

frecuente que parte de esas áreas sea cubierta rápidamente por especies del género *Chusquea*, bambúcea que se reproduce rápidamente desde los rizomas que quedaron en la superficie del suelo. Las formas de reproducción vegetativa que presentan las plantas como estrategias para establecerse en áreas abiertas las describen Spurr y Barnes (1980, pág. 77).

Si no quedan tocones, raíces o rizomas en el área, la revegetación de ella dependerá de la reproducción sexual de las especies, es decir, de las semillas disponibles. Una de las primeras fuentes de semilla con que generalmente cuenta un área abierta la suministran las semillas vivas latentes de muchas especies que permanecen, a veces en grandes cantidades y por muchos años, en el piso del bosque. Cuando se tala un rodal es común que aparezcan espontáneamente especies que no estaban en él o que eran muy escasas. Estas especies tienen su origen en semillas que se encontraban en el suelo y que no habían germinado porque las condiciones medioambientales no lo permitían (Oosting y Humphreys, 1940).

Sin embargo, si no han quedado tocones o raíces que permitan una reproducción vegetativa fuerte, la composición de especies y desarrollo de la comunidad en el área disponible dependerá de los otros factores relacionados con las especies de los bosques cercanos y la topografía y medio ambiente del área. En primer lugar, tendrán mayor probabilidad de acceder al área aquellas especies que estén próximas y en los bosques aledaños, pero además esas especies deberán tener un estado de maduración (edad o desarrollo reproductivo) y una altura que les permita producir semillas y llegar al área con ellas. Si estas condiciones son suficientes será importante el mecanismo de dispersión de las semillas; especies con semillas livianas o con mecanismos de dispersión anemófila tendrán alta probabilidad de acceder hasta los puntos más distantes del área abierta; mientras que semillas pesadas no tendrán capacidad de caer más allá de la periferia de las copas de los árboles, salvo que se ubiquen en las partes altas o medias de las laderas, en cuyo caso se concentrarán en las áreas bajas o en terrazas o pequeñas hondonadas a lo largo de la pendiente, pero en ningún caso, incluso cuando son dispersadas por aves, cubrirán homogéneamente el área. Finalmente, si todos los factores señalados son favorables para la ocupación del hábitat por una especie determinada, el momento debe coincidir con una producción abundante de semillas, lo que no ocurre permanentemente en muchas especies forestales que tienen ciclos con años de alta o buena producción, otros con producción mediana y algunos, en muchas especies, con producción nula o muy escasa.

El hecho que tengan que conjugarse todos estos factores o, al menos, la mayor parte de ellos para que un hábitat sea ocupado por una o algunas especies, determina que el factor azar sea muy importante y explica parte de la gran variación que es posible encontrar en las diferentes etapas del desarrollo de las comunidades en hábitat similares. En términos generales, puede afirmarse entonces que el proceso de desarrollo de una comunidad forestal no está predeterminado.

4. Capacidad competitiva

Es evidente que la mayor o menor facilidad o probabilidad que tienen las especies para acceder a un hábitat determinado depende también, en gran parte, de las propiedades ecológicas de las especies, como lo son muchas de las mencionadas en el título precedente. Sin embargo, una vez que la o las especies de la flora de un área han accedido a ella mediante sus capacidades reproductivas o de dispersión de semillas y se han establecido en ese hábitat, se hacen importantes otras capacidades o propiedades ecológicas de las especies que le

suministran capacidad para competir entre ellas y, por lo tanto, para crecer, madurar y dominar en el hábitat.

Efectivamente, no sólo una, sino que generalmente varias o muchas especies pueden alcanzar un hábitat determinado y muchas de ellas pueden ser capaces de crecer en él. La competencia entre esas especies será el fenómeno que, a partir de ese momento, determinará la composición de la comunidad y los eventuales cambios que experimentará a lo largo del tiempo. Una vez que las especies acceden a un hábitat, se enfrentarán con las condiciones medioambientales propias de él, particularmente del clima, del suelo y, frecuentemente, de organismos predadores, específicamente de animales herbívoros. Esta situación podrá persistir en forma indefinida en medio ambientes muy rigurosos o donde la presencia de ganado impide el desarrollo de más o nuevos individuos. Sin embargo, si las condiciones son normales el número de individuos aumenta cada vez más y se hace presente la competencia entre ellos.

