known range of the spatial distribution species's based on the niche axes, to study the scale at which variables most strongly restrict the establishment and spatial segregation.

## INTRODUCCIÓN

El concepto de nicho descrito por Hutchinson en 1957 se considera como la descripción más acertada para explicar la heterogeneidad ambiental; definida como la complejidad resultante de las interacciones entre variables ambientales y la respuesta diferencial de los organismos (Quero 2006). De acuerdo al modelo Hutchinsoniano, el nicho corresponde a un hipervolumen n-dimensional, el cual es ocupado por cada especie dentro de un rango específicos de condiciones y recursos (Begon y col. 2006). Más tarde Grubb (1977) propone un concepto de nicho para dar cuenta de los requerimientos que tienen las especies de plantas para regenerar, dentro de la heterogeneidad de pequeña escala existente al interior de un bosque. Este concepto resulta útil en las plantas debido a que es difícil reconocer diferencias entre los nichos de los árboles adultos para entender su coexistencia, debido a que ellos usan los mismos tipos de recursos. Según este autor las diferencias en nicho de los árboles se manifestarían únicamente durante etapas tempranas de sus historias de vida. Los requerimientos en procesos tales 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 en estado adulto (Veblen y col. 2004).

Kotliar & Wiens (1990) plantean que la forma en que los organismos se distribuyen en el espacio requiere una conceptualización más realista, ya que pocas veces se encuentra en la naturaleza situaciones de homogeneidad en todas las variables

ambientales que pueden determinar la sobrevivencia de una especie arbórea. Turner y col. (2001) definen jerarquía como un sistema de interconexiones donde los fenómenos de gran escala restringen a los de niveles inferiores. Este concepto ayuda a simplificar la complejidad de los sistemas naturales, reorganizando las variables a estudiar en un número manejable de componentes que son dispuestos en niveles jerárquicos de acuerdo al efecto que tengan sobre el objeto de estudio (Urban y col. 1987, Wu & David 2002, Thuiller y col. 2003, Black y col. 2003). Esta conceptualización reconoce explícitamente que la naturaleza se estructura jerárquicamente, aun cuando a una escala mayor, ésta se percibe en forma homogénea, como por ejemplo un parche de bosque, en realidad este tiene una estructura interna, la cual es un reflejo de un gradiente de condiciones y recursos que varían al interior del parche, y que solo es observable a una escala menor. Así, las variables ambientales que explican la distribución de especies se pueden desagregar de acuerdo a su escala de dominio (Figura 1) y por lo tanto la sobreposición del nicho hiper-volumen de varias especies en el espacio dará cuenta de la heterogeneidad ambiental existente en un bosque. Actualmente, esta conceptualización se puede representar espacialmente con el uso de sistemas de información geográfica (Soberón 2007).

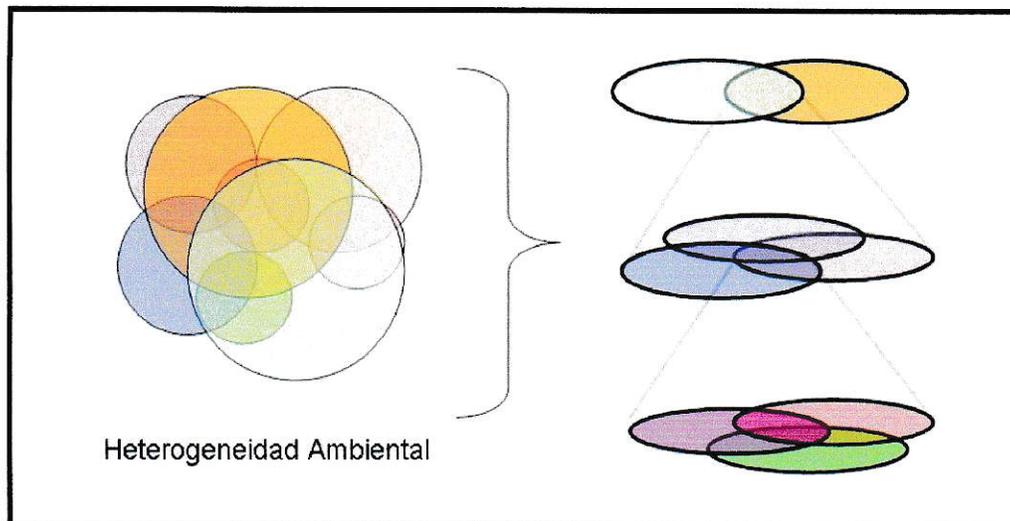


Figura 1. Esquema de la heterogeneidad ambiental, que ejemplifica la interacción entre la distribución de las variables ambientales que afectan a diferentes escalas espaciales el estableciendo de las plantas. Cada círculo representa el rango de una variable ambiental. Así, las áreas de intersección entre las variables representarían el nicho de una especie, y la imagen de la izquierda explicita la agregación de variables a distintas escalas.

La descripción del nicho como hipervolumen n-dimensional, implica que este está formado por tantos ejes como variables afecten la sobrevivencia de una especie. Dentro de las variables que afectan el establecimiento y crecimiento de las plantas existen ejes (o variables) que se pueden ordenar en una jerarquía espacial: (a) variables directas o recursos; de pequeñas escala espacial, que tienen impacto directo en el establecimiento y sobrevivencia de la planta (por ejemplo, interacciones bióticas, habilidad de dispersión, disponibilidad de luz, disturbios locales) y (b) variables indirectas o condiciones: de mayor escala espacial como es la topografía y las condiciones climáticas. (Spies 1998, Wimberly & Spies, 2001, Thuiller y col. 2003,

Hiramaya & Sakimoto 2003, Soberón 2007). El uso de la teoría jerárquica puede ayudar, además, a identificar en qué nivel jerárquico se encuentran las variables más importantes para la regeneración de las plantas. Desde una aproximación jerárquica, es claro que mientras más pequeña sea la escala espacial de análisis, más probable es que la heterogeneidad debida a la micro-variación topográfica y las interacciones bióticas cobre mayor relevancia. (Turner 2001, Pearson & Dawson 2003, Guisan & Thuiller 2005).

La discusión sobre la incorporación de la escala en estudios de nicho es reciente. Pearson & Dawson (2003) fueron los primeros en establecer explícitamente que las variables que determinan el establecimiento de una planta están estructurados de forma jerárquica. Sin embargo, no se ha producido un desarrollo teórico subsecuente sobre el tema y aún son pocos los estudios empíricos que incorporan la escala espacial en estudios de nicho en plantas (Beckage & Clark 2003, Szabó & Meszéna 2006,).

El considerar la escala a la que actúan las variables del nicho tiene una componente utilitaria. Esto es, ayuda a simplificar el estudio, permitiendo incorporar tan solo las dimensiones del nicho relevantes a una cierta escala. Por ejemplo, si se quiere estudiar la distribución de plantas a escala continental, se pueden distinguir fácilmente diversas comunidades vegetales (como las descripciones a escala continental de Alexander von Humboldt; Botting, 1994). Lo anterior está dado principalmente por las condiciones climáticas a nivel global. Por lo tanto, a esta escala los recursos tendrán una baja incidencia en los patrones de distribución. Sin embargo, si se quiere analizar la distribución de las plantas al interior de una de las comunidades definidas a una escala

espacial mayor, entonces es necesario focalizarse en los recursos y/o en las interacciones biológicas que se establecen entre las especies, ya que éstos factores cobran mayor relevancia para explicar el establecimientos de nuevos individuos (Pearson & Dawson, 2003).

Por tanto, podemos agregar al concepto de nicho la propiedad de que las dimensiones que componen este hipervolumen actúan a diversas escalas. Este complemento conceptual al concepto de nicho ha sido escasamente tratado, habiéndose usado solamente en aplicaciones prácticas sobre la base de modelos ecológicos (Pearson & Dawson 2003, Beckage & Clark 2003 Guisan & Thuiller 2005, Szabó & Meszéna 2006). Esta tesis busca ejemplificar como la aproximación jerárquica ayuda a comprender el nicho regeneracional de las especies arbóreas, permitiendo centrarse exclusivamente en aquellas variables que explicarían de mejor forma la distribución de las especies estudiadas. Esta información puede ser fundamental para establecer medidas de conservación de las especies, pues entrega las características del medio necesarias para que una planta se pueda establecer.

### **Objetivo General**

Analizar el nicho de regeneración de 5 especies arbóreas dominantes en el bosque maulino, utilizando una aproximación jerárquica como un marco conceptual orientador.

### **Objetivos específicos:**

- a) Comparar los nichos espaciales de regeneración entre las plántulas y juveniles de las 5 especies de árboles.
- b) Determinar la relación entre la distribución y abundancia de las plántulas con los recursos y condiciones mencionados anteriormente, analizados en conjunto y por separado según nivel jerárquico.
- c) Establecer las variables que limitan la amplitud del nicho de regeneración a diferentes escalas.

### **Hipótesis:**

En base a la literatura analizada se puede proponer que:

- 1) La regeneración de las especies ocurren en forma segregada en el espacio, dado que responden diferencialmente a las variables del nicho que actúan a diversas escalas.
- 2) Existe segregación espacial entre los juveniles de las especies sombra intolerantes (Olivillo y Peumo), considerando que éstas dos especies tienen los mismos requerimientos lumínicos (variable a escala de micrositio), esta segregación estaría relacionada con factores a escala local.

## METODOLOGÍA

### Área de estudio

Este trabajo se realizó en la Reserva Nacional Los Ruiles (72°30'30"O y 35°49'30"S), ubicada en la comuna de Chanco, Región del Maule (Figura 2). La vegetación dominante es el renoval de bosque maulino costero, tipo forestal endémico de la región del Maule, compuesto de flora leñosa altamente endémica. Las especies dominantes corresponden a árboles caducifolios, la especie arbórea más importante de este bosque es *Nothofagus glauca*, acompañado de *Nothofagus alessandrii*, además son abundantes especies siempreverdes como *Cryptocarya alba*, *Aetoxicum punctatum*, y *Gevuina avellana*, entre otras (San Martín y Donoso 1996, Arroyo et al 2004). Esta formación ha sido fuertemente intervenida primero para realizar actividad agrícola, y luego por la actividad forestal, además la medara nativa es muy cotizada como leña. Todo esto, ha provocado que esta formación este limitada a ciertas quebradas y algunas reservas nacionales, sin embargo, ese bosque corresponde a un renoval de diferentes edades (San Martín & Donoso 1997, Bustamante & Castor 1998, Ávila 2005). La reserva tiene un área aproximada de 60 ha y se encuentra en una ladera de exposición sur de la cordillera de la costa, en un rango altitudinal que va

desde los 150 a los 425 msnm (Figura 2), este sitio es cruzado de norte a sur por una quebrada donde se observan un bosque más denso y menos intervenido que en las partes altas. El relieve de este sector se caracteriza por presentar formaciones montañosas con altitud menor a 1000 m, con suelos ácidos (pH 2,9-3,2), del tipo franco-arcillosa y de permeabilidad moderada. El clima es mediterráneo con características sub-húmedas (Veit & Garleff 1996, San Martín & Donoso 1996, Olivares y col. 2005). En este trabajo se estudió la regeneración de 5 especies arbóreas del bosque maulino (San Martín y col. 1984, Arrollo y col. 2004): *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser (Hualo), *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst (Coigüe), *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Peumo), *Lithraea caustica* (Mol.) Hook. & Arn (Litre) y *Aextoxicon punctatum* R. et Pav (Olivillo). Estas especies fueron elegidas por ser especies abundantes en estado adulto en la reserva, por ser las que presentaron la mayor abundancia de plántulas en la temporada de muestreo y por tener diferentes estrategias de regeneración de acuerdo a antecedentes de la literatura (sobrotolerante/intolerante), lo cual permite suponer que se encontrarán diferencias en la distribución espacial de las especies.

