



UNIVERSIDAD DE CHILE

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO**

MEMORIA DE TÍTULO

**ANÁLISIS DE LA REGENERACIÓN NATURAL DE ESPECIES ARBÓREAS EN LA
REGIÓN DE LA ARAUCANÍA.**

Karin Rocío Kloetzer Araya

**Santiago, Chile
2025**



UNIVERSIDAD DE CHILE

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO**

MEMORIA DE TÍTULO

**ANÁLISIS DE LA REGENERACIÓN NATURAL DE ESPECIES ARBÓREAS EN LA
REGIÓN DE LA ARAUCANÍA, CHILE**

**NATURAL REGENERATION ANALYSIS OF TREE SPECIES IN THE
ARAUCANÍA REGION, CHILE**

Karin Rocío Kloetzer Araya

Santiago, Chile

2025

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

**ANÁLISIS DE LA REGENERACIÓN NATURAL DE ESPECIES ARBÓREAS
EN LA REGIÓN DE LA ARAUCANÍA, CHILE**

Memoria para optar al Título Profesional de:
Ingeniero en Recursos Naturales Renovables

Karin Rocío Kloetzer Araya

Profesor Guía

Álvaro Gutiérrez I.
Ingeniero Forestal, Dr.



Calificaciones

6,5

Profesores Evaluadores

Álvaro Promis B.
Ingeniero Forestal, Dr.


Álvaro Andrés
Promis Baeza
12.382.281-1
06/10/2025 - 18:06
UNIVERSIDAD
DE CHILE
ESTE DOCUMENTO CONTIENE FIRMA ELECTRÓNICA AVANZADA
<https://ceropapel.uchile.cl/validacion/verificador>
CV: eb6itszyeres7addkcb3m8b7w

6,0

Juan Manuel Uribe M.
Ingeniero Agrónomo.



7,0

Santiago, Chile

2025

AGRADECIMIENTOS

Primero que todo me gustaría agradecer a los proyectos Fondecyt Regular N°1200468 Tree species capacity to recruit in future suitable environments: the relevance of the regeneration niche, Fondecyt Regular N°1240874 - Future forest with only pioneer trees? The relevance of species demography to predict forest responses to climate change y ANID PIA/BASAL FB210006 del Instituto de ecología y Biodiversidad, por facilitar la realización de esta investigación.

Luego quiero agradecer a todo mi entorno por el apoyo y sobre todo motivación por terminar esta larga etapa. A mi familia, principalmente a mi santa madre por toda su dedicación y entrega no solo por mí, si no por todos los que la rodean. A todas las personas de la comunidad Bosque Ciencia, desde el profesor Álvaro, la Vinci, Feña, Peke, por toda la ayuda, sabiduría y conversaciones que me brindaron. Especialmente quiero agradecer a la Coni porque aparte de ayudarme infinito en la práctica, me contuvo todas las veces que lo necesité y que me pegué el show de abandonar esta tesis jajaja.

A mis amigas de la vida y el alma: las Candy's (incluida la Pilo), la Anto y la Alicia, no sólo por toda la felicidad y energía que aportan en mi vida, si no por todo lo que me ayudaron con este trabajo. También quiero agradecer a mi amorcito por la contención y ánimo que me brindó. A mi Maqui preciosa por todo lo que me ha entregado, al Bryan por la paciencia que tuvo para enseñarme Rstudio y a las mujeres recurseras que siempre tienen respuesta para todo.

También quiero agradecerme, por siempre seguir mi corazón y no abandonar lo que me gusta, por plantar mis sueños y dejarlos crecer. Y finalmente agradezco al bosque, mi mayor maestro, porque en su silencio aprendí que los procesos toman tiempo, que las raíces profundas sostienen y que cada semilla, tarde o temprano, encuentra su lugar para crecer.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN.....	3
Objetivo General	4
Objetivos específicos.....	4
MATERIALES.....	5
Área de estudio	5
MÉTODOS.....	7
Medición de la estructura de bosques y su regeneración.....	7
Elección de variables ambientales relevantes.....	8
Influencia de variables ambientales sobre la regeneración.....	10
RESULTADOS	12
Variables ambientales.....	12
Análisis de estructura y composición	13
Parámetros descriptivos	15
Caracterización a nivel de especie.....	16
Análisis de correspondencia canónica.....	18
CCA Plántulas	18
CCA Árboles	19
DISCUSIÓN.....	22
Variables ambientales relevantes.....	22
Estratos ambientales y aspectos generales de la regeneración	22
Especies objetivo	23
Caracterización estructural de las especies.....	24
Relación plántula/árbol y potencial de regeneración.....	25
Análisis de correspondencia canónica.....	25
CONCLUSIONES.....	28
BIBLIOGRAFÍA	29
APÉNDICE	35

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Series de suelos presentes en los sitios de estudio	6
Cuadro 2. Selección y justificación de variables microclimáticas utilizadas en este estudio.	9
Cuadro 3. Fórmulas composicionales y estructurales utilizadas en cada análisis	10
Cuadro 4. Parámetros estructurales de las seis especies más representativas en las parcelas de muestreo.....	17

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Área de estudio.	5
Figura 2. Esquema de la disposición de las parcelas en cada unidad de muestreo. El radio de 1 m corresponde a la medición de plántulas ($h < 1,3$ m), el radio de 6,3 a individuos jóvenes ($DAP < 5$ cm y $h \geq 1,3$ m) y el radio de 12,61 m a árboles adultos ($DAP \geq 5$ cm). DAP: Diámetro a la altura del pecho (1,3 m sobre el suelo), h: Altura total del individuo. m: Metros.	7
Figura 3. Análisis de componentes principales de las unidades de muestreo. Se presenta, el primer y segundo componente (PC1 y PC2), cada punto representa una unidad de muestreo y las flechas las variables ambientales.	12
Figura 4. Variación de las condiciones microclimáticas entre estratos. Se presentan las diferencias en temperatura media ($^{\circ}\text{C}$), humedad relativa (%), déficit de presión de vapor (kPa) y días sobre 33°C (días) entre los estratos definidos mediante análisis de conglomerados. Los valores de las variables microclimáticas corresponden a la media de los datos.....	13
Figura 5. Abundancia total (número de individuos total por estrato), riqueza de especies (número de especies total por estrato), índice de Shannon e índice de Pielou (J' , valor relativo estandarizado entre 0 y 1) entre plántulas y árboles adultos en los cuatro estratos climáticos.....	15
Figura 6. Presencia de especies objetivo según categoría etaria en las unidades de muestreo. Diferenciando entre presencia exclusiva de árboles adultos (rojo) y presencia conjunta de árboles y plántulas (verde). Se presentan las especies con mayor frecuencia de ocupación, ordenadas en función de su presencia en plántulas. Los acrónimos corresponden a: ARAR (<i>Araucaria araucana</i>), NODO (<i>Nothofagus dombeyi</i>), NOOB (<i>Nothofagus obliqua</i>), NOPU (<i>Nothofagus pumilio</i>), NOAL (<i>Nothofagus alpina</i>) y NOAN (<i>Nothofagus antarctica</i>).	16
Figura 7. Relación Plántula/Árbol ajustada por área de muestreo para cada especie, ordenada en forma decreciente. Valores más altos indican mayor regeneración relativa, mientras que valores bajos sugieren menor reclutamiento de plántulas.....	18
Figura 8. Diagrama de Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de Plántulas. El gráfico muestra la ordenación de regeneración de especies arbóreas a lo largo de los dos primeros ejes y su correlación con variables ambientales. Los puntos representan las unidades de muestreo y las especies están representadas por sus acrónimos. El largo de	

las flechas de cada variable indica su importancia, y la proximidad ente cada elemento indica su grado de correlación.	19
Figura 9. Diagrama de Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de Árboles.....	21

ÍNDICE DE APÉNDICES

Apéndice I. Ubicación de unidades de muestreo por sector.....	35
Apéndice II. Índices de diversidad (Shannon) y equidad (Pielou) en plántulas y árboles según pisos vegetacionales.	36
Apéndice III. Unidades de muestreo con su clasificación en pisos vegetacionales y estratos.....	37

RESUMEN

La regeneración natural de especies arbóreas está estrechamente influenciada por las condiciones ambientales locales, especialmente durante la época estival, cuando se intensifican los factores de estrés climático. En este estudio se analizó la variación de la regeneración de especies arbóreas en respuesta a las condiciones microclimáticas estivales en la Región de La Araucanía, Chile. Para ello, se caracterizaron 19 unidades de muestreo distribuidas en sectores geográficamente diferenciados dentro de la región, lo que permitió capturar parte de la variabilidad ambiental estival del período 2021-2022 presente en el territorio.

Se evaluaron variables microclimáticas como la temperatura promedio, humedad relativa, días con temperaturas sobre 33 °C y déficit de presión de vapor (VPD). Mediante un Análisis de Componentes Principales (PCA) seguido de *clustering*, se identificaron cuatro estratos ambientales. Posteriormente, se evaluaron atributos estructurales y composicionales del bosque (abundancia, frecuencia y diversidad), lo que permitió definir las especies objetivo en función de su frecuencia de ocupación, las que resultaron: *Araucaria araucana*, *Nothofagus pumilio*, *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus dombeyi*, a las que se sumaron *Nothofagus antarctica* y *Nothofagus alpina* por su relevancia ecológica. Finalmente, se aplicó un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para explorar la asociación entre la regeneración de dichas especies y las condiciones microclimáticas.

Los resultados permitieron identificar que la regeneración fue más abundante y diversa en sitios con mayor humedad relativa y menor estrés térmico, mientras que ambientes más cálidos y secos, limitaron el reclutamiento de algunas especies. El análisis canónico confirmó una asociación entre las condiciones estivales y la distribución de especies en ambas etapas de desarrollo. En conjunto, estos hallazgos reafirman la relevancia de los factores microclimáticos en la regeneración natural de los bosques templados del sur de Chile, especialmente en un contexto de aumento de eventos extremos por cambio climático. Los resultados aportan evidencia que puede ser útil para orientar esfuerzos de conservación y manejo, y subrayan la importancia de considerar el componente microclimático estacional como un determinante clave en los procesos de regeneración.

Palabras clave: Regeneración natural, Bosques templados, microclima.

ABSTRACT

Natural regeneration of tree species is closely influenced by local environmental conditions, especially during summer season, when climatic stress factors are intensified. This study analyzed variation in tree species regeneration in response to summer microclimatic conditions in the La Araucanía Region of Chile.

With this purpose, 19 sampling units distributed across geographically distinct sectors within the region were characterized, allowing to capture part of the environmental variability during the 2021 - 2022 summer season in the territory.

Microclimatic variables such as average temperature, relative humidity, number of days with temperatures above 33 °C, and vapor pressure deficit (VPD) were evaluated.

A Principal Component Analysis (PCA) followed by clustering identified four environmental strata. Subsequently, forest structural and compositional attributes (abundance, frequency, and diversity) were assessed, which allowed to define the target species based on their frequency of occurrence: *Araucaria araucana*, *Nothofagus pumilio*, *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus dombeyi*, and *Nothofagus antarctica* and *Nothofagus alpina* added due to their ecological relevance. Finally, a Canonical Correspondence Analysis (CCA) was applied to explore the association between the regeneration of these species and microclimatic conditions.

The obtained results revealed that regeneration was more abundant and diverse in sites with higher relative humidity and lower thermal stress, whereas warmer and drier environments limited the recruitment of some species. The canonical analysis confirmed an association between summer conditions and species distribution at both developmental stages. Altogether, these findings reaffirm the relevance of microclimatic factors in the natural regeneration of temperate forests in southern Chile, especially in the context of increasing extreme events due to climate change.

The results provide useful evidence to guide conservation and management efforts and highlight the importance of considering seasonal microclimatic components as a key determinant in regeneration processes.

Keywords: Natural regeneration, Temperate forests, Microclimate.

INTRODUCCIÓN

Los bosques cubren un tercio de la superficie terrestre y aportan servicios ecosistémicos al planeta como la regulación del ciclo hidrológico, conservación del suelo, secuestro y captura de carbono, recreación y servicios culturales a la sociedad, entre otros (Lara *et al.*, 2010). Chile alberga el 50% de los bosques templados del hemisferio sur (Otavo y Echeverría, 2017), y aunque estos bosques son escasos en superficie en el mundo, se caracterizan por su biodiversidad y riqueza de especies endémicas, siendo considerados puntos calientes (o “*hotspots*”) globales de prioridad de conservación (Myers *et al.*, 2000). Desde los años 90, la superficie de bosques regenerados de manera natural a nivel global ha disminuido (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2021). En Chile, se han reportado pérdidas de este tipo de formaciones. Entre 2005 y 2010, se redujeron en alrededor de 133 mil hectáreas las superficies de bosque primario y regenerado naturalmente (Bergh y Promis, 2011), lo que evidencia que el país no está ajeno a esta tendencia global. Por esto, se hace necesario conocer la estructura y dinámica de los bosques para comprender mejor su dinámica (Donoso, 1993) y así poder asegurar los servicios ecosistémicos que ofrecen.

En este sentido, estudiar la regeneración natural de especies arbóreas resulta fundamental, ya que constituye el proceso mediante el cual se establece una nueva generación de individuos a partir de semillas, rebrotes o propágulos sin intervención humana directa (Donoso, 2006a). Este proceso es clave para la renovación estructural y funcional de los bosques, así como para su resiliencia frente a disturbios naturales y presiones ambientales (FAO, 2021). Al originarse a partir de individuos locales, la regeneración natural permite la conservación del material genético del rodal, favoreciendo la adaptación de las nuevas generaciones de árboles a las condiciones ambientales específicas del sitio (Barnett y Baker, 1991). Algunas de las variables que condicionan la regeneración natural corresponden a factores medioambientales que influyen en la reproducción de las semillas, entre los cuales destacan: los factores bióticos (como insectos, enfermedades, competencia con otras plantas, etc.), el suelo (material parental, fertilidad, etc.) y el clima (temperatura, humedad, luminosidad, etc.) (Donoso, 1993). Este último factor influye directamente en todas las fases del ciclo reproductivo, desde la floración hasta el crecimiento y establecimiento de las plántulas (Williams *et al.*, 2013). En consecuencia, los factores climáticos son clave en el entendimiento de la distribución y características de la vegetación en sus fases adultas, reproductivas y de establecimiento (Donoso, 2008).