La competencia se produce cuando un recurso, sea éste materia o energía, se hace escaso para satisfacer las necesidades de crecimiento o desarrollo máximo de dos o más especies que crecen en un hábitat determinado. La competencia puede producirse entre los individuos de una misma especie (competencia intraespecífica) o entre individuos de distintas especies (competencia interespecífica). Se sabe, desde los tiempos de Darwin, que mientras más parecidos son los requerimientos de dos individuos más intensa es la competencia entre ellos; esto señala que la competencia intraespecífica es más fuerte que la interespecífica (Daubenmire, 1974). La competencia entre las plantas se produce esencialmente por luz, agua y nutrientes. Sin embargo, algunos autores agregan algunos otros factores, por los que sin duda también compiten las plantas, pero que o pueden ser incluidos en alguno de los tres mencionados o son específicos para algunas situaciones o algunas especies. Daubenmire (1974) agrega a los factores luz, agua y nutrientes, el calor, el anhídrido o dióxido de carbono, el oxígeno y el espacio.

Desde el momento en que germinan las semillas de una cantidad de plantas en un hábitat, se inicia la competencia. En ese momento tienen ventajas competitivas las especies o individuos que crecen más rápido; ellos producen sombra que puede afectar a ciertos individuos que requieren luz, lo que les da mayor ventaja aún. Pero, al mismo tiempo adquieren ventajas las especies tolerantes a la sombra. En la medida que los individuos del bosque crecen, se produce una competencia progresiva por espacio de crecimiento, que en el fondo es competencia por los factores esenciales: luz, agua y nutrientes. En esta lucha algunos individuos ganan más espacio, otros lo mantienen y una gran parte va perdiendo cada vez más espacio hasta llegar a la condición de supresión o muerte (Spurr y Barnes, 1980). En los rodales coetáneos, la competencia por los recursos puede ser muy fuerte, dependiendo del número de árboles por hectárea y la competencia radicular puede ser especialmente fuerte. Con el tiempo se producirá una diferenciación de clases de copa. En la medida en que las plantas crecen en un bosque, la competencia entre ellas determinará una estructura vertical que es especialmente bien desarrollada en los rodales multietáneos, los que por naturaleza son multiestratificados, presentando estratos de árboles dominantes, varios estratos de especies de menor tamaño o de individuos jóvenes de los dominantes, estratos de arbustos de diferentes tamaños, estratos de hierbas y helechos y, finalmente, un piso de musgos. Los bosques del tipo forestal siempreverde del sur de Chile, así como los bosques tropicales, son característicamente de este tipo.

La competencia y el desarrollo de una estructura vertical implican naturalmente mortalidad de una gran cantidad de individuos de los diferentes doseles. Los individuos que mueren son generalmente los competidores no exitosos, los cuales van gradualmente

perdiendo su vigor en la medida que otros individuos los aventajan en la obtención de recursos, hasta que finalmente mueren. La muerte puede ser el resultado de muchas causas, entre ellas, falta de luz y por consiguiente una tasa de fotosíntesis inadecuada para crecer y sobrevivir, humedad disponible del suelo insuficiente, extremos en los factores del clima, como veranos muy cálidos, estaciones de crecimiento vegetativo muy secas, heladas fuera de estación, inviernos muy fríos y, finalmente, ataques de insectos o de hongos o bacterias, que se producen especialmente cuando las plantas se han debilitado. En general, la causa de muerte es una combinación de los factores señalados.