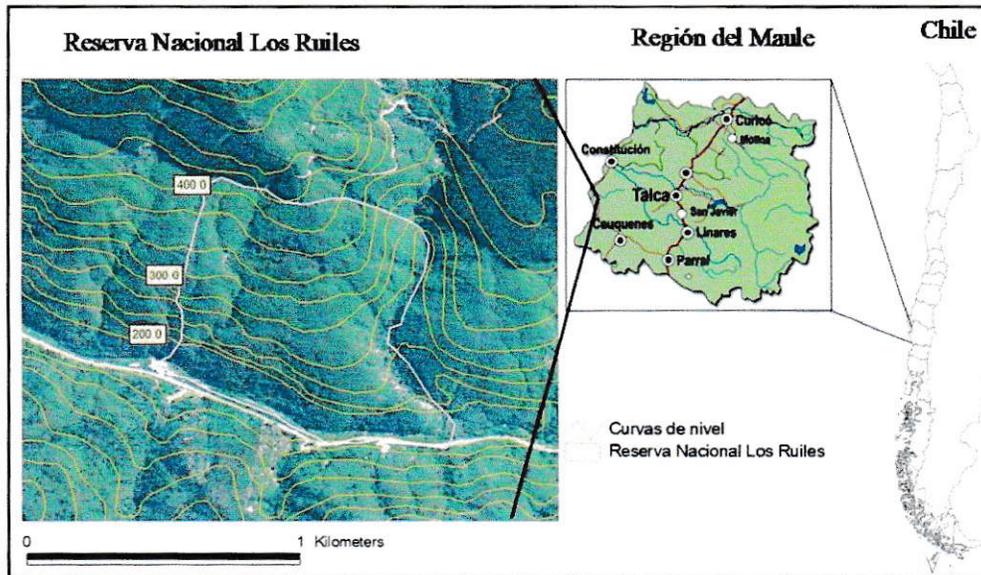


Figura 2: Mapa de ubicación de la Reserva Nacional Los Riuiles.

### Características biológicas de las especies estudiadas

*Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser (Hualo): es una especie caducifolia, catalogada como vulnerable. Su área de distribución en la cordillera de la costa va desde la localidad de Alhué (34°01'S) en la Región Metropolitana, hasta la Región del Bío-Bío (37° 27'S). Esta especie es adaptable a diferentes tipos de suelo, pero se desarrolla mejor en aquellos francos a franco – arcillosos. Respecto a su ubicación altitudinal, presenta mayor uniformidad fisonómica entre los 150 y 800 msnm. Puede crecer en terrenos con pendientes fuertes. Presentan dispersión anemócora pero con movilidad limitada debido al tamaño de sus semillas (2 cm aprox.). Las plántulas son consideradas sombra-intolerantes, pero puede crecer sin problemas con sombra que

ejerza una cierta protección lateral (Santelices y col. 1995, San Martín & Donoso 1996, Le-Quesne & Sandoval 2001, Navarrete 2006).

***Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst (Coigüe):** esta especie siempreverde se encuentra en los faldeos cordilleranos de exposición Sur y Suroeste entre los 0 y 1.200 m, desde la región de O'Higgins a la de Aysén. Sin embargo, en la cordillera de la costa, el límite norte de su distribución es el bosque maulino. *N dombeyi* es una especie capaz crecer en amplia gama de suelos, que van desde suelos profundos y con buen drenaje, hasta suelos delgados con inundación intermitente a lo largo del año. No obstante, crece preferentemente en fondos de quebradas o en las riveras de cursos de aguas, en un amplio rango de pendientes. Presenta dispersión anemócora pero con semillas mas pequeñas que *N glauca*. Además esta especie tiene altos requerimientos de luz para su regeneración y en general se produce cuando hay grandes claros en el bosque (Schiappacasse 2007, San Martín & Donoso 1996, Groose y col. 2007)

***Aextoxicon punctatum* R.et Pav (Olivillo):** especie siempreverde que crece entre Coquimbo y Chiloé (30°-43°40'S) en un rango altitudinal desde los 0 a 700 msnm. Sin embargo, es más frecuente en quebradas y laderas de cerros costeros alrededor de los 100 m. En la cordillera de la costa, el olivillo se encuentra en suelos con buen drenaje y carácter ácido. Tiene frutos carnosos que son dispersados por animales. Las plántulas de esta especie presentan una gran tolerancia a la sombra (Pérez 1992, CONAF-GTZ 1998, Smith-Ramírez 2004, Stoll y col. 2006).

***Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Peumo):** especie siempreverde que crece en la zona mediterránea entre las regiones de Coquimbo y Los Lagos, hasta los 1.500 m. En general, se desarrolla sobre laderas de exposición sur, con pendientes medias de 40%,

pero alcanza mayor crecimiento en los fondos de quebradas. Las semillas pueden ser dispersadas por animales. Crece preferentemente en lugares sombríos (Bustamante & Simonetti 2000, Tapia 2005)

***Lithrea caustica* (Mol.) Hook. & Arn (Litre):** especie siempreverde que se distribuye entre las regiones de Coquimbo y La Araucanía. Puede habitar en suelos áridos y en quebradas hasta los 1.500 m. Es una especie muy frecuente en los tipos forestales Esclerófilo, Roble-Hualo y Ciprés de la Cordillera. Tiene frutos que pueden ser dispersados por animales. Es una especie con baja tolerancia a la sombra para regenerar, sin embargo es posible encontrar plántulas bajo el dosel del bosque (CONAF 1996, Tapia 2005).

### **Análisis jerárquico**

La literatura muestra 5 grupos de macro-variables (condiciones y recursos) que afectan el establecimiento de las plántulas y que actúan a diferentes escalas: variables climáticas, topografía, uso del suelo, disponibilidad de recursos e interacciones bióticas (Guisan & Zimmermann 2000, Willis & Whittaker 2002, Pearson & Dawson 2003, Thuiller y col. 2003, Guisan & Thuiller 2005). Cada uno de estos grupos está compuesto de variables que los caracterizan. En la Figura 3, se esquematizan las escalas de análisis bajo la cual es relevante considerar cada macrovariables como fuente de heterogeneidad espacial y las variables incluidas.

Macro-VARIABLES	ESCALA	VARIABLES
Clima		Temperatura, precipitaciones, viento, humedad del aire, entre otras
Uso de suelo		Bosque, pradera, área urbana, agrícola, ganadero, forestal, etc.
Topografía		Altura, exposición, pendiente.
Disponibilidad de recursos		Disponibilidad de luz, tipo de suelo, etc.
Interacciones bióticas		Dispersión de semillas, competencia, etc.
	Global >10000 Km Continental 2000-10000 Km Regional 200-2.000 Km Paisaje 10-200 Km Local 0.1-10Km Micrositio <0.1 Km	

Figura 3: Esquema que ejemplifica los grupos de Macro-variables ambientales que tendrían un control dominante sobre la distribución de las especies vegetales a través de distintas escalas (Adaptado de Pearson & Dawson 2003). Este estudio se inserta en las escalas local y micrositio.

Para el caso específico del estudio de nichos de regeneración en un parche de bosque, como es el caso de este trabajo, donde lo que se quieren estudiar son las condiciones para el establecimiento de las plántulas, las escalas de análisis relevantes son la escala local y de micrositio, debido a que condiciones a mayor escala como uso de suelo y el clima se consideran homogéneas dentro de un parche de bosque. Esto permitió disminuir la cantidad de variables necesarias para caracterizar el nicho a nuestra escala de análisis.

## Muestreo

El muestreo en terreno se realizó en cuadrantes de 3x3 m dispuestos en transectos de 100 m de longitud. Los transectos fueron situados de forma aleatoria dentro de estratos altitudinales, definidos para capturar la heterogeneidad topográfica. Los rangos altitudinales son: 150-250 m, 250-350m y 350-450 m. Se establecieron 37 transectos, con un total de 293 cuadrantes de 3 m<sup>2</sup> cada uno y separados entre sí por 8 metros (Figura 4), con el objetivo de simplificar el análisis multiescalar, se consideraron solo algunas variables por escala de análisis (Tabla 1). Estas fueron elegidas por considerarse representativas de las variables ambientales que afectan la regeneración de las especies en base a lo recabado en la literatura. A escala de micrositio se consideró la disponibilidad de recursos expresado en la cantidad de luz que llega a las plántulas, la que depende de la densidad en la cobertura del dosel del bosque. La luz se considera el principal factor limitante de la sobrevivencia de muchas especies del bosque (Donoso 1981, Wimberly & Spies 2001, Nicotra y col. 1999). Por otra parte, la cercanía con adultos conespecíficos como fuente de propágulos, la profundidad de la hojarasca como factor que afecta la germinación de la semilla y sobrevivencia de la plántula, y la presencia de otras plántulas que permiten estimar el grado especificidad de los requerimientos de cada especie para el establecimiento, se consideraron como variables que influyen en la probabilidad de éxito en el establecimiento de las plántulas, (Myster 1994, Nicotra y col. 1999, (Becerra y col. 2004, Pérez-Ramos 2007).

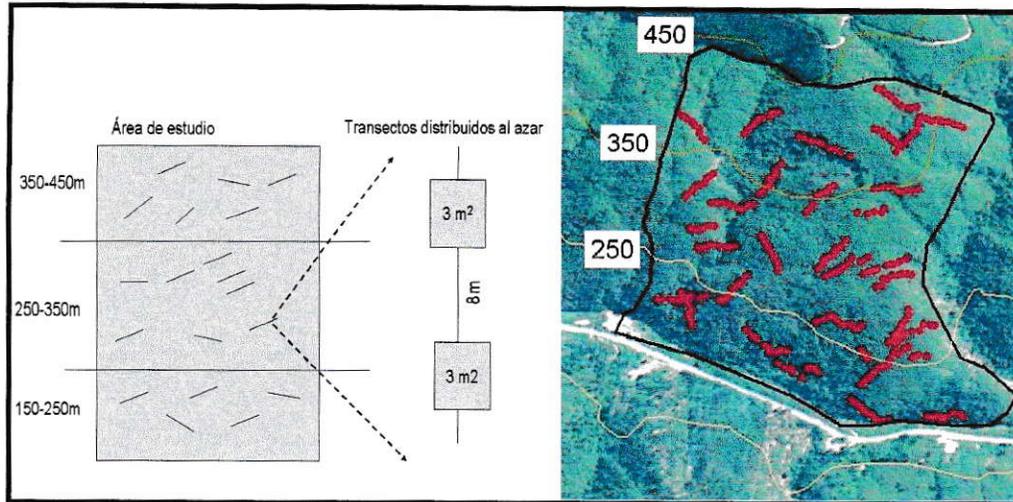


Figura 4: Esquema del método de muestreo (izquierda) y puntos de muestreo final (rojo) sobre mapa de la reserva (derecha).

A escala local se consideró la cobertura dominante en el dosel ya que existe una diferenciación dentro del parche de bosque, y las variables topográficas: Altitud, pendiente y exposición. Este tipo de datos se reconoce como apropiado para determinar la distribución de plantas, especialmente en zonas montañosas (Thuiller, y col. 2003, Hiramaya & Sakimoto 2003, Enoki 2003, Castro y col. 2004) y son fácilmente manejables si se cuenta con un modelo de elevación digital de la zona, ya que a partir de él se puede derivar la pendiente y exposición de los lugares estudiados, con la ayuda de Sistemas de Información Geográfica (SIGs).

Tabla 1: Variables y macro-variables que se consideraron para el estudio de los nichos de regeneración de cada especie.