Debido al cambio climático, se espera un aumento en la temperatura y una disminución en la disponibilidad de agua (IPCC, 2023), factores determinantes para la regeneración del bosque. Si bien las temperaturas cálidas pueden acelerar la germinación de semillas y promover el crecimiento de plántulas (Williams *et al.*, 2013), las temperaturas extremas o las sequías prolongadas afectan negativamente la sobrevivencia de la vegetación en etapas tempranas, comprometiendo su establecimiento y, a largo plazo, pudiendo alterar la distribución de los bosques templados. En estos ecosistemas, las especies menos tolerantes al calor podrían ver reducida su dominancia o capacidad de regeneración, favoreciendo a otras con mayor tolerancia a condiciones cálidas (Menezes-Silva *et al.*, 2019). Esta dinámica ha sido documentada en ecosistemas mediterráneos, donde la sequía ha emergido como un factor clave en la mortalidad arbórea, afectando no solo a individuos adultos, sino también a la regeneración (Gipoulou, 2018).

Chile alberga una amplia diversidad de bosques, desde los áridos del norte hasta los templados y lluviosos del sur. Estos últimos destacan por su gran valor ecológico, dado su elevado endemismo y riqueza de especies, muchas de ellas exclusivas a nivel mundial (Armesto *et al.*, 1998). No obstante, la regeneración natural de estos ecosistemas ha sido escasamente abordada en comparación con otras regiones templadas como aquellas presentes en Europa o Norteamérica (Franklin *et al.*, 2002), generando vacíos en el conocimiento sobre los factores que influyen en este proceso, como por ejemplo, el microclima, que es un factor clave para entender el microambiente en el que se desarrollan las plántulas, y que tiene alto impacto en la conservación y el manejo sostenible.

La Región de La Araucanía, que alberga cerca de 970 mil hectáreas de bosques templados, presenta una marcada variabilidad microclimática que ofrece condiciones ideales para analizar cómo factores como la temperatura, la humedad y el déficit hídrico inciden en los patrones de regeneración. Este conocimiento aporta insumos valiosos tanto para la gestión ecológica local como para anticipar impactos en otros ecosistemas templados expuestos a escenarios climáticos similares.

Los bosques estudiados corresponden a distintos pisos vegetacionales (Luebert y Plissock, 2017), que van desde formaciones caducifolias mediterráneas hasta matorrales andinos de altitud. Esta zonación refleja gradientes climáticos y altitudinales que influyen directamente en la regeneración de las especies, aportando un marco ecológico adicional al análisis de los factores microclimáticos estivales.

En concordancia con lo anteriormente expuesto y dada la necesidad de profundizar en el estudio de la regeneración natural, la presente investigación busca analizar la influencia relativa que ejerce la variabilidad microclimática en la regeneración de especies arbóreas. Comprender esta relación puede contribuir a identificar patrones potenciales de distribución futura y a desarrollar estrategias de adaptación más eficaces frente al contexto del cambio climático.

Objetivo General

Analizar la variación de la regeneración de especies arbóreas en respuesta a las condiciones microclimáticas en la región de la Araucanía.

Objetivos específicos

1. Caracterizar las variaciones de las condiciones microclimáticas.
2. Caracterizar la estructura y composición de los bosques.
3. Relacionar la estructura de los bosques y las condiciones microclimáticas con la regeneración de especies arbóreas.

MATERIALES

Área de estudio

El área de estudio se sitúa en la región de La Araucanía, entre los paralelos 37° 35' y 39° 37' de latitud sur (Figura 1). Se busca estudiar zonas que sean representativas de los bosques templados en la región, por ello se escogieron sitios que presenten variabilidad climática entre sí, buena accesibilidad y un bajo nivel de perturbación antrópica en los últimos 50 años. En base a estos criterios fueron seleccionados tres sectores: Tolhuaca, Conguillío y Rucamanque. El área total abarca las provincias de Malleco y Cautín, además de contener los sitios del Servicio Nacional de Áreas Protegidas del Estado (SNASPE): Parque Nacional Tolhuaca, Parque Nacional Conguillío (CONAF, 2017) y el Parque Ecológico y Natural Rucamanque (Universidad de la Frontera, 2025). El detalle de las unidades de muestreo por sector se encuentra en el Apéndice 1.

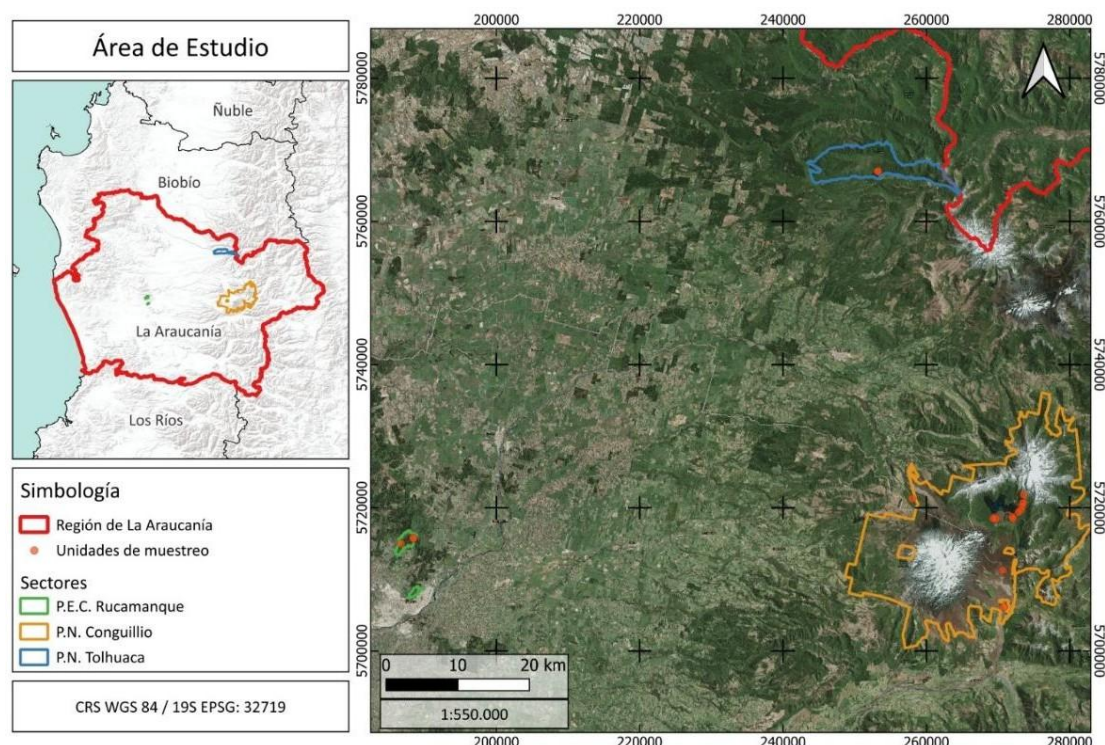


Figura 1: Área de estudio.

Según la clasificación de Köppen, se diferencian tres climas que varían principalmente según la altitud y que corresponden a la categoría “C: Clima templado”, en donde la temperatura media del mes más frío fluctúa entre -3°C y 18°C, y la temperatura media del mes más cálido es superior a 10°C. La zona norte del área de estudio presenta un clima del tipo templado mediterráneo con veranos secos y con precipitaciones que varían entre los 700 y 1200 mm anuales. Mientras que, en la zona sur de la región, el clima predominante es de tipo templado lluvioso con precipitaciones anuales que van de los 2000 a los 4000 mm anuales (Lara *et al.*, 2012).

En cuanto a la geomorfología, la porción de cordillera presente en la región presenta alturas superiores a los 2000 metros sobre el nivel del mar y ha sido formada por acción combinada de procesos volcánicos y glaciales, resultando en una topografía con pendientes suaves y valles con fondos semiplanos. Los volcanes presentes y que le dan la característica de cordillera volcánica activa son: Tolhuaca (2.780 m), Lonquimay (2.822 m) y Llaima (3.050 m) (BCN, s.f).

Cuadro 1. Series de suelos presentes en los sitios de estudio

Serie de suelo	Sector	Características
Misceláneo quebrada	Tolhuaca	Terrenos con pendientes abruptas y susceptibles a erosionarse, buena a regular vegetación arbustiva.
Misceláneo escoria volcánica	Conguillío	Campos o flujos de lavas, posiblemente cubiertos por ceniza volcánica, vegetación arbórea.
Ñielol	Rucamanque	Suelos profundos formados por cenizas volcánicas antiguas, lenta permeabilidad, buen drenaje.
Asociación los nevados	Los carpinteros	Suelos desarrollados a partir de cenizas volcánicas, moderadamente profundos, textura arenosa, permeabilidad moderadamente rápida, drenaje excesivo.
Terrazas aluviales recientes de los ríos de la precordillera	Mirador del Llaima	Suelos estratificados, texturas gruesas, principalmente con gravilla de escoria volcánica.
Sierra Nevada (sin serie definida)	Sierra Nevada	No presenta una serie de suelos definidos.

Fuente: CONAF, 1998.

De acuerdo con Luebert y Pliscoff (2017), en el área de estudio se reconocen cuatro formaciones vegetacionales: bosque caducifolio, bosque resinoso, bosque siempreverde y matorral bajo de altitud. La formación caducifolia, presente principalmente en zonas de transición mediterránea y sectores andinos, agrupa seis pisos dominados por especies de *Nothofagus* y acompañantes característicos, entre ellos *N. pumilio* – *Araucaria araucana*, *N. pumilio* – *N. dombeyi*, *N. alpina* – *N. dombeyi*, *N. alpina* – *Dasyphyllum diacanthoides*, así como formaciones de *N. obliqua* – *Persea lingue*. La formación de bosque resinoso, ubicada en la parte norte del área, corresponde a dos pisos dominados por *Araucaria araucana*, asociados a *N. dombeyi* y *N. pumilio*. Por su parte, la formación siempreverde está representada por el piso templado andino de *N. dombeyi* – *Gaultheria phillyreifolia*, caracterizado por mantener follaje todo el año. Finalmente, el matorral bajo de altitud, restringido a sectores cordilleranos cercanos al límite con Argentina, está representado por el piso de *Discaria chacaye* – *Berberis empetrifolia*, compuesto por arbustos bajos y plantas en cojín.

MÉTODOS

Medición de la estructura de bosques y su regeneración

La toma de datos en terreno se realizó entre noviembre de 2021 y marzo de 2022. Para seleccionar los sitios de muestreo se escogieron bosques representativos en cuanto a composición y estructura, procurando incluir sectores con regeneración evidente de las especies presentes en el dosel. Estos corresponden a bosques caducifolios templados y andinos descritos por Luebert y Plischoff (2017), detallados anteriormente.

Para la caracterización de la estructura de bosque se realizaron tres tipos de parcelas, teniendo un total de 19 unidades de muestreo. En la más grande, de radio 12,61 m, se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) a todos los árboles que presentaban un DAP ≥ 5 cm. Utilizando el mismo centro de la parcela, se estableció una parcela igualmente circular de radio 6,3 m, en la que se midieron como brinzales aquellos árboles con DAP < 5 cm y una altura superior a 1,30 m.

Finalmente, se consideraron como plántulas los individuos con una altura menor a 1,3 m, realizando parcelas circulares de un metro de radio, a una distancia de 6.3 m en cada punto cardinal de la unidad de muestreo (Figura 2). A cada plántula se le identificó la especie, su altura total y la descripción del lugar de establecimiento; lo cual se clasificó como tronco, suelo, hojarasca, en conjunto con las especies herbáceas y arbustivas que las acompañan.

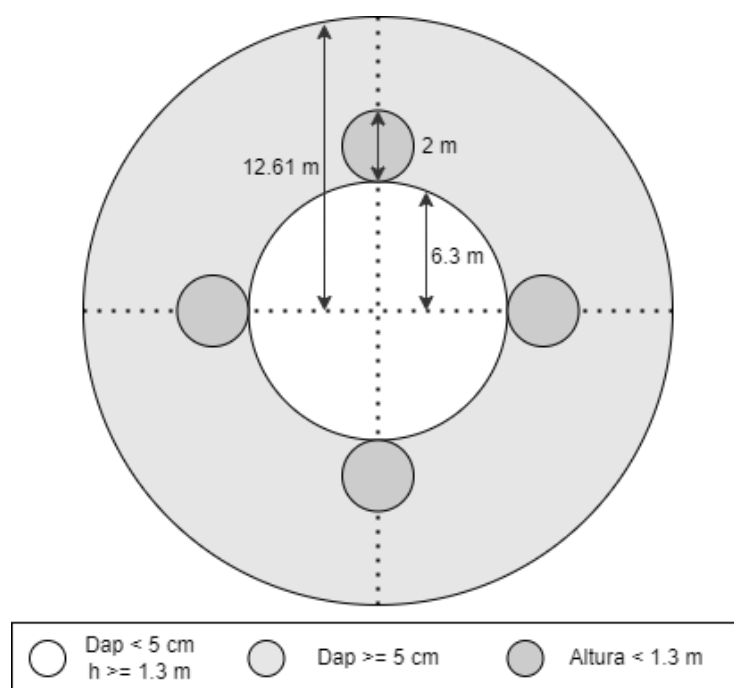


Figura 2. Esquema de la disposición de las parcelas en cada unidad de muestreo. El radio de 1 m corresponde a la medición de plántulas ($h < 1,3$ m), el radio de 6,3 a individuos jóvenes ($DAP < 5$ cm y $h \geq 1,3$ m) y el radio de 12,61 m a árboles adultos ($DAP \geq 5$

cm). DAP: Diámetro a la altura del pecho (1,3 m sobre el suelo), h: Altura total del individuo. m: Metros.

Para el análisis de las variables microclimáticas se emplearon datos recopilados por 17 sensores '*Datalogger Hygrochron DS1923*', instalados en los sitios de muestreo. Estos dispositivos registraron la temperatura y la humedad relativa del aire a 10 centímetros del suelo, realizando 24 mediciones diarias (una por cada hora) y así generaron los datos microclimáticos previamente mencionados. Es importante señalar que, si bien en la mayoría de las parcelas se contó con un sensor microclimático instalado directamente en el sitio, en dos casos no fue posible disponer de uno propio. Para estas parcelas se asignaron los registros del sensor más próximo ubicado dentro del mismo tipo de bosque, considerando que la distancia máxima entre parcelas fue de 270 metros y que ambas compartían una estructura y condiciones ambientales muy similares.

Los datos fueron trabajados en los softwares Qgis y GRASS, para el análisis espacial; mientras que, para los análisis estadísticos, se utilizó el software Rstudio (versión 3.4).