La observación de plantas de una especie creciendo cultivadas en áreas muy distantes de su hábitat natural permite percatarse que muchas de ellas crecen en condiciones de cultivo mejor que en los hábitat naturales, logrando su máximo desarrollo. Esto está indicando que esas plantas no están obteniendo un abastecimiento fisiológicamente óptimo de los recursos del medio ambiente en su hábitat natural (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). ¿Pero, por qué esas especies no están creciendo justamente donde están las condiciones para su mejor desarrollo? Simplemente por razones de competencia; esas especies, generalmente de más lento crecimiento y menor desarrollo, no son capaces de sobrellevar la presión por competencia ejercida sobre ellas por otras especies más rápidas y de mayor tamaño, que las desplazan de los hábitat fisiológicamente óptimos.

Esta forma de respuesta competitiva de las plantas al medio ambiente ha sido observada y estudiada para muchas plantas herbáceas y pastos. Salvo observaciones en *Pinus sylvestris* en Europa, existen escasas experiencias y observaciones precisas en otras especies forestales. Sin embargo, el fenómeno es fácilmente observable en muchas especies de árboles que habitan normalmente en condiciones medioambientales rigurosas, como *Araucaria araucana*, *Fitzroya cupressoides* y *Austrocedrus chilensis*. Todas esas especies pueden crecer y desarrollarse bien en mejores condiciones generales de sitio que aquellas en que viven habitualmente, es decir, con temperaturas extremas más moderadas, sin fuertes vientos congelantes, con suelos profundos y fértiles, con buen drenaje y pH moderados. Esas especies no “prefieren” o “gustan” de condiciones rigurosas, como frecuentemente se dice, dándoles una connotación antrópica. Por el contrario, las araucarias o “pehuenes” que se cultivan en buenos sitios crecen mucho más rápido que aquellas que crecen sobre rocas o material volcánico en la alta cordillera. Del mismo modo está claro que los alerces que crecen dominando los hábitat más rigurosos, lo hacen sólo marginalmente en las condiciones mejores de sitio de tierras más bajas por razones de competencia (Donoso *et al.*, 1990).

Las evaluaciones realizadas en cipreses de la cordillera que habitan en buenos sitios en relación con las poblaciones normales que crecen en sitios muy pedregosos e infértiles y en las exposiciones más cálidas en la región mediterránea de Chile, muestran diferencias consistentes (Wadsworth, 1976; Donoso, 1981a; Le Quesne, 1988). Esas tres coníferas tienen en realidad ventajas comparativas sobre otras especies por su mayor tolerancia a pobres condiciones de hábitat, pero en buenos suelos tienen desventajas, no siendo capaces de competir con otras especies.

Esta competencia por los mismos recursos del medioambiente está definida por las ecuaciones de Lotka-Volterra, las que predicen que la coexistencia entre dos especies que compiten fuertemente por los mismos recursos es imposible, de modo que una de ellas es eliminada como consecuencia de la competencia, a menos que dicha competencia sea muy débil o que sea evitada de modo tal que ambas especies puedan coexistir con poblaciones reducidas y restringidas. Estas conclusiones fueron obtenidas por Gause (1934) experimentando las predicciones de Lotka-Volterra y expresándolas a través del principio conocido como de “exclusión competitiva” o “una especie: un nicho” o “principio de Volterra-

Gause". De este principio resulta que más importante que la competencia misma en la lucha darwiniana por la existencia (Colinvaux, 1973), es la acción de evitar la competencia, que es justamente lo que logran alerces, araucarias y cipreses viviendo en los rigurosos ambientes donde ellos habitan. Whittaker (1975) discute estos principios en el interesante estilo que le es habitual (págs. 20-28).