<b>Escala</b>	<b>Macro-Variable</b>	<b>Variables</b>
<b>Local</b>	Topografía	Altitud  Exposición  Pendiente
	Característica del dosel	Dominante superior
<b>Micrositio</b>	Disponibilidad de recursos e	Luz
	interacción bióticas	Distancia a adultos con-específicos
		Profundidad de la hojarasca
		Presencia de  plántulas de otras especies

En cada cuadrante se tomaron los siguientes datos:

- Número de plántulas y juveniles de cada especie: se consideró como plántulas todos los individuos de tamaño menor a 50 cm y como juveniles los individuos de tamaño entre 50 cm y 2 m. Este criterio se aplicó a todas las especies debido a que no existe información sobre el crecimiento anual de las especies estudiadas en la zona. La incorporación de individuos considerados juveniles se realizó para determinar si existen diferencias en el patrón espacial entre las plántulas y los individuos que han logrado sobrevivir por más tiempo.
- Distancia al con-específico adulto más cercano.

- Profundidad de la hojarasca, medida con una regla graduada de metal.
- Especie dominante en el dosel por observación directa, para clasificar la imagen satelital de la zona.
- Estimación de la luz que llega bajo el dosel: En el centro de cada cuadrante se tomó una fotografía al dosel a un metro de altura del suelo, como un estimador indirecto de la cantidad de luz que llega bajo el dosel (Jennings y col. 1999), para esto se utilizó una cámara digital Fujifilm S-5700 con un campo de vista diagonal de 53° aproximadamente. Las fotografías se transformaron a un archivo binario, donde las zonas de luz tendrán un valor 1 y las zonas de dosel 0, para contabilizar los pixeles de luz/sombra se utilizó el programa Side-Look el cual incorpora un algoritmo específico para determinar el umbral de contraste en fotografías de dosel (Nobis & Hunziker, 2005).
- Densidad de plantas acompañantes: esta variable cualitativa se dividió en 5 categorías (1) Muy bajo/nada, (2) bajo, (3) medio, (4) Alto y (5) muy alto. Este dato se incorporó para analizar el potenciales efectos densodependientes
- Ubicación espacial: Todos los cuadrantes fueron georeferenciados con un GPS Trimble Juno St., para visualizar la ubicación de los cuadrantes en un SIG, y relacionar los sitios de muestreo con los datos de topografía. Debido a los errores que puede generar el método de georreferenciación con GPS, se tomaron entre 5 a 10 puntos por cuadrante y se determinó la dirección del transecto con una brújula. Además se marcaron como puntos referenciales los caminos que rodean a la reserva, para posteriormente poder corregirlos en base a una imagen satelital de la zona (imagen satelital Kompsat-2 multiespectral (resolución 4m) de Enero del 2008).

Los datos topográficos se obtuvieron a partir de un mapa de curvas de nivel a escala 1:25000 adquirido en el Instituto Geográfico Militar de Chile, en base a este, y con ayuda del programa ERDAS 9.1 se generó un modelo de elevación digital, del cual se derivaron los mapas digitales de pendiente y exposición. Los mapas fueron proyectados en coordenadas geográficas (WGS84) utilizando el SIG ArcView 3.3.

La clasificación de la cobertura del dosel se realizó con una imagen satelital Kompsat-2 (Enero de 2007), en base a los datos tomados en terreno. Utilizando el programa ERDAS 9.1, se realizó una clasificación supervisada donde se identificaron 3 zonas: Cobertura dominante de *Nothofagus Alessandrii*, de *N. Glauca* y de *N. dombeyi*.

## **Análisis de datos**

### **a) Análisis preliminar**

Desde la perspectiva de la teoría jerárquica, la estructura espacial es un componente fundamental de los ecosistemas. Consecuentemente, las teorías y modelos (incluyendo estadísticos) deben ser revisados para incluir supuestos realistas sobre la estructura espacial de las comunidades (Legendre & Legendre 1998). Para analizar la estructura espacial de la distribución de las especies, primero se determinó si existía autocorrelación espacial, utilizando el índice I de Moran, el cual corresponde a una medida global de autocorrelación para un conjunto de observaciones distribuidas sobre una superficie (Vilalta 2005):

$$I = \left( \frac{N}{S_0} \right) \frac{\sum_{i \neq j}^N w_{ij} (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{\sum_{j=1}^N (x_j - \bar{x})^2}$$

donde  $x_i$  es el valor de la variable cuantitativa X en la región  $i$ ,  $\bar{x}$  es la media muestral;  $w_{ij}$  son los pesos de la matriz de ponderación o contigüidad espacial  $w$ ; N es el tamaño muestral y  $S_0 = \sum_i \sum_j w_{ij}$ .

Los valores de este índice varían entre +1 y -1, donde +1 implica autocorrelación positiva perfecta (máxima concentración de los puntos), -1 es autocorrelación negativa perfecta (máxima dispersión), y 0 significa que el patrón espacial es completamente aleatorio (Vilalta 2005). Para calcular este índice, se utilizó el programa GeoDa 0.9.5-i que entrega el I promedio (Anselin, 2004). Se realizó un test de permutaciones (9999) para evaluar estadísticamente si el patrón espacial de los datos difiere de la aleatoriedad. Este provee una aproximación eficiente cuando los datos no cumplen con los supuestos de distribución de los procedimientos de la estadística clásica. Dado que los resultados del análisis depende del modelo de vecindad que se elija, y esta decisión muchas veces puede parecer subjetiva, se recomienda comparar distintos tipos de matriz a fin de encontrar el más apropiado (Martoni et al 2008). En este caso se utilizaron 3 criterios: lineal (2 vecinos), torre (4 vecinos) y reina (8 vecinos).

Luego, para determinar el grado y la escala de la dependencia espacial se calculó el variograma con el programa GS+ versión 9 (trial), ya que este análisis permite observar las características espaciales del atributo en estudio, las cuales están dadas por 3 atributos clave: (A0) que representa la distancia en la cual la semivarianza tiende

a ser constante (i.e la dependencia espacial es nula); la cima (C) que representa el valor máximo de la semivarianza; y un efecto pepita ( $C_0$ ) que corresponde a la variación local que ocurre a escalas menores que el intervalo de distancia definido en el variograma. (Legendre y Legendre 1998). El resultado experimental del variograma se comparó con un modelo teórico el cual fue determinado seleccionado en base a dos criterios: minimizar la suma de los residuales y maximizar el coeficiente de correlación (Miranda-Salas & Condal 2003).

El análisis consideró como distancia máxima del variograma, la distancia media entre los puntos más alejados donde se encontraba cada especie en la reserva, y se consideraron 10 intervalos de distancia. Luego para los análisis que arrojaron un efecto pepita alto (>25%) se realizó un análisis utilizando un intervalo menor de distancia para establecer si la variación se da a un rango menor que el elegido para el variograma anterior. También se evaluó anisotropía para establecer si la autocorrelación varía según la dirección en la que se mida.

#### **b) Distribución espacial de las especies (sobreposición/segregación).**

Para describir la estructura espacial de los ensamblajes de especies, se realizó una interpolación espacial por medio del método de Krigging, utilizando el programa GS+ versión 9 (trial), y para evaluar la asociación o segregación de las especies se realizó un análisis de cluster que permite obtener una matriz de similitud/disimilitud en base al coeficiente de correlación de Pearson utilizando el programa XLSTAT (trial version).

### **c) Análisis entre la distribución de las especies y las variables ambientales**

Para determinar qué parte de la variabilidad en la distribución de las especies es explicada por las variables ambientales medidas, se realizó un análisis de correlación canónica restringido (Detrended canonical correspondence analysis; DCCA) con el programa CANOCO 4.5 (ter Braak & Smilauer 2002, Legendre & Legendre 1998).

Los análisis canónicos permiten examinar las relaciones entre la composición de especies y un grupo de descriptores ambientales de una manera directa, permitiendo extraer toda la varianza de esta matriz respuesta Y (especies), relacionada con la matriz explicativa X (variables ambientales). Además, la suma de todos los valores propios canónicos dividida por el total de variación de la matriz Y, permite obtener la proporción de la variación de Y explicada por X. La hipótesis nula de un Análisis Canónico es que no existe relación entre la matriz X e Y. Por otra parte el análisis de correspondencia canónico restringido (DCCA) entrega una utilidad mayor y fundamental para probar las hipótesis planteadas ya que mediante ella, se puede llegar a determinar cuáles de las diferentes variables incluidas en la matriz X tienen una relación significativa con la matriz Y. (ter Braak 1986, López de Luzuriaga & Olano, 2006).

En primer lugar, se realizó un DCCA para plántulas y juveniles de las especies en conjunto, utilizando las variables ambientales mencionadas en la Tabla 1 como matriz explicativa y las coordenadas geográficas como covariable para restringir el análisis, con el objetivo de cuantificar qué fracción de la variabilidad explicada por las variables ambientales se debe a su estructura espacial. Esto es importante de determinar ya que el espacio en sí mismo no es un factor ecológico, sino que es una

variable que integra los procesos y factores que están estructurados espacialmente (López de Luzuriaga & Olano, 2006).

En segundo lugar, se realizó un análisis de correlación canónica parcial (DCCA) para evaluar la importancia relativa de las variables ambientales medidas a distintas escalas. Este análisis, permite probar si dos grupos de variables son redundantes entre ellas o si cada una de ellas explica aspectos únicos de la composición de especies (ter Braak 1986, Olano y col 2006). De este modo, utilizando el método de partición de la varianza, se determinó cual era la escala espacial que afecta en mayor proporción la distribución de las especies estudiadas utilizando como grupos de variables ambientales y covariables, las variables medidas a escala de micrositio y a escala local por separado.

Los componentes de la varianza considerados fueron:

A: Varianza descrita por el primer grupo (micrositio), no explicada por el segundo (local).

B: Varianza descrita por el segundo grupo (local), no explicada por el primero (micrositio)

C: Varianza descrita por ambos grupos en conjunto (Intersección)

D: Varianza no explicada por las variables consideradas

El cálculo de cada uno se realiza de la siguiente forma (<http://ordination.okstate.edu/varpar.html>):

A = M/L (Micrositio como variables ambientales y Local como covariables).

Corresponde a la suma de todos los valores característicos canónicos

B = L/M (Local como variables ambientales y Micrositio como covariables).

Corresponde a la suma de todos los valores característicos canónicos

$C = M \cap L = M \cup L - M/L - L/M$ , con  $M \cup L =$  suma de los valores característicos no restringido

$D = TI - M \cup L$ , con TI = valor característico.

Este tipo de modelos son considerados como adecuados y buenos predictores de la distribución de especies en base a variables ambientales y la necesaria incorporación de la estructura espacial (Austin 2002, Thuiller y col. 2003, Thuiller y col. 2005, López de Luzuriaga & Olano, 2006, Etcheverría y col. 2007). Para determinar la significancia estadística de los resultados se realizó una prueba de permutación de Monte Carlo (9999 permutaciones).

Los datos se transformaron a escala logarítmica ( $\log x + 1$ ) previo a los análisis (Sokal & Rohlf, 1981), con el objetivo de disminuir el efecto de los datos con valores extremos (outliers). Además se evaluó la redundancia para descartar los datos que provocan multicolinealidad.

## RESULTADOS

### a) Análisis preliminar

La Tabla 2 muestra los coeficientes I de Moran estimados para los datos de cada especie. Los resultados muestran que todas las especies estudiadas presentan autocorrelación espacial. Sin embargo, la autocorrelación de *L. caustica* es marginalmente significativa ( $p= 0,06$ ). Esto implica que la distribución de los individuos de cada especie no es al azar, sino que existen asociaciones locales donde se concentran los individuos de una misma especie.