Elección de variables ambientales relevantes

Para la curación de datos, primeramente, se seleccionaron aquellos meses con registros completos de variables microclimáticas, ya que ciertos sitios presentaron días o incluso meses incompletos por fallas técnicas. Se consideraron como válidos los meses con al menos 28 días de información continua, tomando este valor como referencia mínima que permite estandarizar un mes de análisis sin depender de la variación en la duración del calendario. Luego se ordenaron los sitios de muestreo y las variables microclimáticas, corroborando que las fechas de muestreo de los datos de estructura de los sitios de árboles y plántulas (2021-2022) coincidieran con las fechas de los datos microclimáticos (2021-2022). Así, se obtuvo un total de 19 unidades de muestreo que contenían la información microclimática completa.

Para facilitar la interpretación exploratoria de los datos, se realizó un Análisis de Componentes Principales (en adelante PCA, por sus siglas en inglés), el cual permite simplificar las variables en componentes que expliquen la mayor cantidad de varianza entre ellas (Kent, 2012), constituyendo herramientas útiles para detectar y cuantificar relaciones entre variables (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014). Dichos componentes se organizan de manera jerárquica de acuerdo con el porcentaje de variación que explican, por lo que, el primero explica la máxima varianza registrada en las variables predictoras; el segundo la máxima varianza residual, y así sucesivamente hasta explicar la varianza sobrante (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014). Se usaron los registros microclimáticos de los meses de la época estival (diciembre, enero, febrero y marzo), ya que para estos meses los sensores tenían registros completos. Estas variables correspondieron a: temperatura promedio, déficit de presión de vapor (VPD), humedad relativa y cantidad de días que superaron los 33°C (

Cuadro 2). Estas variables se escogieron ya que afectan los procesos fisiológicos de las plantas y determinan su capacidad para sobrevivir y prosperar en un entorno específico (Donoso, 2008). Los gráficos se realizaron en el programa RStudio, utilizando el paquete "factoextra" v. 1.0.7 (Kassambara y Mundt, 2020).

Cuadro 2. Selección y justificación de variables microclimáticas utilizadas en este estudio.

Variable	Justificación
Temperatura del aire promedio (T_{prom}) y humedad relativa promedio (H_{rprom}) de la época estival.	La temperatura del aire y la humedad relativa, afectan directamente al crecimiento de las plantas, ya que influyen en los procesos fisiológicos como la fotosíntesis, la germinación de semillas, mortalidad, entre otros (Barnes <i>et al.</i> , 1998).
Déficit de Presión de Vapor (v_{pd}) promedio de la época estival.	El aumento del VPD se asocia a una disminución en el crecimiento de la vegetación, debido a que un VPD elevado provoca estrés hídrico en las plantas (Williams <i>et al.</i> , 2013; Yuan <i>et al.</i> , 2019).
Cantidad de días que se superaron los 33° para la época estival. (<i>Días sobre 33</i>)	Altas temperaturas pueden dañar tejidos jóvenes y reducir tanto la germinación como la supervivencia de plántulas en especies de bosques templados (Cóbar-Carranza <i>et al.</i> , 2015). En este estudio se trabajó con 33 °C como umbral operacional, dado que la eficiencia fotosintética de especies templadas, incluyendo <i>Nothofagus</i> , decae fuertemente hacia los 32 °C (Read, 1990; Cunningham <i>et al.</i> , 2003).

Con la matriz de datos ambientales a escala de sitio, se clasificaron las unidades de muestreo mediante un Análisis de Conglomerados (*cluster*), que agrupa datos con características similares en el espacio matemático en torno a un “centroide”, correspondiente a la media aritmética, mediante un proceso iterativo (Kent, 2012). Se empleó el método de agrupamiento K-means en RStudio, utilizando los paquetes “factoextra” v. 1.0.7 (Kassambara y Mundt, 2020) y “NbClust”, este último basado en el cálculo de 30 índices para determinar el número óptimo de clústeres (Charrad *et al.*, 2014). Los grupos resultantes se denominarán en adelante como “estratos”.

A partir del conglomerado obtenido, se caracterizó ambientalmente cada uno de los estratos mediante gráficos de caja con el promedio de cada variable con el fin de evidenciar diferencias entre estos. Además, se realizaron gráficos de barras con parámetros de estructura y composición del bosque como la abundancia total, riqueza de especies, índice de Shannon-Wiener (H') e índice de equidad de Pielou (J'), calculados mediante las fórmulas expuestas en el

Cuadro 2 para cada estrato. El índice de Shannon (H') toma valores positivos, donde valores cercanos o superiores a 3 suelen interpretarse como una alta diversidad. En tanto, el índice de Pielou (J') varía entre 0 y 1, donde un valor de 1 indica una distribución equitativa de los individuos entre las especies, y valores más cercanos a 0 reflejan que la dominancia está concentrada en pocas especies.

Para caracterizar la regeneración a nivel de especie, se identificaron como especies objetivo aquellas con mayor frecuencia de ocupación dentro del área de estudio, utilizando un gráfico de presencia por sitio de muestreo. Este análisis se realizó para las categorías de árboles y árboles/plántulas, considerando como plántulas aquellos individuos con una altura inferior a 1,3 metros, lo que en su conjunto permitió visualizar en qué sitios de muestreo se estaba produciendo regeneración.

Adicionalmente, se elaboró un gráfico de relación plántula/árbol para cuantificar la proporción relativa de plántulas por cada árbol adulto.

Influencia de variables ambientales sobre la regeneración

Para determinar cómo las especies objetivo de regeneración se distribuyen en relación con las variables microclimáticas, se utilizó el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA, por sus siglas en inglés (Kent, 2012)). Esta técnica multivariante busca encontrar patrones entre dos conjuntos de variables, mediante la maximización de la correlación canónica entre los ejes ambientales y las variables de especies (Ter Braak, 1986), para ello se utilizó el paquete estadístico Vegan en el programa Rstudio. Las variables microclimáticas utilizadas corresponden a VPD (vpd), Temperatura promedio (Tprom), Humedad relativa promedio (HRprom) y cantidad de días en que se sobrepasan los 33°C (Días sobre 33). Los datos de las abundancias de las especies para cada sitio fueron revisados para que en el caso de que la suma total de éstas sea cero, fuese excluido del análisis, debido a que podrían afectar la información dentro de los análisis multivariados (Kent, 2012).

En el caso de los árboles adultos, igualmente se realizó un CCA con el microclima actual, pero la interpretación es diferente ya que su establecimiento ocurrió en condiciones pasadas. Sin embargo, su presencia en sitios con ciertas características climáticas podría reflejar tolerancia o adaptación a las condiciones que permiten su persistencia, más que su reclutamiento. Esto permite explorar cómo las especies se mantienen frente al clima actual, especialmente en un contexto de cambio climático.

Cuadro 3. Fórmulas composicionales y estructurales utilizadas en cada análisis

Parámetro	Fórmula	Interpretación	Análisis donde se utilizó
Nº de individuos	$\sum \text{n}^\circ \text{ individuos de cada sp.}$	Indica numéricamente el reclutamiento de individuos regenerando en cada estrato	DE, DEC y CCA
Riqueza (R)	$\sum \text{n}^\circ \text{ especies diferentes}$	Cantidad de especies arbóreas	DE
Índice de Shannon (H')	$H' = -\sum p_i \ln p_i$ $p_i = \frac{n_i}{N}$	Proporción de individuos de cada especie dentro de un total de individuos presentes en un área. En términos de diversidad, se relaciona con la igualdad y riqueza. Donde p_i es la proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos en el estrato (abundancia relativa de la especie i), n_i el número de individuos de la especie i y N número de todos los individuos de todas las especies en el estrato. (Daly <i>et al.</i> , 2018)	DE

(Continúa)

Parámetro	Fórmula	Interpretación	Análisis donde se utilizó
Frecuencia de ocupación ($f\%$)	$f\% = \frac{mi}{M}$	Donde mi es el número de sitios de muestreo en las que se encuentra presente la especie i y M es el número total de sitios de muestreo	DEC
Índice de Pielou	$J' = \frac{H'}{\ln(S)}$	Donde H es el Índice de Shannon-Wiener y S es el número total de especies en la comunidad.	DEC
Abundancia relativa	$ARi = \frac{Nni}{N} \times 100$	Donde N es el número de individuos de la especie i y N es el número total de individuos de todas las especies en la comunidad.	

Donde las siglas de los análisis en que fueron utilizados corresponden a: DE: Descripción de estratos, DEC: Descripción de Estructura y Composición de bosque y CCA: Análisis de correspondencia canónica (Magurran, 1988).

RESULTADOS

Variables ambientales

El Análisis de Componentes Principales muestra que los dos primeros componentes capturan el 78,94% de la varianza total, lo que indica que constituyen una representación sustancial de la información contenida en los datos. El primer componente principal (PC1) explica un 55,95% de la varianza y presenta una fuerte relación negativa con la temperatura promedio (T_{prom}), lo que sugiere que valores más altos en este componente están asociados a temperaturas más bajas. El déficit de presión de vapor (VPD) mostró una carga positiva sobre este eje, vinculando los valores altos de PC1 con condiciones más secas. En cuanto a los días con temperaturas superiores a 33°C (Días >33°), su carga sobre PC1 es débil y se relaciona principalmente con el segundo componente (PC2), que explica un 22,99% de la varianza. Este segundo eje está dominado por la humedad relativa promedio (Hr_{prom}), la cual muestra una carga positiva significativa, reflejando diferencias en la disponibilidad de humedad ambiental entre las unidades de muestreo.

El resultado del cálculo de los 30 índices basados en la distancia euclidiana arrojó que el óptimo de números de clúster es cuatro (Figura 3). El estrato 1 se compuso de cuatro unidades de muestreo, el estrato 2, quedó compuesto por siete unidades, el tercer estrato con dos y finalmente, el estrato 4, reúne seis unidades de muestreo.

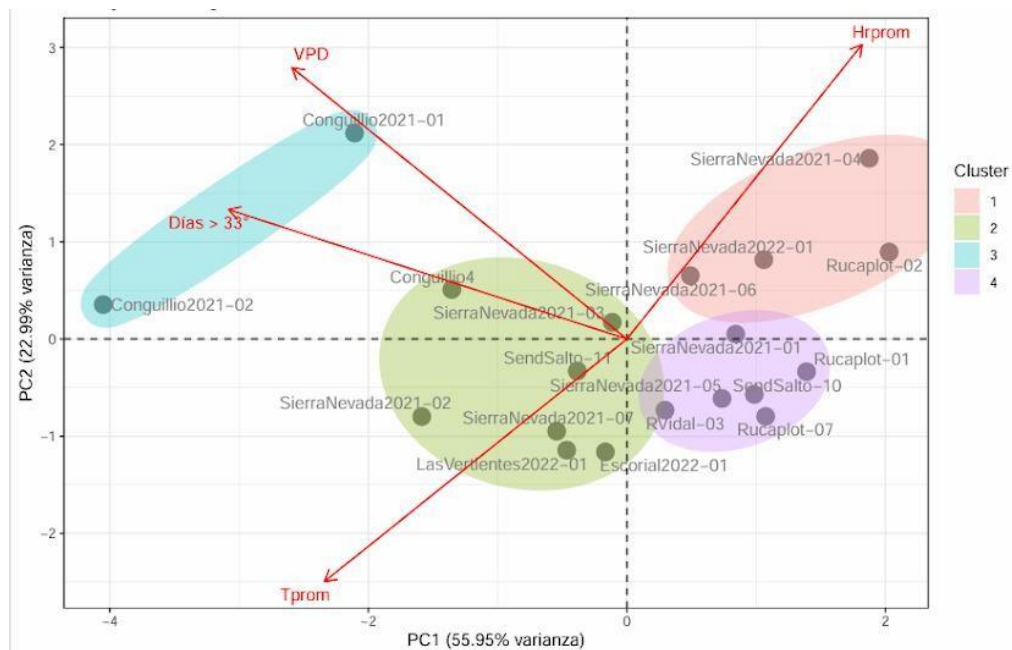


Figura 3. Análisis de componentes principales de las unidades de muestreo. Se presenta, el primer y segundo componente (PC1 y PC2), cada punto representa una unidad de muestreo y las flechas las variables ambientales.

El análisis de las variables microclimáticas permitió identificar diferencias en las condiciones ambientales de verano entre los estratos definidos mediante el análisis de conglomerados. El estrato 1 presentó las temperaturas promedio más bajas y la mayor humedad relativa, mientras que el estrato 3 registró las temperaturas más altas y el mayor déficit hídrico en el aire, reflejando condiciones de estrés térmico. En cuanto al déficit de

presión de vapor (VPD), el estrato 3 exhibió los valores más altos, indicando mayor demanda evaporativa, mientras que el estrato 4 presentó los valores más bajos, asociados a condiciones con menor estrés hídrico. Finalmente, los días con temperaturas superiores a 33 °C se concentraron principalmente en el estrato 3, mientras que en los estratos 1 y 4 estos eventos fueron prácticamente inexistentes.