Para analizar adecuadamente la respuesta de las especies frente a la competencia, Ellenberg (1953) desarrolló la idea de diferenciar la respuesta de una especie a la competencia con otras, en "respuesta fisiológica" y "respuesta ecológica". La primera es aquella que tiene una especie que crece en un cultivo simple o de una especie, o en un monocultivo, situación en la cual no hay influencia por interferencia con otras especies sobre la respuesta fisiológica de la planta de la especie en cuestión. La respuesta ecológica, en cambio, es aquella que presenta la especie en condiciones naturales, entre las cuales está la competencia de otras especies. Esta respuesta se encuentra en bosques o comunidades naturales y, en gran medida, en cultivos o plantaciones mixtas. Es importante señalar que la respuesta ecológica de una especie y también de una raza ecológica o ecotipo, así como de diferentes sectores de un ecocline, no pueden ser iguales porque la respuesta depende de la constitución de la especie y muy importantemente de la constitución de sus competidores. Un ecotipo en una especie es distinto genéticamente a otro y, además, gran parte de los competidores son distintos en los diferentes sitios del rango total de distribución de una especie, de sus ecotipos y de las diferentes partes de sus ecoclines, si éstos existen, razón por la cual es esperable que sus respuestas al medioambiente y a la competencia sean también diferentes.

La Figura 4.2 ilustra los conceptos de respuesta fisiológica y respuesta ecológica de una especie en relación con un factor determinado del ambiente. Ellas están expresadas por curvas de campana referidas al gradiente del factor pH del suelo en el eje de las x, para distintas especies, y a la biomasa de las plantas en porcentaje en el eje de las y (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). La curva que representa la respuesta fisiológica se obtiene evaluando el desarrollo de una especie, en condiciones de cultivo o laboratorio, expresado mediante algún parámetro, como puede ser la biomasa, el crecimiento en volumen, en AB, en altura

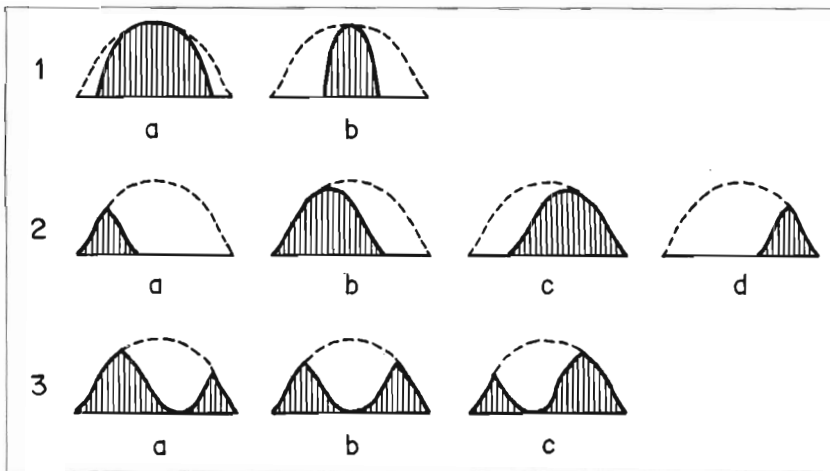


Figura 4.2. – Representación esquemática de los tipos de respuestas ecológicas expresadas en porcentaje de biomasa, en relación con el factor pH del suelo. Las curvas de campana punteadas representan las respuestas fisiológicas y las curvas con línea continua y superficie sombreada representan las respuestas ecológicas, o bajo competencia (Extraído de Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

o en diámetro, u otro, frente al gradiente de un factor medioambiental, como pueden ser variables del clima o del suelo. Al graficar estas variables se obtiene un rango de tolerancia de la especie al factor medioambiental que se expresa en una curva de forma de campana. El óptimo fisiológico corresponde a la cumbre de la curva de tolerancia para un factor determinado. En el ejemplo de la Figura 4.2, Mueller-Dombois y Ellenberg (1974), distinguen los siguientes tipos de respuesta ecológica que podría presentar una especie frente a un factor del medioambiente y dentro de su rango de tolerancia.