Tabla 2: Resultados del análisis de autocorrelación espacial para cada modelo de vecindad. (\*) significativo con  $p<0.05$ , (\*\*) significativo con  $p<0.1$

Especie	Fila	Torre	Reina
<i>Nothofagus glauca</i>	0.4267*	0.3829*	0.3778*
<i>Nothofagus dombeyi</i>	0.3943*	0.3173*	0.2842*
<i>Aetoxicon punctatum</i>	0.3079*	0.2623*	0.2439*
<i>Cryptocarya alba</i>	0.3861*	0.3512*	0.2687*
<i>Lithrea caustica</i>	0,0843**	0.0566**	0.0837*

Dado que las tendencias son similares bajo los 3 modelos, se utilizará el criterio torre, por ser el valor medio de vecindad.

Los resultados del variograma se resumen en la Tabla 3A, en ella se puede observar que para todas las especies el modelo al ajuste teórico varía entre un 40 y un 95%, lo cual, se considera satisfactorio dado que el modelo de muestreo no se construyó como un modelo geoestadístico. Un punto importante de destacar es que hay 2 especies (*N. dombeyi* y *A. punctatum*) que tienen un efecto pepita muy alto >50% de la varianza. Según Niño (2008), cuando este valor alcanza un 25% de la meseta, se puede inferir que la variabilidad espacial se presenta a una escala menor de la mínima considerada o que existe un error experimental. Por esta razón, para estas 2 especies se calculó el variograma isotrópico a un rango menor de distancia utilizando como distancia e intervalo, la mitad de los valores utilizados anteriormente.

En la tabla 3C se pueden observar los resultados de este análisis, donde se encuentra efectivamente que la variabilidad espacial se encuentra a una escala menor que la distancia calculada en el primer variograma (Tabla 3A), ya que en este caso, el efecto pepita para ambas especies es menor al 10%. A0 también disminuye lo que da cuenta de que existe una estructura espacial a menor escala.

Los resultados obtenidos, permiten establecer que existe variabilidad en la distribución de los individuos de las 5 especies estudiadas a pequeña escala (entre 10-30 m), por lo tanto, no es producto del azar. Esta escala de análisis se considera apropiada para el muestreo realizado ya que, como se dijo anteriormente los cuadrantes analizados son de 9 m<sup>2</sup>, así, un rango de distancia menor no sería capaz de capturar variabilidad.

Sobre las estructuras anisotrópicas, solo *N. dombeyi* evidenció una fuerte diferencia entre los ejes medidos, sin embargo, todas las especies presentan diferencia entre los ejes mayor y menor. Este punto es un dato base para la realización de la interpolación espacial.

Tabla 3: Resultado de Variograma para cada especie (A) Isotrópico (B) Anisotrópico. (C) Variograma a rango menor de distancia. C0: Efecto pepita; A0: Límite de dependencia espacial (m); A1 y A2: A0 para los ejes menor y mayor del modelo anisotrópico  $C/(C0+C)$ : % de la varianza sin efecto pepita; R2: Correlación al modelo teórico; RSS: residuos.

(A) Análisis isotrópico

Especie	Distancia	Modelo	C0	A0	$\frac{C}{(C0+C)}$	R2
<i>N. glauca</i>	400	Exponencial	0.04	105.6	0.82	0.77
<i>N. dombeyi</i>	180	Exponencial	0.007	171.1	0.50	0.40
<i>A. punctatum</i>	300	Lineal	0.06	284.9	0.42	0.95
<i>C. Alba</i>	350	Exponencial	0.01	414.6	0.77	0.79
<i>L. caustica</i>	250	Exponencial	0.004	38.1	0.87	0.41

(B) Análisis anisotrópico

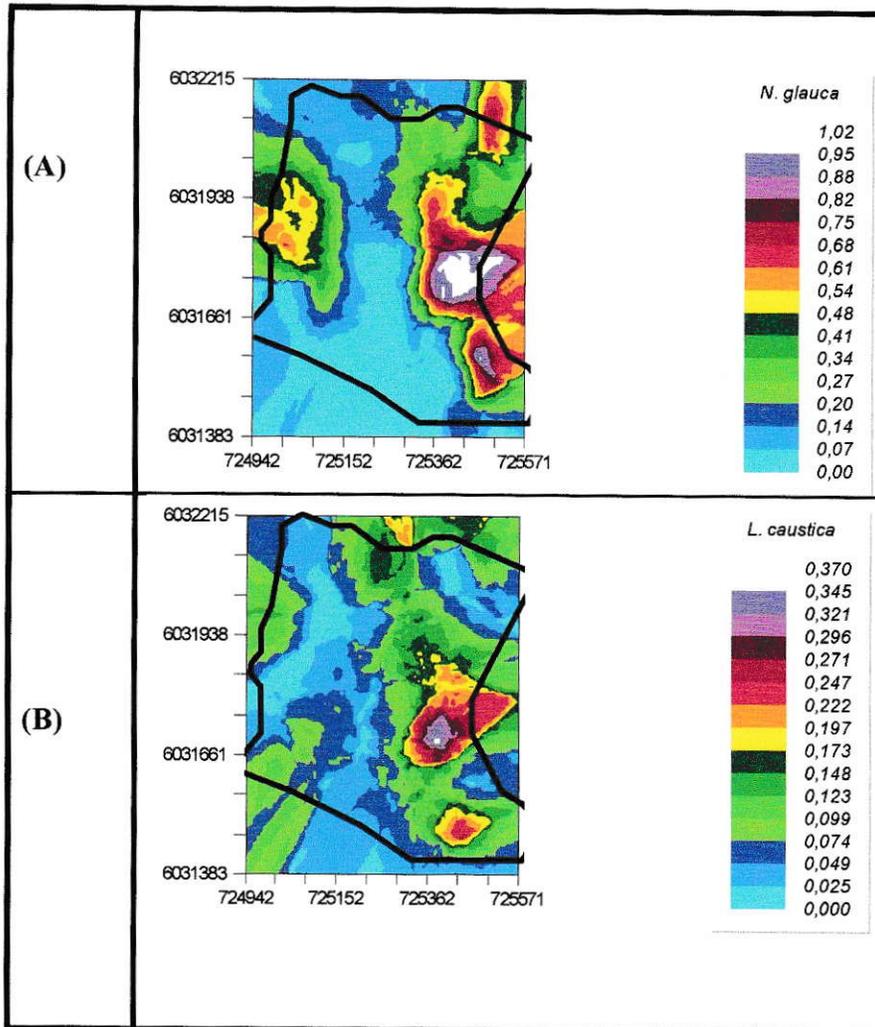
Especie	Modelo	C0	A1	A2	$\frac{C}{(C0+C)}$	R2
<i>N. glauca</i>	Esférico	0.001	83.6	84.3	0.99	0.6
<i>N. dombeyi</i>	Gausiano	0.03	20.8	367.1	0.99	0.41
<i>A. punctatum</i>	Exponencial	0.09	142.5	145.3	0.99	0.70
<i>C. Alba</i>	Gausiano	0.06	212.5	214.4	0.99	0.81
<i>L. caustica</i>	Exponencial	0.04	78.7	81.9	0.99	0.40

(C) Variograma a menor distancia

Especie	Distancia	Modelo	C0	$\frac{C}{C0+C}$	A0	R2
<i>N. dombeyi</i>	90	Exponencial	0.001	0.99	18.0	0.40
<i>A. punctatum</i>	150	Gausiano	0.007	0.90	33.9	0.55

**b) Distribución espacial de las especies (sobreposición/segregación).**

La distribución espacial de las especies interpolada por medio de krigging, se muestra en la Figura 5.



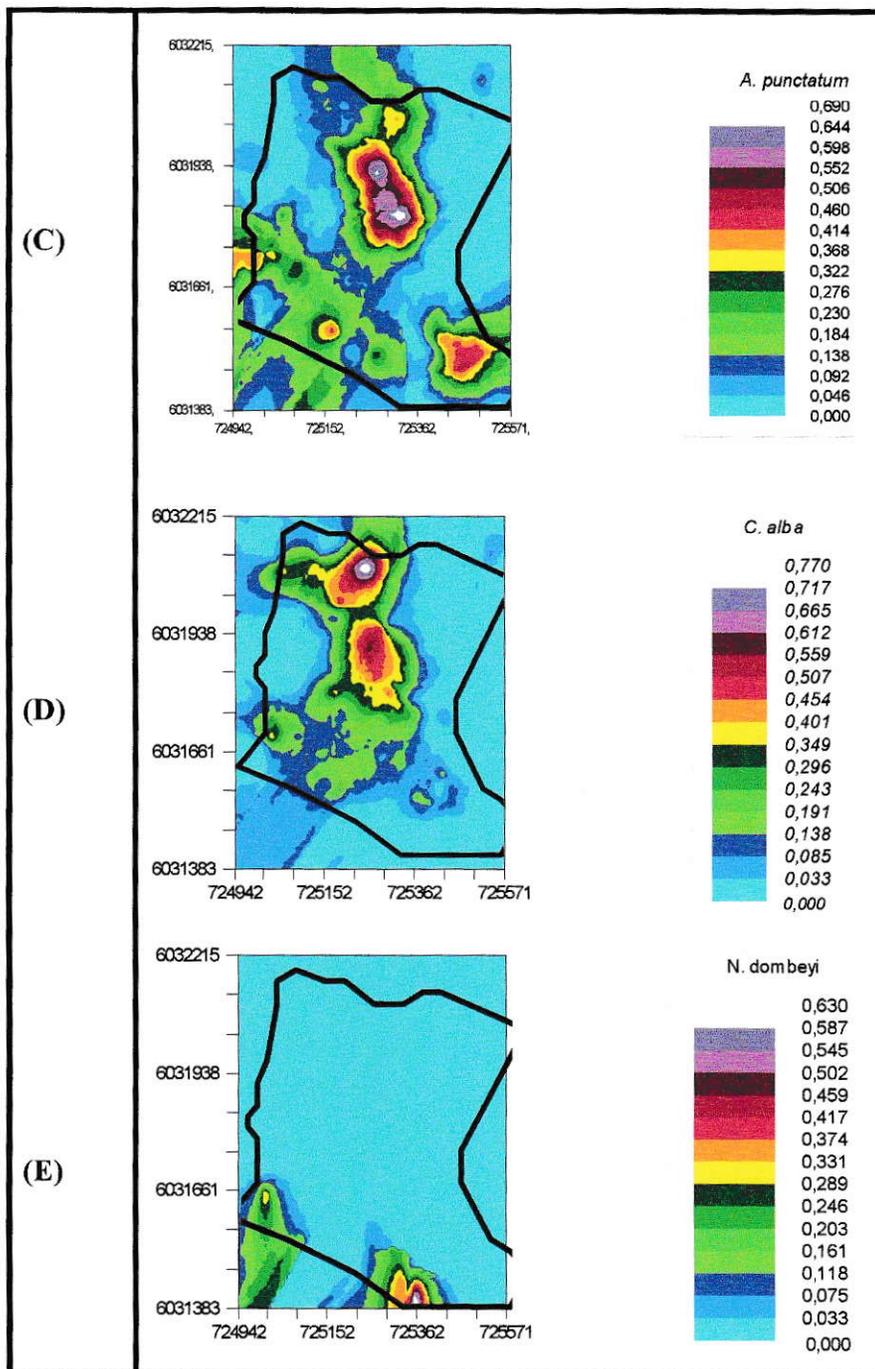


Figura 5. Krigging. La escala de colores indica el logaritmo del número de individuos de cada especie. (A) *N. glauca*, (B) *N. dombeyi*, (C) *A. punctatum*, (D) *C. alba*, (E) *L. caustica*. La línea negra indica el área aproximada de la reserva.