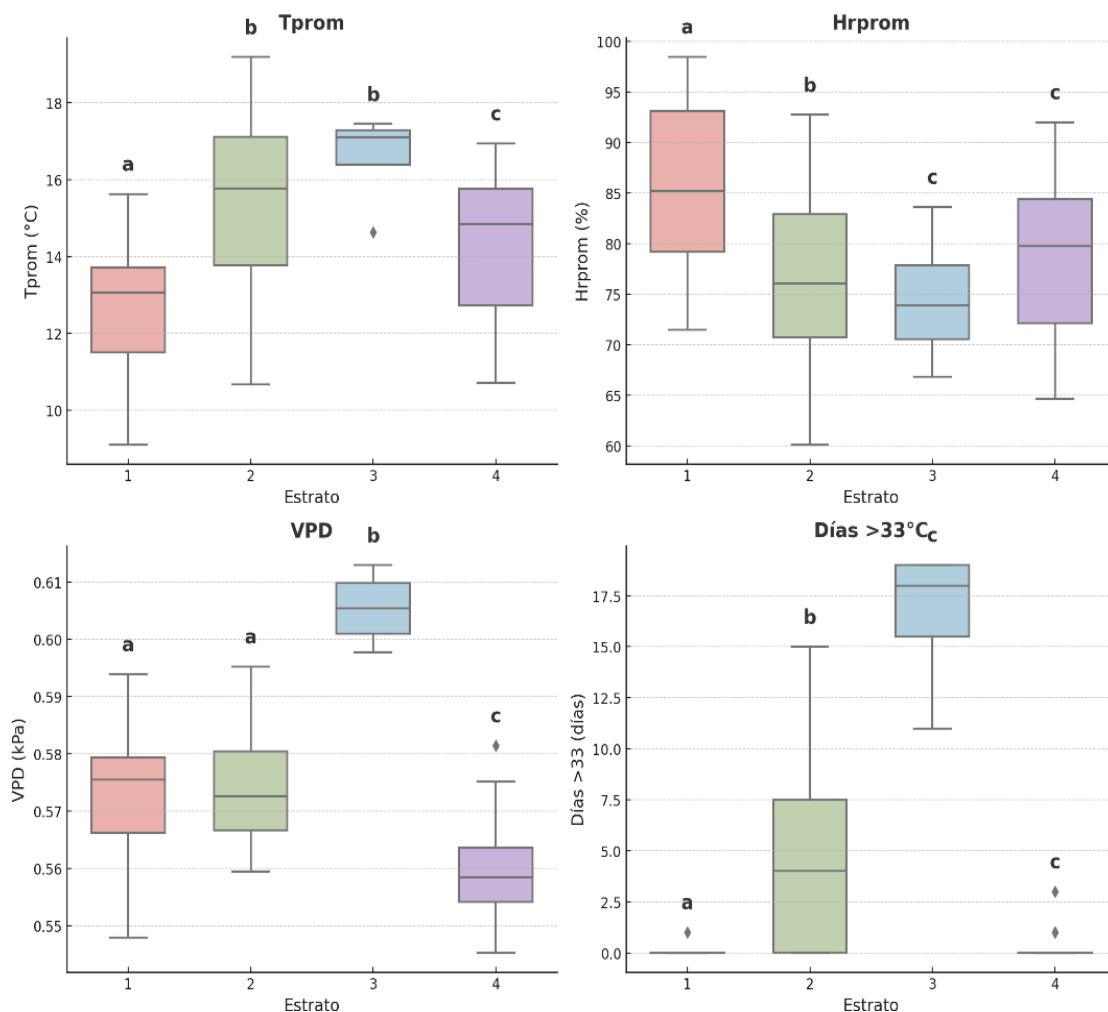


Figura 4. Variación de las condiciones microclimáticas entre estratos. Se presentan las diferencias en temperatura media (°C), humedad relativa (%), déficit de presión de vapor (kPa) y días sobre 33°C (días) entre los estratos definidos mediante análisis de conglomerados. Los valores de las variables microclimáticas corresponden a la media de los datos.

Análisis de estructura y composición

Según lo obtenido de la comparación de la Abundancia, Riqueza y Diversidad entre plántulas y árboles en los estratos microclimáticos (**Error! No se encuentra el origen de la referencia.**), en términos de abundancia total (número de individuos registrados en las parcelas de muestreo por estrato), el estrato 2 presentó la mayor cantidad de individuos en la categoría de árboles con 429 individuos y también una alta cantidad de plántulas (247). Le sigue el estrato 4, con 362 árboles y 279 plántulas, destacando también por su alta densidad en ambas categorías. En contraste, el estrato 3 mostró la menor cantidad de

árboles (122) y una abundancia intermedia de plántulas (141), mientras que el estrato 1 registró 177 árboles y 97 plántulas, situándose en una posición intermedia-baja.

En términos de riqueza específica (número de especies registradas en las parcelas de cada estrato), el estrato 2 exhibe la mayor diversidad, con 22 especies en plántulas y 18 en árboles, reflejando una comunidad más heterogénea. El estrato 4 también muestra valores elevados, con 18 especies en plántulas y 14 en árboles. En contraste, el estrato 3 presenta la menor riqueza (dos especies en ambos grupos), lo que sugiere una composición más homogénea y dominada por pocas especies.

El Índice de Shannon, que mide la diversidad considerando equidad y abundancia, es más alto en el estrato 2, tanto para plántulas (2,62) como para árboles (2,24), lo que indica una comunidad más estructuralmente diversa. El estrato 4 también presenta valores elevados en ambas categorías. En cambio, el estrato 3 tiene los valores más bajos (0,67 en plántulas y 0,17 en árboles), sugiriendo una fuerte dominancia de pocas especies. Por su parte, el estrato 1 muestra valores intermedios (1,97 en plántulas y 1,23 en árboles).

El Índice de Pielou, que evalúa la equidad en la distribución de especies (J' , valor relativo estandarizado entre 0 y 1), es mayor en el estrato 1 para plántulas (0,89) y en el estrato 2 para árboles (0,77), lo que indica una distribución más homogénea de especies en estos sitios. El estrato 3 presenta los valores más bajos en ambos grupos (0,97 en plántulas y 0,25 en árboles), reflejando la dominancia de unas pocas especies en la comunidad arbórea.

Estos resultados evidencian diferencias en la dinámica de regeneración entre los estratos. El estrato 2 muestra la mayor diversidad y equidad en la composición de especies, mientras que el estrato 3 está estructurado en función de unas pocas especies dominantes.

Adicionalmente se analizó la diversidad y equidad entre pisos vegetacionales (Apéndice II) en donde se desprende que, en el caso de las plántulas, la mayor diversidad se registró en el bosque caducifolio templado andino (*N. pumilio* – *A. araucana*) con $H' \approx 2.1$, mientras que en los árboles los valores máximos fueron menores ($H' \approx 1.6$) y más homogéneos entre pisos. En términos de equidad, las plántulas mostraron valores más altos en el bosque caducifolio templado andino (*N. pumilio* – *A. alpina*) ($J' \approx 0.95$), así como en el bosque caducifolio templado (*N. alpina* – *N. dombeyi*), donde se alcanzaron valores cercanos a $J' \approx 0.8$. En contraste, el bosque caducifolio mediterráneo (*N. obliqua* – *P. lingue*) y el matorral templado andino (*D. chacaye* – *B. empetrifolia*) presentaron los valores más bajos ($H' < 1.0$; $J' < 0.60$), evidenciando una regeneración dominada por unas pocas especies.

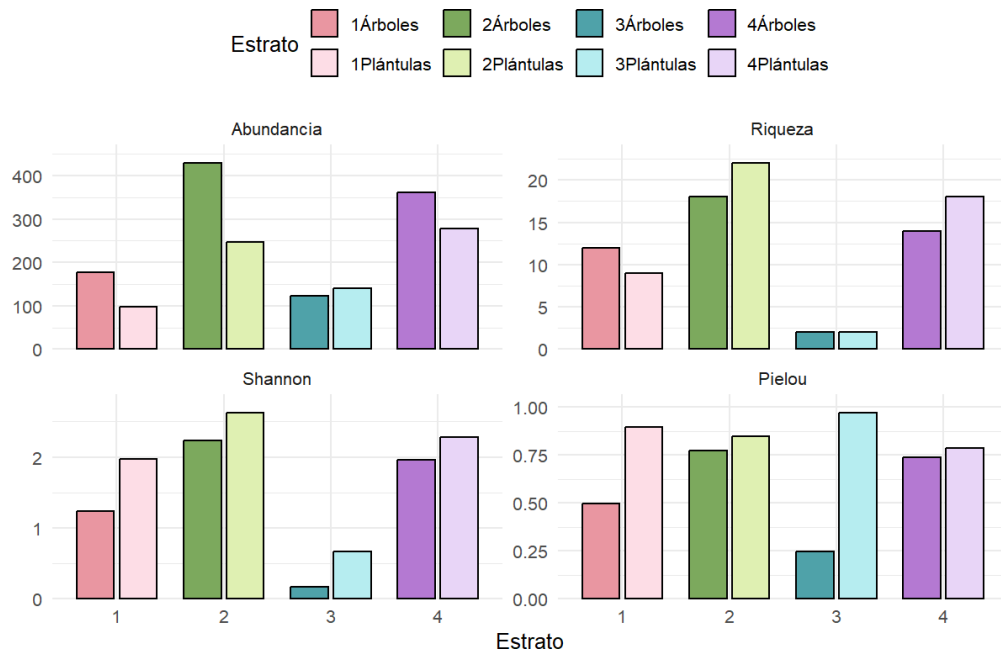


Figura 5. Abundancia total (número de individuos total por estrato), riqueza de especies (número de especies total por estrato), índice de Shannon e índice de Pielou (J' , valor relativo estandarizado entre 0 y 1) entre plántulas y árboles adultos en los cuatro estratos climáticos.

Parámetros descriptivos

El análisis de frecuencia de ocupación permitió identificar un total de 33 especies arbóreas diferentes registradas entre plántulas y árboles en las unidades de muestreo. A partir de esta riqueza, se seleccionaron como especies objetivo aquellas con mayor frecuencia de ocupación, es decir, las que se encontraron en un número relevante de parcelas tanto en regeneración como en bosque adulto. Para este estudio se definió como umbral mínimo de selección la presencia en 7 o más parcelas ($\approx 20\%$ de ocurrencia), lo que permitió priorizar a las especies más representativas. Las cuatro especies más frecuentes fueron *Araucaria araucana*, *Nothofagus pumilio*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*, las cuales mostraron una amplia distribución entre sitios y estuvieron presentes tanto en estado adulto como en regeneración, aunque con diferencias notables entre etapas. A ellas se sumaron *N. antarctica* y *N. alpina*, que también cumplieron con este criterio de frecuencia y cuya inclusión resulta especialmente relevante por su importancia ecológica y funcional en la dinámica sucesional y en la conformación de asociaciones forestales características de los bosques templados del sur de Chile.

En la Figura 6 se muestra que *A. araucana* es la especie con mayor frecuencia, registrándose en nueve parcelas tanto en la categoría de plántulas como de árboles. *N. pumilio* está presente en cinco unidades de muestreo para árboles, pero solo en cuatro para plántulas, evidenciando una diferencia en su regeneración. *N. obliqua* aparece en siete parcelas con árboles y en cuatro con plántulas, mientras que está presente en cinco parcelas con árboles y en cuatro con plántulas. Finalmente, *N. alpina* y *N. antarctica* se encuentran en cuatro parcelas con árboles y en tres con plántulas.

La Figura 6 también refleja que, en algunas parcelas o unidades de muestreo, como SierraNevada2021-07, RVidal-03 y Rucaplot-02, ciertas especies solo están representadas en la categoría de árboles, lo que indica la ausencia de plántulas en estos sitios.



Figura 6. Presencia de especies objetivo según categoría etaria en las unidades de muestreo. Diferenciando entre presencia exclusiva de árboles adultos (rojo) y presencia conjunta de árboles y plántulas (verde). Se presentan las especies con mayor frecuencia de ocupación, ordenadas en función de su presencia en plántulas. Los acrónimos corresponden a: ARAR (*Araucaria araucana*), NODO (*Nothofagus dombeyi*), NOOB (*Nothofagus obliqua*), NOPU (*Nothofagus pumilio*), NOAL (*Nothofagus alpina*) y NOAN (*Nothofagus antarctica*).

Caracterización a nivel de especie

El análisis de los parámetros estructurales de las especies objetivo (Cuadro 4) muestra que *N. pumilio* (NOPU) es la especie con mayor cantidad de individuos en la categoría de árboles (368), seguido de *N. antarctica* (146) y *N. obliqua* (119), mientras que NONE posee la menor cantidad con 45 individuos. En plántulas, *Araucaria araucana* (ARAR) presenta el mayor número de individuos (105), seguido de *N. antarctica* (97), mientras que *N. pumilio* cuenta con la cantidad más baja con 18 individuos. En cuanto a la frecuencia de ocupación, *A. araucana* y *N. dombeyi* presentan los valores más altos en árboles (47.37% y 42.11%, respectivamente), mientras que, en plántulas, *A. araucana* y mantiene la mayor frecuencia (47.37%), *N. antarctica* y *N. alpina* tienen la menor (15.79%).

En términos de abundancia relativa, *A. araucana* presenta la mayor proporción de plántulas, con un 14% del total, lo que podría indicar un mayor potencial de regeneración en comparación con las otras especies estudiadas. En la categoría de árboles, *N. pumilio* es la especie más abundante, representando el 34% de los individuos, seguida por *N. antarctica* con un 13% y *N. obliqua* con un 11%. Estos resultados evidencian diferencias en la distribución de las especies entre etapas de desarrollo, con algunas predominando en la regeneración y otras en la estructura arbórea ya establecida.

Cuadro 4. Parámetros estructurales de las seis especies más representativas en las parcelas de muestreo.

	N° Individuos Plántulas	N° Individuos Árboles	AbR Plántulas	AbR Árboles	F. O. Plántulas (%)	F. O. Árboles (%)
ARAR	105	85	13,74	7,8	47,37	47,37
NOAN	97	146	12,7	13,39	15,79	21,05
NODO	32	105	4,19	9,63	21,05	42,11
NOAL	30	45	3,93	4,13	15,79	21,05
NOOB	82	119	10,73	10,92	21,05	36,84
NOPU	18	368	2,36	33,76	21,05	26,32
Otras especies	430	267	56,28	24,5	-	-

Se presenta el número total de individuos, la frecuencia de ocupación (%) y la abundancia relativa (%) en las categorías de plántulas y árboles. La frecuencia de ocupación está expresada como el porcentaje de unidades de muestreo en las que se encuentra presente cada especie. Donde AbR: Abundancia relativa, F.O: Frecuencia de ocupación.

En cuanto a la relación entre la cantidad de plántulas y árboles adultos, ajustada según el área de muestreo para cada especie, la Figura 7 muestra que *A. araucana* presenta el valor más alto ($\approx 5,3$ plántulas por árbol adulto), seguida por *N. obliqua*, *N. alpina* y *N. antártica*, con relaciones entre 3,5 y 3,1. En contraste, *N. dombeyi* muestra una relación de $\approx 1,2$, y *N. pumilio* presenta el valor más bajo ($\approx 0,2$), indicando diferencias marcadas entre especies en cuanto a su representación en las etapas de regeneración.