1. El óptimo ecológico coincide con el óptimo fisiológico.
 - a) La amplitud ecológica es sólo un poco más restringida que la fisiológica, es decir, la especie ocupa gran parte de su rango posible en relación con un factor.
 - b) La amplitud ecológica está restringida sólo a la parte central, coincidente con el óptimo del rango de tolerancia fisiológica de la especie para un factor.
2. El óptimo ecológico se desplaza hacia uno u otro lado del gradiente del factor medioambiental cubierto por el rango de tolerancia o amplitud fisiológica de la especie y no ocupa el óptimo fisiológico de la especie. Los casos a) y d) poseen amplitudes ecológicas estrechas ubicadas en la parte extrema menor y mayor, respectivamente, del rango de tolerancia. Los casos b) y c) son iguales, pero con rangos de amplitud ecológica mayores.
3. Se producen dos óptimos ecológicos que no coinciden con el óptimo fisiológico; pero la amplitud ecológica ocupa una amplia parte del rango de tolerancia para el factor. En el caso b) la distribución de los rangos de tolerancia y de los óptimos ecológicos son simétricas respecto de la amplitud y del óptimo fisiológico, mientras que en los casos a) y c) son más pronunciados hacia el extremo menor y el mayor, respectivamente, del gradiente del factor.

Mueller-Dombois y Ellenberg (1974) demuestran estas situaciones con ejemplos de varias especies, la mayor parte herbáceas, de Europa Central, en relación con el factor pH del suelo. Como ejemplos de especies forestales citan a *Fagus sylvatica* que se adapta a la situación 1a. y *Pinus sylvestris*, a la situación 3b. Estos óptimos ecológicos para un factor del medioambiente pueden restringirse a un área importante del rango de distribución de una especie, donde las condiciones medioambientales y las especies competidoras son propias de esa área. Waring y Major (1964) realizaron un trabajo de este tipo para numerosas especies de diferentes tipos vegetacionales de la región costera de California; determinaron la amplitud ecológica de las especies arbóreas en función del porcentaje de área basal ocupada por ellas en el rodal en relación con un gradiente de humedad mínima disponible en el suelo durante el año, expresado como porcentaje de la capacidad total de almacenamiento y en relación con un gradiente nutricional representado por el Calcio reemplazable (intercambiable más soluble) (en Eqs/m² a 30 cm de profundidad del suelo). Ejemplos para las especies *Libocedrus decurrens*, *Pseudotsuga menziessi*, *Arbustus menziessi* y *Umbellularia californica* se muestran en la Figura 4.3.

Como se aprecia en la Figura 4.3, una misma especie puede mostrar el mismo tipo de respuesta ecológica a gradientes de factores medioambientales distintos, como ocurre en el caso de *Libocedrus decurrens* (Figura 4.3a), o muy distintas, como es el caso de *Pseudotsuga menziessi* (Figura 4.3c) y *Arbustus menziessi* (Figura 4.3b). Algunas especies tienen el tipo de respuesta ecológica 3 de la Figura 4.2 como *Pseudotsuga menziessi* para el gradiente de Calcio (3b) o *Umbellularia californica* para el de humedad (3c) (Figura 4.3d). Estas distribuciones bimodales pueden derivar de competencia en los niveles del óptimo fisiológico de las especies, de variación ecotípica edáfica o climática o del efecto de otro factor del medioambiente, como puede ser la luminosidad (Waring y Major, 1964).