Los mismos datos de distribución fueron usados en la construcción de una matriz de similitud en base al coeficiente de correlación Pearson, para establecer si existe sobreposición/segregación espacial entre las plántulas y entre los juveniles de las especies. Los resultados muestran que hay una sobreposición entre las áreas ocupadas por las plántulas de *C. alba* y *A. punctatum* y entre *L. caustica* y *N. glauca*; *N. dombeyi* no presenta sobreposición significativa con las otras especies (Tabla 4).

Tabla 4. Análisis de cluster. Resultados matriz de similitud en base a coeficiente de correlación de Pearson para evaluar sobreposición de las plántulas. Los números en rojo son significativos ( $p < 0,005$ ).

Matriz (Coef. de correlación de Pearson):

Variable	<i>N. glauca</i>	<i>N. dombeyi</i>	<i>A. punctatum</i>	<i>C. alba</i>	<i>L. caustica</i>
<i>N. glauca</i>	1,000				
<i>N. dombeyi</i>	-0,101	1,000			
<i>A. punctatum</i>	-0,037	-0,078	1,000		
<i>C. alba</i>	-0,127	-0,073	<b>0,269</b>	1,000	
<i>L. caustica</i>	<b>0,165</b>	-0,018	0,052	-0,003	1,000

En rojo, valores significativos (fuera diagonal) al umbral  $\alpha = 0.005$

El análisis de la segregación espacial de las especies en estado juvenil, por medio del análisis de correlación de Pearson, mostró que no existe sobreposición significativa entre las especies (Tabla 5). Luego, en la Figura 6 (A y B) se han graficado los análisis de cluster anteriores con el fin de demostrar gráficamente como cambia el agrupamiento entre las plántulas y juveniles.

Tabla 5: Análisis de correlación de Pearson para los individuos juveniles, se puede observar que en este estado no hay sobreposición entre los individuos.

Matriz (Coef. de correlación de Pearson):

Variable	<i>N. glauca</i>	<i>N. dombeyi</i>	<i>A. punctatum</i>	<i>C. alba</i>	<i>L. caustica</i>
<i>N. glauca</i>	1,000				
<i>N. dombeyi</i>	-0,029	1,000			
<i>A. punctatum</i>	-0,062	-0,021	1,000		
<i>C. alba</i>	-0,052	-0,018	-0,038	1,000	
<i>L. caustica</i>	0,080	0,074	0,085	-0,065	1,000

No significativo al umbral  $\alpha=0.100$

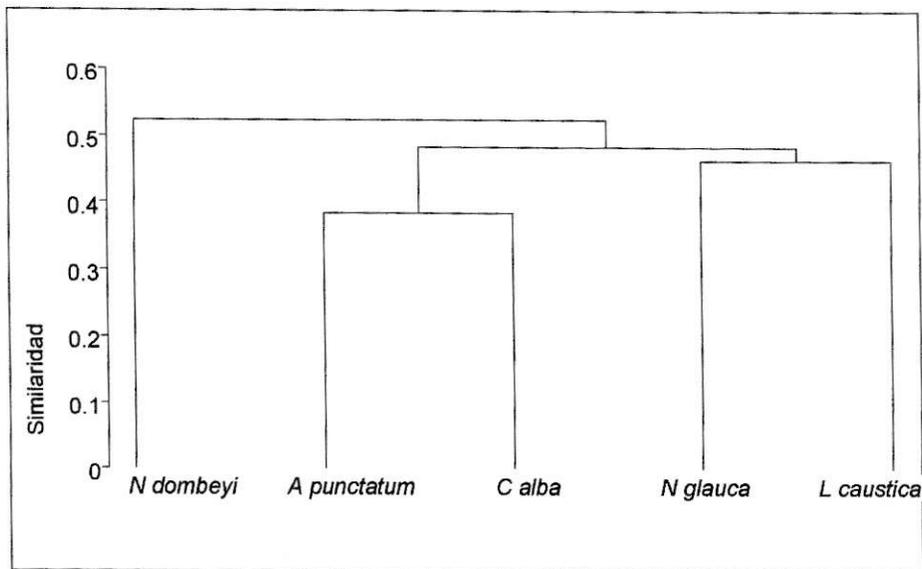


Figura 6 A: Clasificación ascendente jerárquica que representa la similitud en la disposición espacial de del plántulas, donde 0 significa máxima similitud y 1 máxima disimilitud

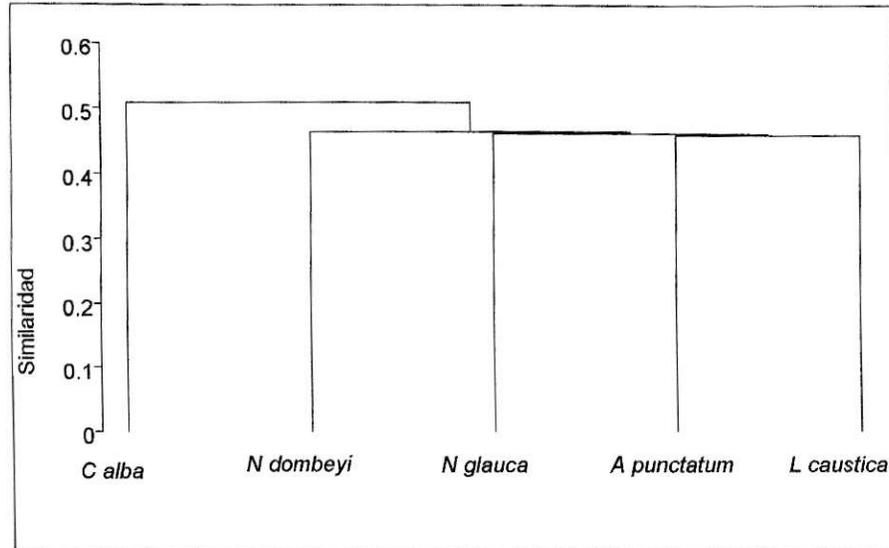


Figura 6 B: Clasificación ascendente jerárquica que representa la similitud en la disposición espacial de los individuos juveniles.

### c) Análisis entre la distribución de las especies y las variables ambientales

Los resultados del DCCA (Tabla 6) sugieren que un 5%, de la variabilidad es explicada por el espacio, mientras que las variables ambientales determinaron un porcentaje mayor de la inercia (55%). En suma, las variables explicatorias (ambientales + covariables) definieron un 60% de la variación total; la parte restante (40%) no pudo ser explicada por las variables ambientales considerados en este estudio.

Tabla 6: Resumen del Análisis de Correspondencia Canónica restringido (DCCA) generado por el programa CANOCO para la ordenación global de las especies utilizando como covariable la ubicación espacial ( $p=0,0001$ ; 9999 permutaciones).

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Valores característicos	0,561	0,208	0,143	0,036	2,499
Correlaciones especie-ambiente	0,846	0,692	0,629	0,816	
Porcentaje de la varianza acumulado					
en los datos de las especies	23,7	32,5	38,5	40	
en la relación especies-ambiente	45,2	65,2	0	0	
Suma de todos los valores característicos					2,369
Suma de todos los valores característicos canónicos					1,381

El gráfico de la Figura 7A y B representan la ordenación de plántulas y juveniles de las especies en el eje 1 y 2. La distancia entre los puntos en el diagrama, representa la diferencia de la distribución de la abundancia relativa de las especies (ter Braak & Smilauer 2002). Los gráficos construidos en base al DDCA anterior, pero separado para plántulas y juveniles, permite observar que las especies presentan una agrupación similar a la indicada por la distribución espacial, esto es, que las plántulas estarían menos segregadas entre sí (excepto *N. dombeyi*) que los juveniles. Esto corroboraría que las variables ambientales consideradas son un factor importante en la distribución de las especies.

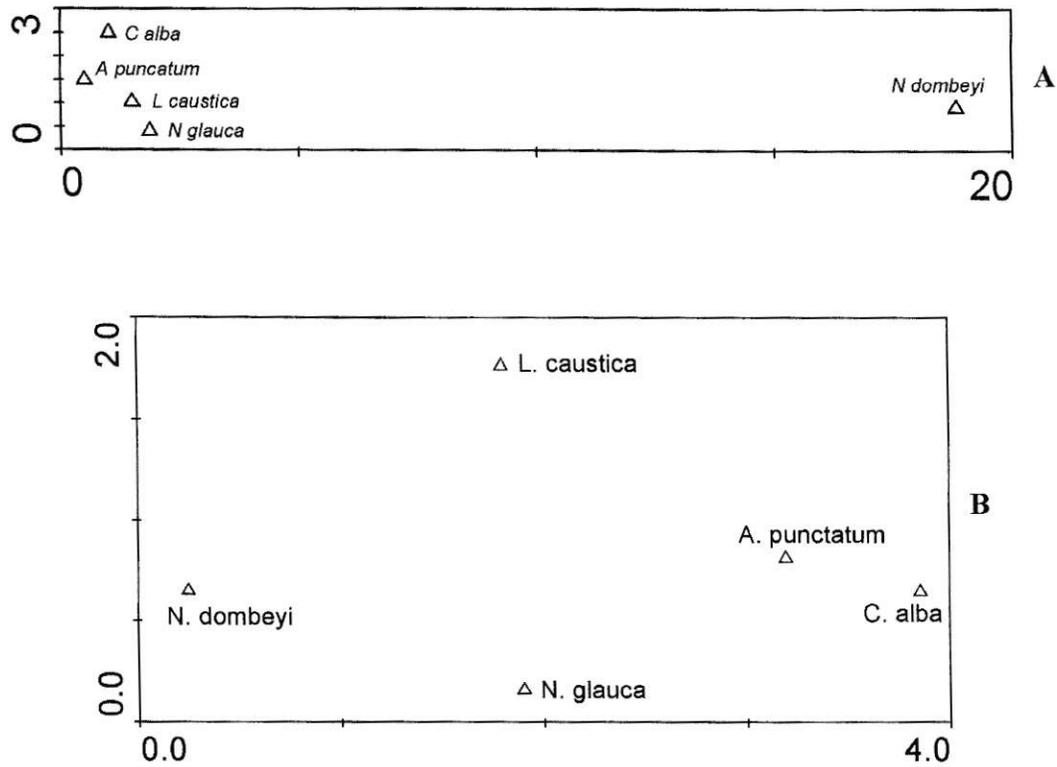


Figura 7: Diagrama de ordenación de las especies en base a las variables ambientales. (A) Plántulas, (B) Juveniles (9999 permutaciones,  $P=0.0001$ ).

Finalmente, se analizó por medio de un DCCA, cual es la escala de análisis que influye en la distribución de las plántulas de las especies de estudiadas. Para esto, se analizaron las especies que se encuentran sobrepuestas significativamente de acuerdo a los análisis realizados anteriormente, esto bajo el supuesto de que la sobreposición de las especies implica que responden a la misma escala de análisis. Los resultados obtenidos en este análisis se resumen en la Tabla 7.

Para las plántulas de *A. punctatum* y *C. alba*. Los resultados indican los que las variables a escala de microsítio explican en mayor porcentaje la distribución de estas especies (60.7%;  $p=0.0001$ , 9999 permutaciones), como se indica en la Tabla 7, Figura 8. Las variables a escala local no muestran relación significativa sobre la distribución de estas especies y solo explica un 2,5% de la variabilidad.