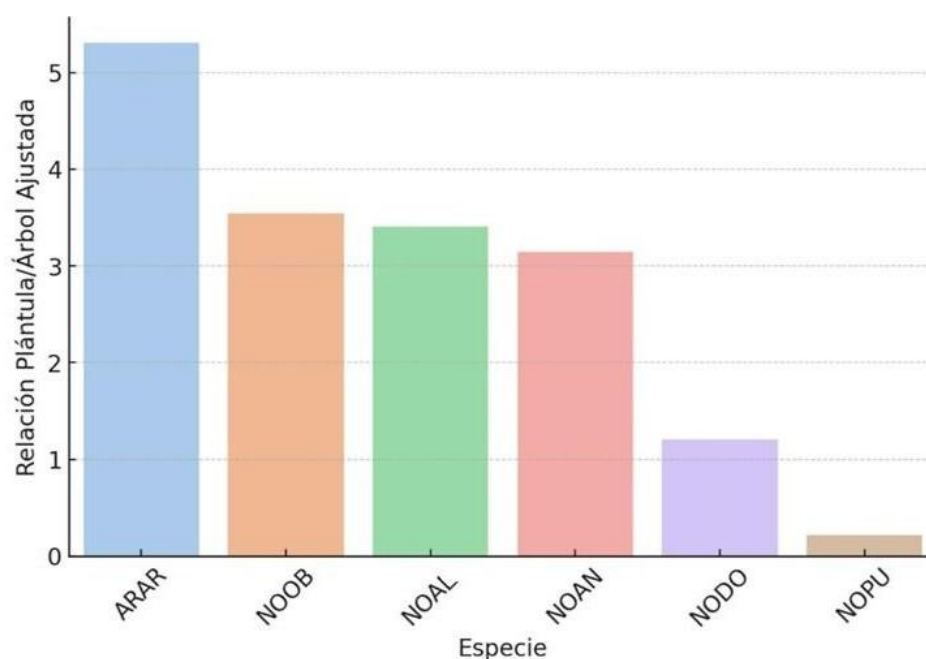


Figura 7. Relación Plántula/Árbol ajustada por área de muestreo para cada especie, ordenada en forma decreciente. Valores más altos indican mayor regeneración relativa, mientras que valores bajos sugieren menor reclutamiento de plántulas.

Análisis de correspondencia canónica

CCA Plántulas

El Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) realizado para la categoría de plántulas (Figura 8) mostró que los dos primeros ejes canónicos explicaron conjuntamente el 33,92% de la varianza total. El primer eje (CCA1) explicó el 21,76%, mientras que el segundo eje (CCA2) explicó el 12,16%, lo que indicó que existió una relación entre la distribución de las especies de plántulas y las condiciones ambientales, aunque también sugirió que otros factores pudieron influir en la regeneración.

La distribución de las especies y sitios en el *biplot* permitió identificar tres patrones principales de asociación con las variables microclimáticas:

1.- Especies preferentes de sectores con mayor humedad y menor temperatura relativa en verano:

Las especies *N. dombeyi*, *N. alpina* y *N. pumilio* se ubicaron en el extremo izquierdo del *biplot*, alejadas de las variables relacionadas con el estrés térmico, como el VPD y los días con temperaturas sobre 33 °C. Esto sugiere que su regeneración ocurre preferentemente en sitios con menor temperatura promedio y mayor humedad relativa, como los sectores de Sierra Nevada 2021-05, SendSalto-1 y RVidal-03, donde la disponibilidad hídrica y la menor exposición al calor favorecen la formación y desarrollo de las plántulas durante el verano.

2.- Especies con mayor tolerancia a condiciones cálidas y secas.

A. araucana y *N. antarctica* ocuparon una posición intermedia en el *biplot*, pero con diferencias en su relación con las variables climáticas. Por un lado *A. araucana* se encontró próxima a la temperatura promedio y días sobre 33°C, lo que sugiere que su regeneración ocurre en sitios con temperaturas elevadas durante el verano, aunque sin una fuerte vinculación al déficit hídrico. En contraste, *N. antarctica* mostró una clara alineación con los vectores de mayor estrés térmico, como el VPD y la frecuencia de días extremadamente calurosos, lo que indica una mayor tolerancia a ambientes secos y cálidos. Su presencia en sitios como Conguillío y algunos sectores de Sierra Nevada sugiere que estas condiciones favorecen su establecimiento, probablemente debido a adaptaciones fisiológicas que le permiten persistir en ambientes con baja humedad relativa durante la época estival.

3.- Especies asociadas a ambientes más húmedos y con menor estrés térmico:

N. obliqua se ubicó en una región del *biplot* alejada de las variables de estrés térmico, lo que indicó una baja dependencia de temperaturas elevadas y del déficit hídrico. Su regeneración pareció favorecida por condiciones de mayor disponibilidad de humedad y menor exposición a altas temperaturas. La cercanía de *N. obliqua* a los sitios de Las Vertientes 2022-01 y Rucaplot-07 sugirió que estas áreas presentaron características

ambientales óptimas para su establecimiento, posiblemente con mayor retención de humedad en el suelo y menor evaporación, lo que proporcionó un entorno más estable para su crecimiento.

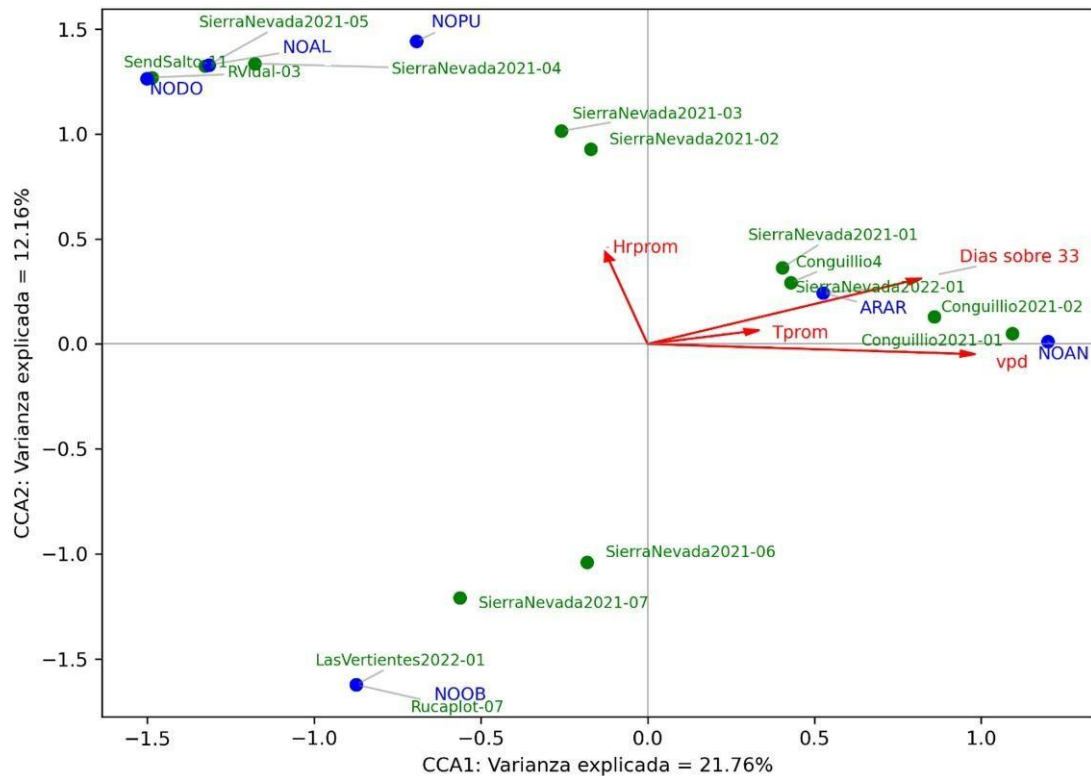


Figura 8. Diagrama de Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de Plántulas. El gráfico muestra la ordenación de regeneración de especies arbóreas a lo largo de los dos primeros ejes y su correlación con variables ambientales. Los puntos representan las unidades de muestreo y las especies están representadas por sus acrónimos. El largo de las flechas de cada variable indica su importancia, y la proximidad entre cada elemento indica su grado de correlación.

CCA Árboles

Antes de presentar el análisis, es pertinente señalar que, a diferencia de las plántulas, la asociación entre los árboles adultos y las condiciones microclimáticas actuales no necesariamente refleja los factores que influyeron en su establecimiento, sino que más bien podría representar las condiciones que favorecen su persistencia en el sitio. El Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) realizado para la categoría de árboles adultos mostró que los dos primeros ejes canónicos explicaron en conjunto el 41,58 % de la varianza total, con el primer eje (CCA1) explicando el 23,11 % y el segundo eje (CCA2) el 18,47 %. Esto sugiere que parte de la distribución actual de las especies en su etapa adulta podría estar influida por las condiciones ambientales estivales registradas durante el periodo analizado.

La distribución de las especies y sitios en el *biplot* permitió identificar cuatro patrones principales de asociación con las variables microclimáticas:

1.- Especies vinculadas a condiciones menos cálidas y con mayor humedad relativa

Las especies *N. alpina* y *N. dombeyi* se ubican en el cuadrante inferior izquierdo del biplot, en dirección opuesta a las variables de mayor estrés térmico (VPD y días >33 °C). Esta posición sugiere que estas especies podrían mantenerse o haberse establecido en sitios con condiciones relativamente más húmedas y moderadas. Se encuentran asociadas a sectores como SendSalto-11, SierraNevada2021-03, que podrían presentar condiciones con menor demanda evaporativa durante el verano.

2.- Especies que se desarrollan bajo diversas condiciones climáticas

Las especies *N. pumilio* y *A. araucana* se ubicaron en la parte superior del biplot, indicando que los árboles adultos de estas especies se encuentran en un rango más amplio de condiciones ambientales, incluyendo sectores con temperaturas moderadas a cálidas, sin estar directamente influenciadas por el déficit hídrico extremo.

N. pumilio se encontró en los sitios de Conguillío y Sierra Nevada 2021-07, lo que sugiere que su establecimiento en la etapa adulta no estuvo estrictamente ligado a ambientes fríos y húmedos, sino que pudo persistir en sitios con temperaturas más cálidas, aunque sin alcanzar los niveles de estrés térmico de *N. antarctica*. Por otro lado, *A. araucana* mostró una posición intermedia, reflejando su alta plasticidad ecológica, lo que le permitió establecerse en sitios con temperaturas moderadas y disponibilidad de agua en el aire variable, como Las Vertientes 2022-01, donde pudo haber encontrado condiciones favorables tanto en humedad como en temperatura.

3.- Especie asociada a sectores con mayor estrés térmico

N. antarctica se alineó con las variables de VPD y días sobre 33°C, lo que podría sugerir que su presencia en la etapa adulta ocurre en sectores donde el verano se caracteriza por condiciones más secas y cálidas. Esta especie se encuentra próxima a sitios como Rucaplot-07 y RVidal-03, donde las variables de VPD y temperatura sobre 33 °C muestran mayor intensidad.

4.- Especie vinculada a ambientes más estables y menos expuestos al calor extremo

N. obliqua se ubicó en la sección central inferior del biplot, alejada de las variables de estrés térmico, lo que indica una preferencia por ambientes con mayor humedad y menor exposición a temperaturas extremas. Su cercanía con los sitios Sierra Nevada 2021-05 y Las Vertientes 2022-01 sugiere que podría estar relacionada con condiciones climáticas más estables durante el verano, caracterizadas por una menor frecuencia de eventos extremos y mayor disponibilidad hídrica en el aire.

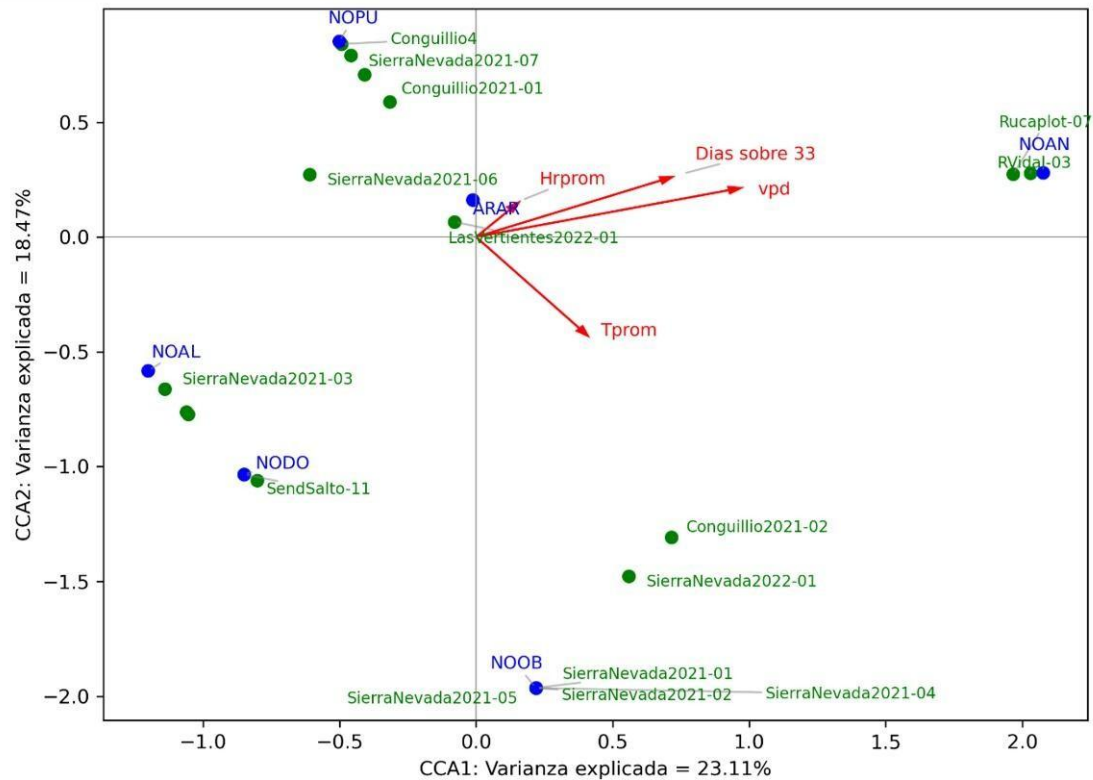


Figura 9. Diagrama de Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de Árboles.

La comparación entre el CCA de plántulas y árboles adultos sugiere que las especies no mantienen necesariamente los mismos patrones de asociación con las variables ambientales a lo largo de su ciclo de vida. Algunas especies, como *N. obliqua*, presentan una distribución relativamente consistente en ambas etapas, ubicándose alejadas de las variables de mayor estrés térmico, lo que podría indicar que tanto su establecimiento como su permanencia estarían vinculados a condiciones más húmedas y estables durante el verano. En contraste, *N. antarctica* muestra una asociación clara con condiciones más cálidas y secas en ambas categorías, lo que podría evidenciar una mayor tolerancia al estrés térmico desde etapas tempranas. *A. araucana* y *N. pumilio* se ubican en posiciones intermedias en ambos análisis, lo que sugiere una mayor flexibilidad ecológica frente a los gradientes microclimáticos. Por su parte, *N. dombeyi* y *N. alpina* tienden a alinearse con condiciones más húmedas y menos cálidas, especialmente en la etapa de regeneración, aunque en la fase adulta podrían extender su presencia a sitios con mayor variabilidad ambiental. Estos resultados destacan la importancia de considerar la etapa del ciclo de vida al evaluar la respuesta de las especies a las condiciones climáticas, y sugieren que algunas especies podrían estar más expuestas a los efectos del cambio climático que otras, dependiendo de su sensibilidad en fases específicas de su desarrollo.