Tabla 7: Resumen de los resultados obtenidos para el análisis DCCA por escalas. (A=varianza descrita por el 1<sup>er</sup> grupo (microsítio), B=varianza descrita por el 2<sup>do</sup> grupo (local), C = Intersección y D= varianza no explicada (Códigos explicados en metodología páginas 19-20)

	Valor									
	característico	A	% A	B	% B	C	% C	D	% D	
<i>A punctatum - C alba</i>	0,624	0,312	50	0,015	2,4	0,067	10.7	0,557	36.9	
<i>N glauca- L caustica</i>	1,633	0,183	11	0,603	37	0,395	24	1,238	28	
<b>Todos</b>	2,729	0,48	18	0,449	16	0,727	22	2,002	49	

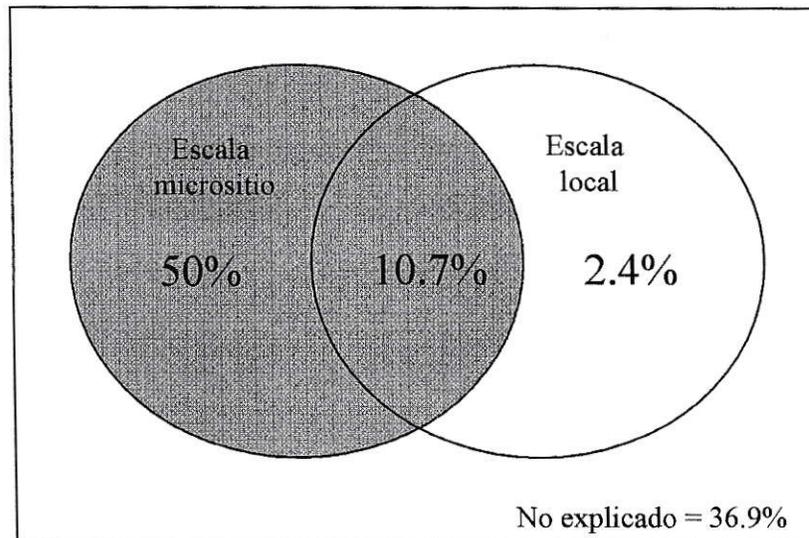


Figura 8: Resultados del DCCA para *A. punctatum* y *C. alba* de las variables a escala local y microsítio cada círculo indican la variación total explicada por las variables a

cada escala (en %). Las variables a escala micrositio por si solas explican un 50% de la varianza. La porción en común indica la varianza compartida, la parte que no coincide corresponde a la varianza que no puede ser explicada por las variables medidas. El nivel de significación de estas partes es de 0,0001 (9999 permutaciones).

Para las plántulas de *N. glauca* y *L. caustica*. Los resultados indican que las variables a escala local por si solas explican en mayor porcentaje la distribución de estas especies (37%), como se muestra en la Figura 9. A escala de micrositio la varianza explicada es menor y significativa, por lo tanto también influye en la distribución de las especies.

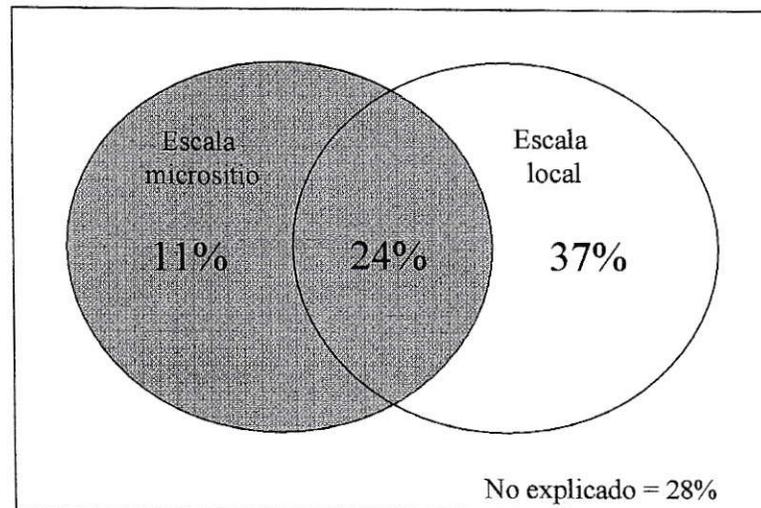


Figura 9. Resultados del DCCA de las variables a escala local y micrositio para *N. glauca* y *L. caustica* (en %). Las variables a escala local explican un 37% de la varianza. El nivel de significación de estas partes es de 0,0001 (9999 permutaciones).

Luego se analizaron todas las especies en conjunto pero separando las variables por escalas igual que en los análisis anteriores, estos resultados también se muestran en la Tabla 7. Los resultados se grafican en la Figura 9. Este análisis indica que para todas las plántulas, las variables a ambas escalas en conjunto serían las que darían cuenta de la variabilidad en mayor proporción, explicando un 20 % de la varianza. Esto reflejaría que la distribución de las especies está dada por un conjunto de factores que actúan a diferentes escalas y que en conjunto dan cuenta de la heterogeneidad espacial.

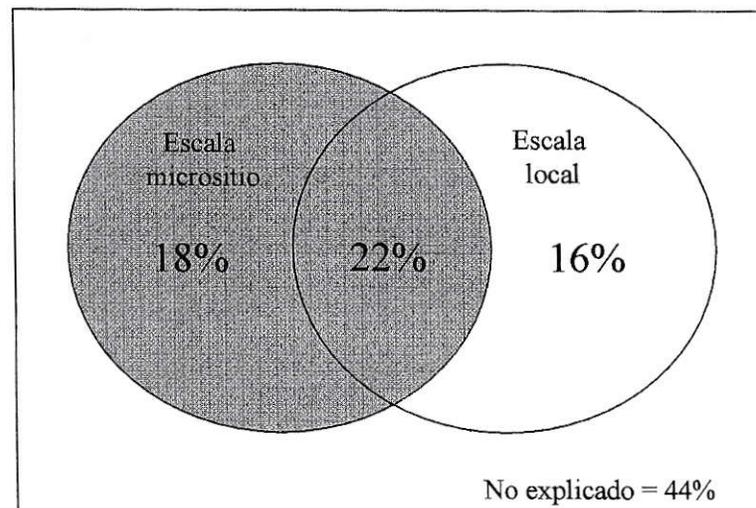


Figura 10. Resultados del DCCA de las variables a escala local y micrositio para todas las especies (en %). El nivel de significación es de 0,0001 (9999 permutaciones).

Estos resultados obtenidos para los datos de plántulas corroboran la hipótesis 1 que indica que “las especies regeneran de forma segregada espacialmente dado que responden diferencialmente a las variables del nicho que actúan a diversas escalas”.

Al realizar este mismo análisis para juveniles, en el caso de *A. punctatum* – *C. alba*, no se obtienen resultados significativos, por lo tanto, no existe relación entre la matriz de variables respuesta y la matriz de variables explicativas. Lo que implicaría que la distribución de los juveniles de estas especies es independiente de las variables ambientales medidas.

Luego, para juveniles de *N. glauca* - *L. caustica* se obtiene que las variables a escala de micrositio explicarían mayor variabilidad en la distribución de las especies que las variables a escala local. Como se indica en la Figura 11 esta diferencia es significativa pero es muy baja (3%). Sin embargo el conjunto de variables (intersección) es la que explica el mayor porcentaje de varianza.

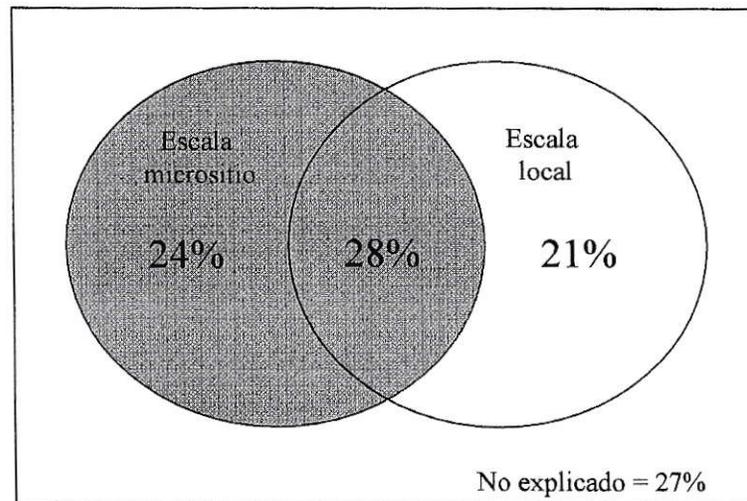


Figura 11. Resultados del DCCA de las variables a escala local y micrositio para los juveniles de *N. glauca* - *L. caustica* (en %). El nivel de significación de estas partes es de 0,0002 (9999 permutaciones).

En base al resultado anterior (Figura 10) la distribución de estas especies estaría dada en mayor proporción por la intersección de estas variables, lo que implicaría que las

especies analizadas es conjunto responden de manera diferente al conjunto de variables analizadas, lo que parece lógico dado que estas especies en estado juvenil no se encuentran sobrepuestas, sin embargo, al realizar un análisis de correlación entre los juveniles de cada especie de forma individual, y el conjunto de variables ambientales no se encuentran resultados significativos al igual que en el caso de *A. punctatum* y *C. alba*.

## DISCUSIÓN

De acuerdo al concepto de nicho de regeneración de Grubb (1977), las diferencias en nicho de los árboles se manifestarían únicamente durante etapas tempranas de sus historias de vida. El análisis realizado demuestra que las plántulas en relación a los juveniles de las especies analizadas, parecen tener un rango de tolerancia más amplio a las variables ambientales medidas, ya que existen especies que se sobreponen significativamente en el espacio. Sin embargo, esto no ocurre en individuos juveniles donde la sobreposición entre especies es menor al 5%. Estos resultados sugieren que para que se produzca segregación en el nicho, es necesario que ocurra un cierto lapso de tiempo. Cuestión que enriquece el concepto de nicho hutchinsoniano y nicho de regeneración. Por una parte se logra establecer que las especies responden de forma diferencial a las variables ambientales medidas a diferentes escalas o a las condiciones y recursos tal como lo plantea Pearson & Dawson (2004) y luego Soberón (2007). Y por otra se encuentra que el nicho que una especie ocupa, tiene una dimensión dinámica pues este cambia a lo largo de la ontogenia (Nicho ontogenético, sensu Werner y Gilliam 1984), lo que aparece como un resultado muy interesante a pesar de que no se consideró como un objetivo desde el comienzo.

Respecto a la respuesta encontrada en la distribución de las especies, particularmente de las plántulas, esto corroboraría la hipótesis 1 ya que efectivamente existen grupos

de especies que regeneran en forma segregada, en respuesta a las variables del nicho que actúan a diversas escalas. Los resultados muestran que existen 2 grupos segregados espacialmente (*A punctatum-C alba* y *N glauca- L caustica*), dentro de cada grupo se encontró una sobreposición significativa de las especies en el espacio. *N. dombeyi*, a pesar de que tiene un índice de similitud importante con *L. caustica* no presenta sobreposición significativa con estos 2 grupos.