DISCUSIÓN

Variables ambientales relevantes

El análisis de componentes principales evidenció que la variabilidad ambiental entre los sitios de muestreo estuvo determinada principalmente por la temperatura del aire promedio, los días con temperaturas superiores a 33 °C y el déficit de presión de vapor (VPD), todas variables con altas cargas en el primer componente (PC1). La temperatura media y los días con temperaturas extremas presentaron cargas negativas, indicando que los sitios con valores bajos en PC1 estuvieron más expuestos a condiciones cálidas y eventos térmicos intensos. Estas condiciones pueden afectar el éxito de la regeneración, ya que temperaturas elevadas sostenidas aumentan la transpiración, inducen el cierre estomático y pueden generar desecamiento foliar, afectando las etapas iniciales del proceso de regeneración (Larcher, 2003; Allen *et al.*, 2010).

El VPD, en tanto, mostró una carga positiva, indicando que valores altos de PC1 se asociaron a una mayor demanda evaporativa de la atmósfera. Esta variable ha sido ampliamente reconocida como un indicador de estrés hídrico en las plantas (Rawson *et al.*, 1977), y se ha vinculado con menor crecimiento y mayor mortalidad en ecosistemas templados y mediterráneos (Yuan, 2019). Por lo tanto, los sectores con altas temperaturas y déficit hídrico podrían representar condiciones más restrictivas para que ocurra la regeneración de especies durante el verano. Por otro lado, el segundo componente (PC2), influenciado principalmente por la humedad relativa promedio, distinguió ambientes con mayor disponibilidad hídrica en el aire. Estos sectores podrían actuar como microhábitats climáticamente más estables durante el verano, ofreciendo condiciones más favorables para la regeneración en comparación con sitios más expuestos a la demanda evaporativa (Johnstone *et al.*, 2016; Moreira *et al.*, 2020).

Estratos ambientales y aspectos generales de la regeneración

Al comparar los resultados estructurales con las condiciones microclimáticas de cada estrato, se observan patrones que sugieren una influencia directa del ambiente sobre la regeneración y la composición del bosque. El estrato 1, caracterizado por las temperaturas más bajas y la humedad relativa más alta, presentó una abundancia total menor, pero con niveles intermedios de riqueza y diversidad de especies, lo que podría estar asociado a una menor presión de estrés térmico y condiciones más estables para el desarrollo de especies menos tolerantes (Jump y Peñuelas, 2005). Las principales especies que presentaron mayor abundancia para el estrato corresponden a *N. pumilio* y *N. obliqua*. El estrato 2, con temperaturas entre 15 y 16 °C y una cantidad moderada de días sobre 33°C, concentró la mayor abundancia total, así como los valores más altos de riqueza, diversidad (Shannon) y equidad (Pielou) tanto en plántulas como en árboles. Este patrón sugiere que las condiciones térmicas y de humedad relativamente equilibradas podrían estar favoreciendo la coexistencia de múltiples especies, lo que coincide con lo reportado por Tilman *et al.* (2014), quienes destacan la relación entre heterogeneidad ambiental y diversidad ecológica. Las especies con mayor abundancia corresponden a *N. obliqua* y *N. pumilio*.

En contraste, el estrato 3, que presentó el promedio de temperatura más alto (16°C) y el mayor déficit de presión de vapor (VPD) y la mayor frecuencia de días sobre 33 °C, mostró la menor riqueza y diversidad, tanto en plántulas como en árboles. Esto puede reflejar que solo algunas especies con rasgos de tolerancia al estrés térmico logran establecerse y persistir en condiciones extremas, dando lugar a comunidades más simplificadas y dominadas (Anderegg *et al.*, 2016; Allen *et al.*, 2010). En este estrato la especie con mayor abundancia corresponde a *N. antártica*. Finalmente, el estrato 4, con temperaturas moderadas, bajo VPD y escasa ocurrencia de eventos térmicos extremos, registró una abundancia total elevada, especialmente en plántulas, lo que podría estar relacionado con una mayor disponibilidad de humedad estival y condiciones más propicias para la regeneración (Donoso, 2006a; Johnstone *et al.*, 2016). Las especies que presentaron mayor abundancia en el estrato tanto para plántulas como para árboles corresponden a *N. pumilio*, *A. punctatum* y *N. dombeyi*.

Estos resultados refuerzan la idea de que la heterogeneidad ambiental, expresada a través de gradientes microclimáticos, tiene un rol clave en la estructura y composición de las comunidades vegetales, especialmente en sistemas con alta sensibilidad al clima como los bosques templados (Lloret *et al.*, 2009; Keppel *et al.*, 2018).

Por otro lado, los resultados muestran que la regeneración natural no siempre replica la composición del dosel adulto. En los bosques caducifolios templados (*N. alpina* – *N. dombeyi*; *N. alpina* – *D. diacanthoides*) y en algunos bosques andinos, las plántulas presentaron mayor diversidad y equidad que los árboles establecidos, lo que podría anticipar procesos de recambio o mayor coexistencia de especies en etapas tempranas (Donoso, 1993; Veblen *et al.*, 1996). Este patrón es consistente con la idea de que la regeneración puede reflejar dinámicas futuras de la estructura del bosque, mientras que el dosel adulto responde a condiciones históricas de establecimiento.

En cambio, en el bosque caducifolio mediterráneo y en el matorral templado andino, tanto plántulas como árboles mostraron baja diversidad y equidad, lo que sugiere condiciones ambientales más restrictivas para la regeneración (González *et al.*, 2006; Muñoz y González, 2009). En el caso del matorral, la escasez de plántulas registradas limita la posibilidad de identificar patrones claros de dominancia, lo que podría estar asociado a la severidad de los inviernos y la corta temporada de crecimiento en altitudes elevadas (Pollmann y Hildebrand, 2005).

En general, la heterogeneidad observada concuerda con la zonación en pisos vegetacionales descrita por Luebert y Plischoff (2017), donde gradientes altitudinales y climáticos determinan la composición y la dinámica regenerativa. Asimismo, Donoso (1993) enfatiza que los procesos de regeneración en los bosques caducifolios de *Nothofagus* están fuertemente influenciados por factores de sitio como la altitud, la humedad y la exposición, además de la historia de disturbios, lo que explica las diferencias estructurales y composicionales entre formaciones. De esta forma, los resultados refuerzan que la dinámica regenerativa responde a la interacción entre microclima estival y pertenencia a un piso vegetacional, integrando tanto condicionantes bióticos como abióticos en la estructura de los bosques templados andinos.

Especies objetivo

El análisis de frecuencia de ocupación permitió identificar que *A. araucana*, *N. pumilio*, *N. obliqua* y *N. dombeyi* fueron las especies con mayor presencia en las unidades de muestreo, a las que se sumaron *N. antarctica* y *N. alpina*, seleccionadas por su relevancia ecológica y representatividad dentro de los sitios de estudio. *A. araucana* fue la especie con mayor frecuencia, registrada en 9 parcelas tanto en la categoría de árboles como 3 de

plántulas, lo que sugiere una regeneración activa y sostenida en el área de estudio. Este patrón concuerda con estudios previos que destacan su capacidad para establecerse bajo condiciones ambientales variables (González *et al.*, 2006).

En contraste, otras especies como *N. pumilio* mostraron una representación desigual entre categorías: estuvo presente como árbol en 8 parcelas, pero solo se registraron plántulas en 4. Esta diferencia podría reflejar dificultades en su regeneración, ya que se ha documentado que esta especie requiere condiciones específicas de humedad y temperatura para su establecimiento exitoso (Veblen *et al.*, 1981). De manera similar, *N. obliqua* y *N. alpina* exhibieron una mayor frecuencia en la categoría de árboles que en plántulas, lo que sugiere posibles limitaciones en su regeneración natural, asociadas a factores microclimáticos o competencia con otras especies (Donoso, 2006a).

Además, se evidenció que en 9 parcelas algunas especies únicamente se registraron en la categoría de árboles adultos, sin individuos nuevos asociados. Este patrón sugiere que, si bien dichas especies han logrado establecerse y persistir como adultos pero su regeneración no estuvo presente en los sitios de estudio. Específicamente, especies como *Nothofagus obliqua*, *N. dombeyi*, *N. pumilio* y *N. antarctica* fueron registradas exclusivamente como árboles en algunos sitios, lo que podría reflejar una interrupción en su ciclo de reclutamiento. Esta situación podría deberse a una baja disponibilidad de semillas viables, condiciones ambientales desfavorables para el establecimiento o competencia interespecífica durante las etapas iniciales del desarrollo (Puntieri *et al.*, 2014). En conjunto, estos hallazgos refuerzan la necesidad de analizar la regeneración a escala de especie y sitio, ya que la presencia de individuos adultos no garantiza necesariamente procesos de regeneración activa ni su continuidad en el tiempo.

Caracterización estructural de las especies

Los resultados del análisis estructural evidenciaron contrastes marcados entre las especies objetivo en cuanto a su representación en las categorías de plántulas y árboles adultos. *N. pumilio* fue la especie con mayor número de árboles adultos con 368 individuos, pero mostró una regeneración incipiente, con solo 18 plántulas registradas. Esta baja regeneración podría estar relacionada con su requerimiento de condiciones frías y húmedas para germinar y establecerse (Donoso, 1993), además de su conocida sensibilidad a eventos de sequía estival y estrés térmico (Veblen *et al.*, 1981).

En contraste, *A. araucana* mostró el mayor número de plántulas (105) y una alta frecuencia de ocupación tanto en regeneración como en bosque adulto (47,37%). Esta especie ha demostrado una notable plasticidad ecológica y una capacidad de regeneración activa incluso bajo condiciones de disturbio, lo que explicaría su alta representación en ambas etapas (González *et al.*, 2006; Donoso, 2013).

N. obliqua y *N. nervosa* presentaron patrones similares: ambas estuvieron más representadas en la categoría de árboles que en plántulas. En el caso de *N. nervosa*, esta situación puede deberse a su naturaleza semitolerante a la sombra y a su lenta tasa de crecimiento bajo cobertura, lo que retrasa su avance hacia etapas más maduras (Schmidt *et al.*, 1991; Donoso, 2006b). Por su parte, *N. obliqua*, como especie pionera e intolerante a la sombra, requiere claros amplios para regenerar, lo que podría explicar su baja representación en plántulas dentro de los sitios evaluados (Veblen *et al.*, 1981).

Finalmente, *N. antarctica* mostró una alta representación en árboles (146) y también en plántulas (97), aunque con menor frecuencia de ocupación. Esta especie ha sido descrita como resistente a condiciones ambientales adversas y capaz de colonizar áreas abiertas y perturbadas, lo que podría explicar su regeneración en sectores con mayor exposición solar y menor humedad (Heinemann *et al.*, 2000; Donoso, 2013).

Relación plántula/árbol y potencial de regeneración

La relación entre la cantidad de plántulas y árboles adultos ajustada por especie permite interpretar el estado regenerativo de las especies objetivo y aporta información clave sobre sus estrategias ecológicas. En este análisis, *A. araucana* presentó la relación más alta entre plántulas y árboles adultos, con aproximadamente cinco plántulas por individuo. Este resultado podría deberse a la baja capacidad de dispersión de sus semillas, ya que su gran tamaño y peso restringen su alcance y favorecen el establecimiento en las cercanías del árbol madre. Si bien esta especie suele enfrentar limitaciones para regenerar, por su sistema reproductivo dioico, la baja frecuencia de años con fructificación abundante (Tortorelli, 1942; Donoso, 2006b), y la recolección intensiva por parte de comunidades locales (Sanguinetti, 2014), la densidad de plántulas observada sugiere que en este caso particular se presentaron condiciones reproductivas y ambientales favorables que permitieron superar dichas restricciones.

Las especies *N. obliqua* y *N. nervosa* mostraron relaciones intermedias (≈ 3.5 y 3.4 , respectivamente), lo que sugiere una regeneración moderada. En el caso de *N. obliqua*, su rol como especie pionera y su baja tolerancia a la sombra podría explicar una regeneración más exitosa en sitios con mayor apertura del dosel (Donoso, 2013). *N. nervosa*, en cambio, es semitolerante a la sombra y puede establecerse bajo coberturas intermedias o en claros pequeños, lo que le permite regenerar en condiciones más protegidas (Donoso, 2006a; Schmidt *et al.*, 1991). En ambas especies, la dispersión anemócora de sus semillas facilita el alcance de micrositios adecuados para su establecimiento (Donoso, 2006a), aunque su éxito regenerativo dependerá también de las condiciones microambientales.

Por otro lado, *N. dombeyi* presentó una relación baja, con 1,2 plántulas por árbol, lo que podría reflejar dificultades en la regeneración natural. Esta especie es intolerante a la sombra (Donoso, 1993), por lo que su establecimiento puede verse limitado en sitios sin aperturas suficientes, o afectado por condiciones climáticas adversas como el aumento del déficit hídrico estival (Veblen *et al.*, 1996).

Finalmente, *N. pumilio* exhibió la menor relación de las especies objetivo lo que indica que su regeneración es escasa en proporción a su alta abundancia como adulto. Esto puede explicarse por su carácter dominante en etapas sucesionales tardías, donde suele formar bosques monoespecíficos con una dinámica de reemplazo más lenta (Rodríguez, 1990; Schmidt *et al.*, 1997). Además, su regeneración depende de condiciones frías y húmedas y puede verse restringida por el estrés térmico y la competencia intraespecífica (Donoso, 2013).

Análisis de correspondencia canónica

El análisis de correspondencia canónica (CCA) de las plántulas evidenció que la distribución de las especies objetivo se encuentra parcialmente explicada por las variables microclimáticas. Si bien los dos primeros ejes explicaron el 33.92% de la varianza, esta proporción sugiere que factores adicionales, como características edáficas o interacciones bióticas, también podrían estar influyendo en la regeneración.

El agrupamiento de *N. dombeyi*, *N. nervosa* y *N. pumilio* en el extremo izquierdo del biplot, alejado de las variables de estrés térmico, sugiere que estas especies se regeneran preferentemente en condiciones de menor temperatura y más húmedas, lo cual coincide con sus requerimientos ecológicos documentados. Estas especies son sensibles a la sequía estival y al aumento del déficit de presión de vapor (Donoso, 2013), y su regeneración

suele verse favorecida en ambientes sombreados o protegidos, con mayor retención hídrica (Veblen *et al.*, 1996).