Es importante destacar que esta respuesta corresponde al conjunto de variables analizadas, ya que en general este tipo de análisis se realiza en base a uno o pocos factores. Una de las variables ambientales más estudiadas y reconocidas como determinante en las posibilidades de regeneración de las especies es la disponibilidad de luz (Donoso 1981, Barker y col. 1997, Wimberly & Spies 1998, Nicotra y col. 1999, Begon y col. 2006, entre otros). Dado la importancia que se le da a este factor en la literatura, en base a los resultados obtenidos se analizó este factor en particular para observar este aspecto. El DCCA realizado, permite estimar la redundancia de las variables medidas, esto nos permite establecer cuales de las variables medidas, entrega información que no está dada por otras variables. La redundancia se determina a través del factor de inflación para el cual, el valor 1 significa que esa variable explica aspectos únicos de la distribución que no está explicada por ninguna otra variable, y a mayor valor más redundante es la variable respecto a las otras medidas. En los datos analizados (Tablas A1 y A2 Anexo) para las plántulas se pudo observar que tanto para el grupo *N. glauca – L. caustica* como *A. punctatum – C. alba* la cobertura del dosel tiene valores cercanos a 1 (1.6460 y 1.4413 respectivamente) denotando la importancia de este factor, a pesar de que para *N. glauca – L. caustica* su distribución está mejor explicada por variables a escala local. Por tanto, es importante mencionar

que aunque la mayor varianza esté explicada por un conjunto de variables a cierta escala, no se puede descartar el efecto de variables que actúan a otras escalas además de la interacción entre ellas, ya que esto puede explicar aspectos particulares de la distribución.

Respecto a la hipótesis 2, de acuerdo al análisis teórico preliminar se esperaba que existiera sobreposición entre las especies de los grupos encontrados ya que, de acuerdo a las características biológicas de las especies, *N. dombeyi* y *C. alba* son sombratolerantes y *N. glauca*, *L. caustica* y *N. dombeyi* están clasificadas como sombra intolerante. Es en base a esos antecedentes planteados en la hipótesis 2, donde se establece que existe la posibilidad de que las especies se sobrepongan en base a ejes del nicho a escala de micrositio, su segregación en estado juvenil estaría dada por variables a escala local. Sin embargo, el análisis muestra que esto no ocurrió así ya que el DCCA para juveniles no mostró una relación significativa con las variables ambientales medidas.

A pesar de que no se ha encontrado la respuesta planteada en la hipótesis 2, este análisis ha permitido obtener un resultado interesante, relacionado con la dinámica del nicho Hutchinsoniano, ya que se pudo comprobar que variables ambientales que afectan significativamente el establecimiento de plántulas, dejan de ser importantes a lo largo de la ontogenia de los individuos (nicho ontogenético); esto corrobora que la distribución y abundancia de los individuos es determinada durante las primeras etapas de la ontogenia tal como lo plantea el concepto de nicho regeneracional (Baker y col 1997, Olano y col 2008). Si bien este concepto nos ayuda a comprender la composición y estructura de las comunidades de plantas, el reconocer que este

hipervolumen es dinámico evidencia una complejidad mayor al tratar de analizar los factores que afectan la distribución de las especies, ya que no solo tenemos un gran conjunto de factores ambientales que actúan a diversas escalas y que además pueden interactuar entre ellos (Legendre & Legendre 1998, Szabó & Mezcéna 2006, Soberón 2007), si no que también son dinámicos, cambian en el tiempo. Un nivel de dinamismo mayor en relación a las variables del nicho lo entregan las actividades humanas (Begon y col 2006), las que a través de la reducción de la cobertura, fragmentación de los bosques nativos están modificando la tasa de cambio de las variables del nicho y por lo tanto, la distribución geográfica de las especies al limitar la distribución de algunas y facilitando la invasión de otras (Bustamante y Grez 1995, Bustamante y col 2005).

Es importante mencionar, que estos resultados se encuentran en un contexto histórico particular en relación al estado actual del bosque, el cual tras sucesivas intervenciones, se presenta como un renoval en distintos estados de crecimiento. Esta historia de perturbaciones se refleja en la estructura de regeneración de las especies ya que en las zonas más altas, donde los individuos dominantes son evidentemente más jóvenes que los individuos que se pueden encontrar en las quebradas, se encuentran en mayor proporción las especies consideradas como sombra intolerantes respecto a *C. alba* y *A. punctatum*.

A pesar de esta relación entre el contexto histórico y la estructura del paisaje, este estudio permite por una parte conocer algunas variables a las cuales los individuos responden positivamente (i.e hay germinación), y por otra tener una idea de las tendencias futuras respecto a la estructura del bosque ya que, si continua la

exploración del bosque maulino a largo plazo con el efecto de apertura del dosel (e.g raleo, tala), podría ocurrir un cambio en la proporción de especies dominantes, favoreciendo aquellas que se adapten mejor a estas condiciones (Begon y col 2006).

Aún cuando las variables estudiadas representan solo una muestra de todas las condiciones y recursos que requieren las plantas, se ha logrado capturar un importante porcentaje de la variabilidad (> 50%) en todos los análisis realizados. La definición de las variables ambientales es un paso crítico para este tipo de estudios, ya que la teoría jerárquica plantea que para simplificar el estudio de sistemas complejos, es necesario sacrificar los detalles y solo considerar aquellas variables que nos entreguen más información. La definición de las variables por lo tanto, pasa por un detallado estudio del sistema, previo a la toma de datos. Además la calidad del análisis y la subsecuente interpretación de sets de datos complejos depende, en particular, de la compatibilidad entre los datos y los métodos numéricos, por eso es fundamental tomar en cuenta las técnicas numéricas que se utilizarán cuando se programe el muestreo, para evitar tomar datos inapropiados que pueden ser costosos en términos de tiempo y dinero (O'Neill y col 1986, Legendre & Legendre 1998, Hari & Müller 2000)

Finalmente, es importante destacar la utilidad de conceptos que se han incorporado a al estudio de sistemas ecológicos más recientemente como la teoría jerárquica (incorporada al estudio de sistemas ecológicos por primera vez por Allen y Starr en 1982), pero que ya son parte fundamental de otras ramas de la ecología que desde su origen han concebido a los sistemas naturales como sistemas complejos (O'Neill y col 1986, Hari & Müller 2000) como son la ecología de ecosistemas y paisajes.

Así como en estas ramas la teoría jerárquica ayuda a abordar el estudio de sistemas complejos, este concepto que es presentado como una importante herramienta para estructurar los sistemas de estudio (O'Neill y col. 1986), puede contribuir a simplificar los estudios de nicho para poder aproximarse a una representación más real del nicho de las especies. Aunque se ha discutido extensivamente sobre esta necesidad y la complejidad de hacerlo (Begon y col. 2006, Soberón 2007) y a pesar de que el concepto de nicho hutchisoniano y regeneracional han sido generados hace más de 30 años se ha avanzado muy poco en los esfuerzos por abordarlo y enriquecer su marco teórico (McMahon & Diez 2007).

## BIBLIOGRAFÍA

- **Anselin L** (1996). The Moran scatterplot as an ESDA tool to assess local instability in spatial association. En: Fischer M, Scholten HJ & Unwin D (eds): Spatial Analytical Perspectives on GIS. Taylor & Francis, London.
- **Anselin L** (2004). Geoda: geodata analysis software. University of Illinois, USA.
- **Arroyo MTK, Matthei O, Muñoz-Schick M, Armesto JJ, Pliscoff P, Pérez F & Marimorena C** (2004). Flora de cuatro reservas nacionales en la Cordillera de la Costa, (35°–36° S), VII Región, Chile y su papel en la protección de la biodiversidad regional. En: Smith C, Armesto JJ & Valdovinos C eds. Biodiversidad y Ecología de los Bosques de la Cordillera de la Costa de Chile, Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- **Austin MP** (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling. *Ecological modeling* 157: 101-118.
- **Ávila A** (2005). Evaluación económico – ambiental para determinar el valor monetario que la sociedad le asigna a la conservación de los bosques de ruil (*Nothofagus alessandrii* Espinosa), a través del método de valoración contingente. Tesis presentada como parte de los requisitos para optar al título de Ingeniero Forestal. Universidad Católica de Temuco, Chile.

- **Barker MG, Press MC & Brown ND (1997).** Photosynthetic characteristics of dipterocarp seedlings in three tropical rain forest light environments: a basis for niche partitioning?. *Oecologia* 112: 453-463.
- **Becerra PI, Celis-Diez JL & Bustamante RO (2004)** Effects of leaf litter and precipitation on germination and seedling survival of the endangered tree *Beilschmiedia miersii*. *Applied Vegetation Science* 7: 253-257.
- **Beckage B & Clark JS (2003).** Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology*, 84(7): 1849–1861.
- **Begon M, Townsend CR & Harper JL (2006).** *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4<sup>th</sup> edition. United Kingdom, Blackwell Publishing.
- **Black AE, Morgan P & Hessburg PE (2003).** Social and biophysical correlates of change in forest landscape of the interior Columbia basin, USA. *Ecological applications* 13(1): 51 – 67.
- **Botting D (1994).** *Humboldt and de Cosmos*. Prestel, Munich and New York. Alemania.
- **Bustamante RO & Grez AA (1995).** Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y desarrollo* XI (2): 58-63.
- **Bustamante RO & Castor C (1998).** The decline of an endangered temperate ecosystem: the Ruil (*Nothofagus alessandrii*) forest in central Chile. *Biodiversity and Conservation* 7: 1607–1626.
- **Bustamante RO & Simonetti JA (2000).** Seed predation and seedling recruitment in plants: the effect of the distance between parents. *Plant Ecology* 147: 173–183.
- **Bustamante RO, Simonetti JA, Grez AA y San Martín J (2005).** Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque Maulino: diagnóstico actual y

perspectivas futuras. En: Smith C, Armesto JJ y Valdovinos C. Historia, biodiversidad y ecología de los bosques de la cordillera de la costa. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 555-564 p.

- **Castro J, Zamora R, Hódar JA & Gómez JM** (2004) Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92: 266–277.
- **Chen J & Bradshaw GA** (1999). Forest structure in space: a case study of an old growth spruce-fir forest in Changbaishan Natural Reserve, PR China. *Forest Ecology and Management* 120: 219-233.
- **Corporación Nacional Forestal (CONAF)** (1996). Plan de Manejo Reserva Nacional Río Clarillo.
- **Corporación Nacional Forestal (CONAF), Cooperación técnica alemana GTZ** (1998): Experiencia silvicultural del bosque nativo de Chile. Recopilación de antecedentes para 57 especies arbóreas y evaluación de prácticas silviculturales. Publicaciones lo Castillo S.A., Santiago.
- **Cuevas E** (1983). Maderas nativas chilenas de interés en el comercio internacional. CONAF/PNUD/ FAO, Documento de Trabajo 1: 48 -77.
- **Donoso C** (1981). Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. En: Investigación y Desarrollo Forestal, CONAF. Documento de Trabajo N° 30, Santiago.
- **Enoki T** (2003). Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan. *Ecological Research* 18: 103–113.

- **Etcheverría C, Newton AC, Lara A, Benayas JMR & Coomes DA (2007).** Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecology and Biogeography* 16: 426–439.
- **Grez A, Bustamante RO, Simonetti J & Fahrig L (1998).** Landscape ecology, deforestation, and forest fragmentation: the case of the rui forest in Chile. En: Salinas E & Middleton J. La ecología del paisaje como base para el desarrollo sustentable en América Latina.
- **Grosse H, Larrain O & Mujica R (2007)** valorización de los bosques de segundo crecimiento para los tipos forestales roble - rauli - coigue y coigue - rauli- tepa. *Revista ciencia e investigación forestal* 13(2):371-384.
- **Grubb PJ (1977).** The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52:107–145.
- **Guisan A & Thuiller W (2005)** Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecological Letters* 8: 993– 1009.
- **Guisan A & Zimmermann NE (2000)** Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147- 136.
- **Hary S y Müller F (2000).** Ecosystem as Hierarchical Systems. En: Jorgensen & Müller (eds). Handbook of Ecosystem Theories and Management. CRC press LLC, USA.
- **Hirayama K & Sakimoto M (2003).** Spatial distribution of canopy and subcanopy species along a sloping topography in a cool-temperate coniferhardwood forest in the snowy region of Japan. *Ecological Research* 18(4): 443–454.

- **Hutchinson** (1957). A treatise on limnology. Vol 1. John Wiley and Sons Inc., New York, USA.
- **Jennings SB, Brown ND & Sheil** (1999). Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* 72: 59-73.
- **Jones RH, Sharitz RR, Dixon PM, Segal DS & Schneider RL.** (1994) Woody Plant Regeneration in Four Floodplain Forests. *Ecological Monographs* 64(3): 345-367.
- **Kotliar NB & Wiens JA** (1990). Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure: A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. *Oikos*, 59(2): 253-260.
- **Legendre P & Legendre L** (1998). Numerical ecology. Second edition. Elsevier, Amsterdam.
- **Le-Quesne C & Sandoval L** (2001). Extensión del límite sur para *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser. *Gayana Botanica* 58 (2): 139-142.
- **López de Luzuriaga A & Olano JM** (2006). Con los pies en el suelo: incluyendo la estructura espacial de los datos en los análisis multivariantes. *Ecosistemas* 15 (3): 59-67. [En línea] <http://www.revistaecosistemas.net/pdfs/441.pdf>. [Consulta] 23 de Agosto, 2008.
- **Martoni Jc, Hoberg K, Madariaga R** (2008). La incorporación del espacio en los métodos estadísticos: autocorrelación espacial y segregación. X Coloquio Internacional de Neocrítica. Barcelona, España. [En línea] <http://www.ub.es/geocrit/-xcol/195.htm> [consulta] 1 de diciembre, 2009

- **McMahon SM & Diez JM (2007).** Scales of association: hierarchical linear models and the measurement of ecological systems. *Ecology Letters* 10: 437–452.
- **Miranda-Salas M & Condal AR (2003).** **Importancia del análisis estadístico exploratorio en el proceso de interpolación espacial: caso de estudio Reserva Forestal Valdivia.** *Bosque* 24(2): 29-42
- **Muñoz M & Serra MT (2006).** Documento de Trabajo. Estado de Conservación de las Plantas de Chile. MNHN-CONAMA.
- **Myster RW (1994)** Contrasting litter effects on old field tree germination and emergente. *Vegetatio* 114: 169-174, 1994
- **Nicotra AB, Chazdon RL & Iriarte SVB (1999).** Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forest. *Ecology*; 80 (6): 1908-1926.
- **Niño L (2008).** Uso de la función semivariograma y estimación kriging en el análisis espacial de un indicador entomológico de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Biomédica* 28 (4) Bogotá.
- **Nobis M & Hunziker U (2005).** Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. *Agricultural and Forest Meteorology* 128: 243–250.
- **Olano JM, Caballero I, Laskurain NA, Loidi J & Escudero A (2002).** Seed bank spatial pattern in a temperate secondary forest. *Journal of Vegetation Science* 775-784
- **Olivares P, San Martín J & Santelices R (2005).** Ruil (*Nothofagus alessandrii*). Estado del conocimiento y desafíos para su conservación. Departamento de Protección de Recursos Naturales, Comisión Nacional del Medio Ambiente, Región del Maule. Talca, Chile.

- **O'Neill RV, DeAngelis DL, Waide JB & Allen TFH (1986).** A hierarchical concept of ecosystem. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- **O'Neill RV, Jonson AR & King AW (1989)** A hierarchical framework for analysis of scale. *Landscape Ecology* 3 (3-4): 193-205.
- **Pearson RG & Dawson TP (2003).** Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?. *Global Ecology & Biogeography*, 12: 361–371.
- **Pérez C (1992).** Los bosques de “olivillo” (*Aetoxicon punctatum* R et pav.) de la cordillera de la costa de Chile: interacción clima-suelo-vegetación. Tesis para optar al grado de doctor en ciencias con mención en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Chile.
- **Pérez-Ramos MI (2007)** Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del sur de la Península Ibérica. *Ecosistemas* 16 (2): 131-136.
- **Quero JL, Gómez-Aparicio L, Zamora R, Maestre FT (2008).** Shifts in the regeneration niche of an endangered tree (*Acer opalus* ssp. *granatense*) during ontogeny: Using an ecological concept for application. *Basic and Applied Ecology* 9: 635–644.
- **Ribbens E, Silander JA Jr & Pacala SW (1994).** Seedling recruitment in forests: Calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology*, 75 (6): 1794-1806.
- **San Martín, J & Donoso C (1996).** Estructura florística e impacto antrópico en el Bosque Maulino de Chile. Pp 153 – 168. En JJ Armesto, C Villagrán y M Kalin-

Arroyo (Eds). Ecología de bosques nativos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

- **Santelices R, Herrera L & Osoros J** (1995). Cultivo en vivero del Hualo (*Nothofagus glauca* (phil.) Krasser) bajo diferentes gradientes de luminosidad y Espaciamiento. [en línea] [revistacienciasforestales.uchile.cl/1995\\_vol10/n1-2a01.pdf](http://revistacienciasforestales.uchile.cl/1995_vol10/n1-2a01.pdf) – [consulta] 10 de septiembre, 2008.
- **Smith-Ramírez C** (2004). The Chilean coastal range: a vanishing center of biodiversity and endemism in South American temperate rainforests. *Biodiversity and Conservation* 13: 373–393.
- **Soberón J** (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distribution of species. *Ecology Letters*, 10(12): 1115–1123.
- **Sokal RR & Rohlf FJ** (1981). Biometry. Second edition. Freeman and company, San Francisco, USA.
- **Spies TA** (1998). Forest Structure: A Key to the Ecosystem. USDA, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Corvallis, Oregon, USA. Pages 34-39. En: Trofymow JA and MacKinnon A eds. Proceedings of a workshop on Structure, Process, and Diversity in Successional Forests of Coastal British Columbia, February 17-19, Victoria, British Columbia. Northwest Science, Vol 72 (special issue No 2).
- **Stoll A, Sepúlveda C & San Martín J** (2006). Patrón florístico-estructural de la vegetación nativa remanente en el límite norte del Bosque Templado Costero de Chile: el caso de la quebrada Cayurranquil (VII Región, Chile). *Bosque* 27(1): 64-71.
- **Szabó P & Mezcéna G** (2006). Spatial Ecological Hierarchies: Coexistence on Heterogeneous Landscapes via Scale Niche Diversification. *Ecosystems* 9: 1009–1016.

- **Tapia D (2005)** Comunidades vegetales de la quebrada de La Plata, Región Metropolitana (Chile). *Chloris Chilensis* Año 8 N° 2. URL: <http://www.chlorischile.cl>
- **ter Braak CJF (1986)**. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. 67, 1167-1179.
- **ter Braak CJF & Smilauer P (2002)**. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows user's guide. Software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power. Ithaca, NY, USA. 500p.
- **Thuiller W, Araújo MB & Lavorel S (2003)**. Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science* 14: 669-680.
- **Thuiller W, Lavorel S & Araújo MB (2005)**. Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14: 347–357
- **Turner MG, Gardner RH & O'Neill RV (2001)** Landscape Ecology: in Theory and Practice. Springer-Verlag, New York.
- **Urban DL, O'Neill & Shugart HH (1987)**. Landscape Ecology. A hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. *Bioscience* 37 (2): 119-127.
- **Veblen TT, Kitzberger T & Villalaba R (2004)**. Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. [En línea]  
[www.colorado.edu/geography/biogeography/publications/Veblen\\_et\\_al\\_2004.pdf](http://www.colorado.edu/geography/biogeography/publications/Veblen_et_al_2004.pdf)  
[consulta] 8 de abril 2009.

- **Veit H & Garleff K** (1996). Evolución del paisaje cuaternario y los suelos en Chile central-sur. En: J J Armesto, C Villagrán y M Kalin-Arroyo (Eds). Ecología de bosques nativos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago. Pp: 29-49.
- **Vilalta CJ** (2005). Como enseñar autocorrelación espacial. *Economía, sociedad y territorio* vol. V (18): 323-333.
- **Werner EE & Gilliam JF** (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*15:393-425.
- **Willis KJ & Whittaker RJ** (2002) Species diversity — scale matters. *Science*, 295, 1245–1248.
- **Wimberly M & Spies T** (2001). Modeling landscape patterns of understory tree regeneration in the pacific northwest, USA. *Applied Vegetation Science* 4: 277-286.
- **Wu J & David JL** (2002). A spatially explicit hierarchical approach to modeling complex ecological systems: theory and applications. *Ecological Modelling* 153: 7-26.

## Anexo

Tabla A1: Análisis de redundancia para el grupo *A. punctatum* (AP) – *C. alba* (CA). El factor de inflación (FI) indica la redundancia de la variable. Si FI=1 la variable explica aspectos únicos de la distribución. A mayor FI, más redundante. (Abreviaciones: N° Acomp= número de especies acompañantes, Dist\_ce= distancia al conespecífico adulto, DI= densidad inferior, % cobertura=cobertura del dosel, EX= exposición, DS= dominante superior).

Escala	Variable	Media ponderada	Desviación estándar	Factor de inflación
<b>Micrositio</b>	Acomp_AP	0,8711	0,9254	2,8048
	Acomp_CA	0,7648	0,9188	3,3252
	DCE_AP	2,3973	2,4201	1,6079
	DCE_CA	2,0812	2,3461	1,9293
	DI_Muy B	0,2710	0,4445	1,7231
	DI_Medio	0,1756	0,3805	1,2351
	DI_densa	0,0297	0,1697	1,5266
	Hojarasca	5,4801	2,3340	1,3471
	% cobertura	85,1099	8,8053	1,4413
<b>Local</b>	Pendiente	19,2666	8,8809	3,6043
	Altura	320,7998	56,9640	2,4333
	EX_S	0,7545	0,4304	6,1231
	EX_NE	0,0154	0,1232	3,7568
	EX_N	0,0046	0,0680	2,1023
	EX_O	0,0166	0,1279	1,3789
	EX_SE	0,1233	0,3288	3,9811
	EX_E	0,0284	0,1663	1,9652
	DS_NA	0,5667	0,4955	1,2715
	DS_ND	0,0321	0,1762	3,4663

Tabla A2: Análisis de redundancia para el grupo *N. glauca* (NG) – *L. caustica* (LC).

El factor de inflación (FI) indica la redundancia de la variable. Si FI=1 la variable explica aspectos únicos de la distribución. A mayor FI, más redundante. (Abreviaciones: N° Acomp= número de especies acompañantes, Dist\_ce= distancia al conoespecífico adulto, DI= densidad inferior, % cobertura=cobertura del dosel, EX= exposición, DS= dominante superior).

Escala	Variable	Media ponderada	Desviación estándar	Factor de inflación
Micrositio	Acomp_AP	0,3956	0,8324	3,2026
	Acomp_CA	0,3387	0,8013	4,2876
	DCE_AP	0,7719	1,8443	1,9926
	DCE_CA	0,5103	1,3897	2,8712
	DI_Muy B	0,1403	0,3473	3,1770
	DI_Bajo	0,2877	0,4527	4,3976
	DI_Medio	0,3303	0,4703	4,3510
	DI_densa	0,1777	0,3823	3,3920
	Hojarasca	5,3997	2,3773	2,1705
	% cobertura	74,3598	13,5176	1,6460
Local	Pendiente	17,2248	7,4062	1,5076
	Altura	331,4840	52,8895	2,1387
	EX_NE	0,0031	0,0557	1,2466
	EX_NO	0,0111	0,1050	1,2042
	EX_O	0,0174	0,1306	1,5858
	EX_SE	0,2070	0,4051	1,3614
	EX_E	0,1197	0,3246	1,7865
	EX_SO	0,0596	0,2367	1,2758
	DS_NA	0,0972	0,2962	1,2674
	DS_ND	0,0522	0,2225	2,2349