En el caso de *A. araucana* y *N. antarctica*, su posición intermedia y cercana a variables asociadas al estrés térmico indica una mayor tolerancia a condiciones más cálidas. Mientras que *A. araucana* parece regenerar bien en sectores con temperaturas elevadas, pero sin condiciones marcadas de sequedad. Mientras que, *N. antarctica* se asocia con ambientes más secos y con mayor demanda evaporativa. Esta última ha sido descrita como una especie resistente a condiciones extremas, capaz de colonizar zonas expuestas o de menor cobertura vegetal (Heinemann *et al.*, 2000; Donoso, 2013), lo que explicaría su presencia en sitios cálidos y con bajo contenido de humedad ambiental.

Finalmente, *N. obliqua* se ubicó en una zona del biplot alejada de las variables de temperatura y VPD, lo que sugiere una preferencia por ambientes más húmedos y protegidos. Esta especie requiere de claros amplios para regenerar con éxito, pero también se beneficia de cierta disponibilidad hídrica durante las etapas iniciales de establecimiento (Donoso, 2006b).

El análisis de correspondencia canónica (CCA) aplicado a la categoría de árboles adultos mostró que su distribución a lo largo del paisaje se relaciona parcialmente con las condiciones microclimáticas del verano correspondiente al periodo analizado. Aunque los primeros dos ejes explicaron un 41.58% de la varianza total, los patrones observados evidencian cómo ciertas especies adultas se mantienen en zonas con distintas condiciones estivales, lo que podría reflejar tanto su tolerancia ecológica como las condiciones bajo las cuales se establecieron en etapas anteriores.

N. nervosa y *N. dombeyi* se ubicaron alejadas de las variables asociadas al estrés térmico, lo que sugiere una persistencia en sitios con mayor humedad relativa y temperaturas estivales más moderadas. Esta preferencia por ambientes menos extremos ha sido documentada previamente (Donoso, 2006b), y podría explicar su baja presencia en zonas más cálidas y secas durante el verano. Por otro lado, *N. antarctica* se alineó con variables de alta demanda evaporativa, como el VPD y los días sobre 33 °C, lo que sugiere una mayor tolerancia a condiciones secas y calurosas durante la temporada estival (Heinemann *et al.*, 2000).

A. araucana y *N. pumilio* se ubicaron en una zona intermedia del biplot, sin una asociación marcada con las variables climáticas, lo que podría reflejar una mayor amplitud ecológica. En el caso de *A. araucana*, estudios previos destacan su capacidad de adaptarse a distintos regímenes térmicos y de humedad (González *et al.*, 2006). En contraste, aunque *N. pumilio* se distribuye en sitios más cálidos dentro del análisis, su escasa regeneración podría indicar que las condiciones estivales recientes no favorecen el reclutamiento de nuevos individuos (Veblen *et al.*, 1996).

Finalmente, *N. obliqua* se ubicó en la parte del gráfico opuesta a las variables de estrés térmico, lo que sugiere una preferencia por sitios más templados y húmedos durante el verano. A pesar de ser una especie pionera e intolerante a la sombra (Donoso, 1993), su presencia en estos sectores podría estar asociada a dinámicas pasadas de apertura del dosel seguidas por condiciones favorables para su establecimiento.

La comparación entre el análisis de correspondencia canónica de plántulas y árboles adultos reveló patrones en común, pero también importantes diferencias que reflejan tanto las respuestas inmediatas como acumuladas de las especies a las condiciones ambientales estivales. Algunas especies, como *N. dombeyi* y *N. nervosa*, se ubicaron en sectores alejados de las variables de estrés térmico en ambos grupos, lo que sugiere una preferencia consistente por sitios con mayor humedad y temperaturas más moderadas, especialmente durante el verano. Este patrón podría deberse a su menor tolerancia a condiciones secas

o calurosas, tanto en etapas iniciales de regeneración como en la etapa adulta.

En contraste, *N. antarctica* mostró una fuerte asociación con ambientes más cálidos y secos en ambas categorías, destacando su capacidad para establecerse y persistir bajo condiciones estivales con mayor temperatura y menos humedad, lo que ha sido reportado previamente en su ecología (Heinemann *et al.*, 2000). Esta consistencia sugiere una tolerancia inherente que le permite ocupar nichos menos accesibles para otras especies.

Otras especies evidenciaron diferencias entre etapas. *A. araucana*, por ejemplo, mostró una regeneración activa cercana a sitios con mayor temperatura promedio, pero su presencia adulta se distribuyó de forma más amplia, lo que puede reflejar una plasticidad ecológica o un historial de establecimiento bajo condiciones diferentes a las actuales (González *et al.*, 2018). En el caso de *N. pumilio*, su ubicación en sitios relativamente cálidos como adulto, junto a su escasa representación en plántulas, podría indicar que las condiciones estivales del periodo evaluado no favorecieron su regeneración, a pesar de su presencia histórica en el lugar.

Es importante considerar que el microclima de un bosque no depende únicamente de las condiciones ambientales externas, sino que también está fuertemente influido por la composición de especies y la estructura del dosel. La presencia o ausencia de ciertas especies puede modificar significativamente la radiación, la humedad y la temperatura al interior del bosque, generando variaciones microclimáticas locales que impactan directamente en la regeneración. Asimismo, estas condiciones se encuentran moduladas por el mesoclima en que se desarrolla el bosque, lo que introduce gradientes a escala de paisaje que se suman a la heterogeneidad interna. En este sentido, el microclima resulta de la interacción entre factores bióticos y abióticos, lo que refuerza la necesidad de integrar la estructura del bosque en el análisis de la regeneración natural (Donoso, Promis y Coopman, 2014).

CONCLUSIONES

La presente investigación analizó la variación de la regeneración natural de especies arbóreas en la Región de La Araucanía, bajo un enfoque centrado en las condiciones microclimáticas del verano 2021-2022. A partir de este análisis, se concluye que la regeneración no ocurre de manera homogénea en el paisaje, sino que está influenciada por gradientes microclimáticos vinculados a la temperatura promedio, la humedad relativa, el déficit de presión de vapor (VPD) y la ocurrencia de eventos térmicos extremos. Estas variables resultaron clave en la delimitación de cuatro estratos ambientales que agrupan unidades de muestreo con condiciones climáticas contrastantes durante la época estival.

En conjunto, la regeneración natural no solo responde a las condiciones microclimáticas estivales, sino también a la pertenencia de cada sitio a un piso vegetacional determinado. Este doble enfoque, climático y biogeográfico, permite comprender con mayor precisión la dinámica regenerativa en los bosques templados del sur de Chile.

Respecto al primer objetivo específico, se caracterizó la variabilidad microclimática entre sitios, observándose que el déficit de presión de vapor y la temperatura promedio explican gran parte de la varianza ambiental registrada. Estas condiciones se expresan principalmente en los estratos 1 y 3, con diferencias marcadas en términos de humedad relativa y estrés térmico. Esta segmentación ambiental resulta clave para comprender los patrones de regeneración en el área de estudio.

En relación con el segundo objetivo, se identificaron diferencias estructurales y composicionales entre los estratos, tanto en la categoría de plántulas como en árboles adultos. El estrato 2, caracterizado por temperaturas más moderadas y mayor humedad, presentó los mayores niveles de diversidad y equidad en regeneración, mientras que el estrato 3, con condiciones más secas y cálidas, mostró baja riqueza y dominancia de unas pocas especies adaptadas al estrés. Estos resultados reflejan cómo las condiciones estivales pueden limitar o favorecer la regeneración según las adaptaciones funcionales de cada especie.

Finalmente, al vincular la regeneración con las condiciones ambientales (tercer objetivo específico), se observó que especies como *N. dombeyi* y *N. nervosa* se asocian a sitios con menores temperaturas y más húmedas, mientras que *N. antarctica* muestra mayor tolerancia a ambientes secos y calurosos. *A. araucana* destaca por su alta representación en ambas etapas de desarrollo, lo que podría reflejar una mayor plasticidad ecológica. Por su parte, *N. pumilio* presentó una regeneración escasa pese a su alta abundancia como árbol adulto, lo que sugiere posibles limitaciones asociadas a las condiciones del verano analizado.

En conjunto, estos hallazgos reafirman la relevancia de los factores microclimáticos en la regeneración natural de los bosques templados del sur de Chile, especialmente en un contexto de aumento de eventos extremos por cambio climático. Los resultados aportan evidencia que puede ser útil para orientar esfuerzos de conservación y manejo, y subrayan la importancia de considerar el componente ambiental estacional como un determinante clave en los procesos de regeneración.

BIBLIOGRAFÍA

- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., y Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660–684. Recuperado de: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Anderegg, W. R. L., Flint, A., Huang, C. Y., Flint, L., Berry, J. A., Davis, F. W., y Field, C. B. (2016). Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nature Geoscience*, 9(5), 373–377. doi: <https://doi.org/10.1038/ngeo2697>
- Armesto, J.J., Rozzi, R., Smith-Ramirez, C. y Kalin, M. (1998). Effective conservation targets in South American temperate forests. *Science* 282, 271–272.
- Barnes, B. V., Zak, D. R., Denton, S. R., y Spurr, S. H. (1998). *Forest ecology*. John Wiley y Sons.
- Barnett, J.P. y Baker, J.B. (1991). Regeneration Methods. In: Duryea, M.L., Dougherty, P.M. (eds) *Forest Regeneration Manual. Forestry Sciences* (36). Springer, Dordrecht. doi: https://doi.org/10.1007/978-94-011-3800-0_3.
- Bergh, S., y Promis, Á. (2011). *Conservación de los bosques nativos de Chile*. Learning for Nature/GEF-UNDP.
- Biblioteca del Congreso Nacional de Chile. (s.f.). *Clima y vegetación Región del Maule*. Santiago, Chile.
- Charrad, M., Ghazzali, N., Boiteau, V. y Niknafs, A. (2014). NbClust: un paquete de R para determinar el número relevante de clústeres en un conjunto de datos. *Revista de software estadístico*, 61, 1–36.
- Cóbar-Carranza, A. J., García, R. A., Pauchard, A., y Peña, E. (2015). Efecto de la alta temperatura en la germinación y supervivencia de semillas de la especie invasora *Pinus contorta* y dos especies nativas del sur de Chile. *Bosque*, 36(1), 53–60. doi: <https://doi.org/10.4067/S0717-92002015000100006>
- Corporación Nacional Forestal (CONAF). (1998). Documento de trabajo N° 295: Plan de Manejo Reserva Nacional Altos de Lircay. Unidad de gestión silvestre, Ministerio de Agricultura.
- Corporación Nacional Forestal (CONAF). (2017). Superficies de uso de suelo regional.
- Cruz-Cárdenas, G., López-Mata, L., Villaseñor, J., y Ortiz, E. (2014). Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 189–199.
- Cunningham, S. C., y Read, J. (2006). *Foliar temperature tolerance of temperate and tropical rainforest trees of Australia*. *Tree Physiology*, 26(11), 1435–1443. doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/26.11.1435>
- Daly, A. J., Baetens, J. M., y De Baets, B. (2018). Ecological diversity: measuring the unmeasurable. *Mathematics*, 6(7), 119.
- Donoso, C. (1982). Reseña ecológica de los bosques mediterráneos de Chile. *Bosques*, 4(2), 117–146.
- Donoso, C. (1993). *Bosques templados de Chile y Argentina: variación dinámica y estructura*. Santiago: Editorial Universitaria.
- Donoso, C. (2006a). *Ecología forestal: El bosque y su medio ambiente*. Editorial Universitaria.
- Donoso, C. (2006b). *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: autoecología*. Marisa Cuneo, ediciones

- Donoso, C. (2008). Bosques templados de Chile y Argentina: Variabilidad, estructura y dinámica. Universitaria.
- Donoso, C., Promis, Á., & Coopman, R. E. (2014). *El clima*. En C. Donoso, M. E. González & A. Lara (Eds.), *Ecología forestal: Bases para el manejo sustentable y conservación de los bosques nativos de Chile* (pp. 25-131). Valdivia, Chile: Ediciones Universidad Austral de Chile.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2020). *Global Forest Resources Assessment 2020: Key findings*.
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Van Pelt, R., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., Lindenmayer, D. B., Harmon, M. E., Keeton, W. S., Shaw, D. C., Bible, K., y Chen, J. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155(1-3), 399-423. doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00575-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00575-8)
- Gipoulou, L. (2018). Drought-induced tree mortality in Mediterranean ecosystems. *Journal of Ecology*, 106(2), 423-435. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12930>
- González, M. E., Cortés, M., Izquierdo, F., Gallo, L., Echeverría, C., Bekkesy, S., ... y Donoso, C. (2006). Araucaria araucana. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Valdivia, Chile. Marisa Cuneo Ediciones.
- González, M., Lara, A., Urrutia, R., y Bosnich, J. (2006). Cambio en la cobertura de bosque nativo en la ecorregión de los bosques valdivianos templados lluviosos 1975-2000. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79, 635-647.
- González, M. E., Veblen, T. T., y Sibold, J. S. (2006). Fire history of Araucaria-Nothofagus forests in Villarrica National Park, Chile. *Journal of Forest Research*, 11, 329-336.
- González, M., Amoroso, M., Lara, A., Veblen, T., Donoso, C., Kitzberger, T., ... Promis, A. (2014). Ecología de Disturbios y su Influencia en los bosques templados de Chile y Argentina.
- Heinemann, K. Kitzberger, T. y Veblen, T. (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(1), 25-31.
- IPCC, 2023: Cambio climático 2023: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de Trabajo I, II y III al Sexto Informe de Evaluación del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático [Equipo de redacción principal, H. Lee y J. Romero (eds.)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 35-115, doi: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647
- Johnstone, J. F., Allen, C. D., Franklin, J. F., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, P. E., ... y Turner, M. G. (2016). Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(7), 369-378. doi: <https://doi.org/10.1002/fee.1311>
- Jump, A. S., y Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010-1020. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>
- Kassambara, A., y Mundt, F. (2020). Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R Package Version 1.0.7.
- Kent, M. (2012). Vegetation Description and Data Analysis: A Practical Approach. Oxford, UK: Wiley-Blackwell: Second Edition.
- Keppel, G., Mokany, K., Wardell-Johnson, G. W., Phillips, B. L., Welbergen, J. A., y Reside, A. E. (2018). The capacity of refugia for conservation planning under

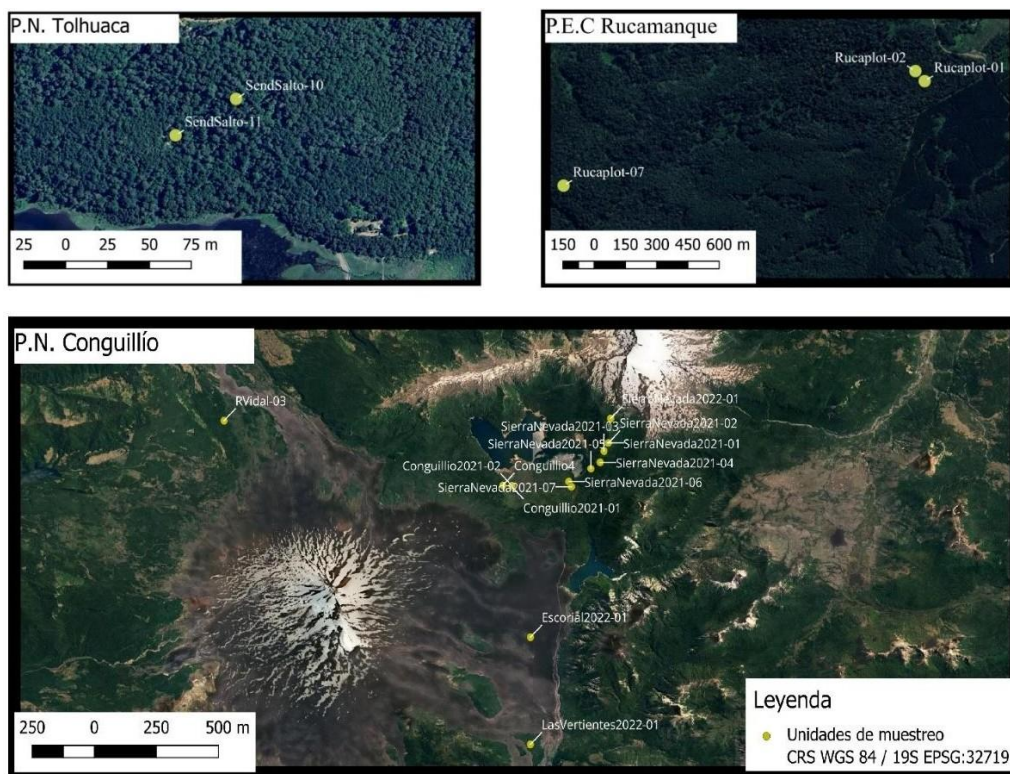
- climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16(5), 276-283. doi: <https://doi.org/10.1002/fee.1822>
- Lara, A., Amoroso, M., Bannister, J., Donoso, C., González, M., Vargas, R., Gutiérrez, A. (2014). Sucesión y Dinámica de Bosques Templados en Chile en C. Donoso (Ed.), *Ecología Forestal*. Ediciones Uach.
- Larcher, W. (2003). *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups* (4^a ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. doi: <https://doi.org/10.1007/978-3-662-05214-3>
- Lloret, F., Peñuelas, J., y Estiarte, M. (2009). Climate change, fire regime, and vegetation dynamics in Mediterranean forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 499-510. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.021>
- Luebert, F., y Pliscoff, P. (2017). Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Santiago, Chile: Editorial Universitaria: 2da edición.
- Magurran, A.E. (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement*. Springer Dordrecht. doi: <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>
- Menezes-Silva, P.E., Loram-Loruenço, L., Ferreira, R., Ferreira, L., da Silva, S. y Santos, F. (2019). Different ways to die in a changing world: Consequences of climate change for tree species performance and survival through an ecophysiological perspective. *Ecology and Evolution* 9(20). doi: <https://doi.org/10.1002/ece3.5663>
- Moreira, F., Ascoli, D., Safford, H., Adams, M. A., Moreno, J. M., Rigolot, E., ... y Vallejo, V. R. (2020). Wildfire management in Mediterranean-type regions: Paradigm change needed. *Environmental Research Letters*, 15(1), 011001. doi: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab541e>
- Muñoz, A. A., y González, M. E. (2009). Regeneration dynamics of *Nothofagus pumilio* in the Chilean Andes: Stand and landscape scale. *Ecological Research*, 24, 471–480.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G. y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858. doi: <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO]. (2021). Evaluación de los recursos forestales mundiales 2020 – Informe principal. <https://doi.org/10.4060/ca9825es>
- Otavo, S. y Echeverría, C. (2017). Fragmentación progresiva y pérdida de hábitat de bosques naturales en uno de los *hotspot* mundiales de biodiversidad. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88(4): 924-935.
- Palma, J. (2007). Reconstrucción de la historia de incendios en bosques de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst y *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. Et Mil. en el Parque Nacional Tolhuaca. Valdivia, Chile: Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile.
- Pollmann, W., y Hildebrand, R. (2005). Regeneration dynamics of *Nothofagus pumilio* forests along a precipitation gradient in the South–Central Andes of Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78, 65–82.
- Puntieri, J.G., Gatica, N. y Grosfeld, J.E. (2014). Flower removal increases rhizome mass in natural populations of *Alstroemeria aurea* (Alstroemeriaceae). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 209(7), 332-339. doi: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.03.008>
- QGIS Project. (2020). QGIS 3.10 User Guide.
- R Studio Team. (2021). R Studio version 4.1.2.

- Read, J. (1990). Some Effects of Acclimation Temperature on Net Photosynthesis in Some Tropical and Extra-Tropical Australasian Nothofagus Species. *Journal of Ecology*, 78(1), 100-112. doi: <https://doi.org/10.2307/2261039>
- Sanguinetti, J. (2014). Producción de semillas de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch durante 15 años en diferentes poblaciones del Parque Nacional Lanín (Neuquén-Argentina). *Ecología Austral*, 24:265-275. doi: <https://doi.org/10.25260/EA.14.24.3.0.3>
- Santelices-Moya, R., González, M., Acevedo, M., Cartes, E., y Cabrera-Ariza, A. (2022). Effect of Temperature on the Germination of Five Coastal Provenances of *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser, the Most Representative Species of the Mediterranean Forests of South America. *11*(297), 1-9.
- Scharnweber, T., Manthey, M., y Wilmking, M. (2011). Differential climate sensitivity of tree growth in temperate forest stands. *Ecological Applications*, 21(6), 1630-1641. doi: <https://doi.org/10.1890/10-2047.1>
- Schmidt, C., Gómez, M., y Donoso, C. (1991). Estructura y dinámica de bosques templados andinos en Chile y Argentina. In C. Donoso (Ed.), *Bosques templados de Chile y Argentina: Variación, estructura y dinámica* (pp. 384–404). Santiago: Editorial Universitaria.
- Serrada, R. (2003). Regeneración natural: situaciones, concepto, factores y evaluación. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 15, 11-15.
- Smith, C. (1998). *El uso del bosque nativo por comunidades indígenas: beneficios de reservas extractivas abiertas al turismo*. Colegio de Antropólogos de Chile, III Congreso Chileno de Antropología, Temuco.
- Sommerfeld, A., Senf, C., Buma, B., D'Amato, A., Després, T., Díaz-Hormazábal, I., . . . Seidl, R. (2018). Patterns and drivers of recent disturbances across the temperate forest biome. *Nature Communications*.
- Ter Braak, C. J. F. (1986). Canonical Correspondence Analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5), 1167–1179. doi: <https://doi.org/10.2307/1938672>
- Tilman, D., Reich, P. B., y Isbell, F. (2014). Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(45), 15125-15130. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1409115111>
- Tortorelli, L. (1942). La explotación racional de los bosques de *Araucaria* de Neuquén, su importancia económica. Escuela de Estudios Argentinos.
- Universidad de la Frontera (mayo de 2025). Parque ecológico y cultural Rucamanque. Recuperado de: <https://parquerucamanque.ufro.cl/>
- Veblen, T., Donoso, C., M. Schlegel, F., y Escobar, B. (1981). Forest Dynamics in South-Central Chile. *Journal of Biogeography*, 8(3), 211-247.
- Veblen, T. T., Hill, R. S., y Read, J. (1996). *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*. Yale University Press.
- Williams, A. P., Allen, C. D., Macalady, A. K., Griffin, D., Woodhouse, C. A., Meko, D. M., ... y McDowell, N. G. (2013). Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, 3(3), 292–297. doi: <https://doi.org/10.1038/nclimate1693>
- Yuan, W. (2019). Vapor Pressure Deficit and its Implications for Plant Growth. *Agricultural and Forest Meteorology*, 271, 19-29. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.02.018>

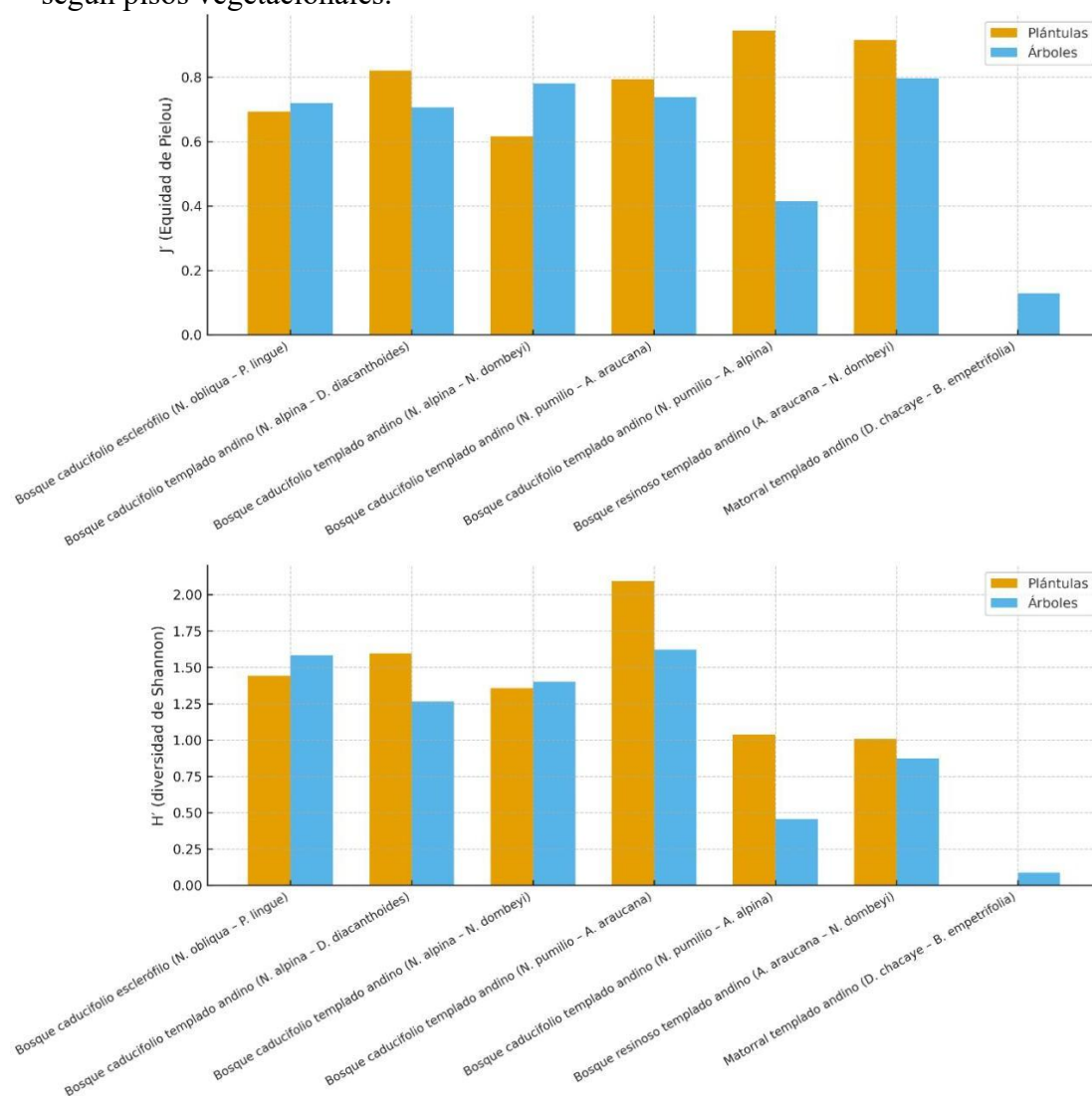
- Yuan, W., Zheng, Y., Piao, S., Ciais, P., Lombardozzi, D., Wang, Y., ... Myneni, R. B. (2019). Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth. *Science Advances*, 5(8). doi: <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax1396>
- Bergh, S., y Promis, Á. (2011). *Conservación de los bosques nativos de Chile*. Learning for Nature/GEF-UNDP.

APÉNDICE

Apéndice I. Ubicación de unidades de muestreo por sector.



Apéndice II. Índices de diversidad (Shannon) y equidad (Pielou) en plántulas y árboles según pisos vegetacionales.



Apéndice III. Unidades de muestreo con su clasificación en pisos vegetacionales y estratos

Unidad de muestreo	Piso vegetacional	Estrato
Conguillio2021-01	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus pumilio - Araucaria araucana	3
Conguillio2021-02	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus pumilio - Araucaria araucana	3
Conguillio4	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus pumilio - Araucaria araucana	2
Escorial2022-01	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus pumilio - Araucaria araucana	2
LasVertientes2022-01	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus alpina - Dasyphyllum diacanthoides	2
Rucaplot-01	Bosque caducifolio mediterráneo de Nothofagus obliqua - Persea lingue	4
Rucaplot-02	Bosque caducifolio mediterráneo de Nothofagus obliqua - Persea lingue	1
Rucaplot-07	Bosque caducifolio mediterráneo de Nothofagus obliqua - Persea lingue	4
RVidal-03	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus pumilio - Araucaria araucana	4
SendSalto-10	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus alpina - N. dombeyi	4
SendSalto-11	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus alpina - N. dombeyi	2
SierraNevada2021-01	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus pumilio / Azara alpina	4
SierraNevada2021-02	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus pumilio / Azara alpina	2
SierraNevada2021-03	Bosque resinoso templado andino de Araucaria araucana - Nothofagus dombeyi	2
SierraNevada2021-04	Bosque resinoso templado andino de Araucaria araucana - Nothofagus dombeyi	1
SierraNevada2021-05	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus pumilio - Araucaria araucana	4
SierraNevada2021-06	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus pumilio - Araucaria araucana	1
SierraNevada2021-07	Bosque caducifolio templado andino de Nothofagus pumilio - Araucaria araucana	2
SierraNevada2022-01	Matorral bajo templado andino de Discaria chacaye / Berberis empetrifolia	1