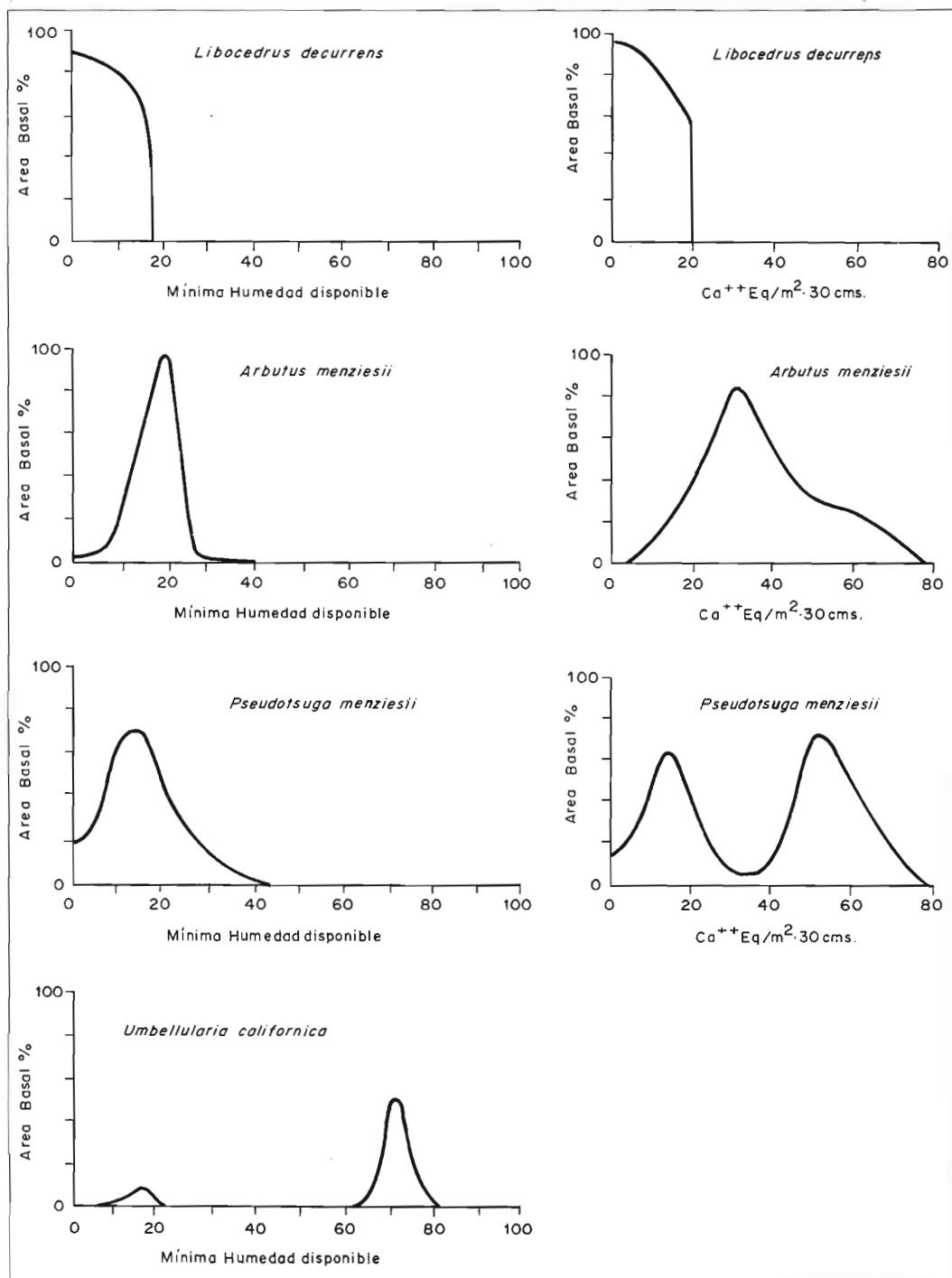


Figura 4.3. — Distribución de algunas especies arbóreas de la región costera de California en términos de área basal y en relación con un gradiente de humedad mínima disponible en el suelo durante el año y uno de Calcio reemplazable en el suelo a 30 cm de profundidad (Según Waring y Major, 1964).

No se han efectuado trabajos de este tipo para mostrar ejemplos en los bosques chilenos y argentinos, pero es fácil inferir casos parecidos a los que muestran Waring y Major (1964) para diferentes especies. Por ejemplo, de la Tabla 3.3 que muestra el número de árboles y el área basal por hectárea de diferentes especies en una secuencia de rodales a lo largo de un gradiente altitudinal en la Cordillera de los Andes de Valdivia, se puede inferir una curva que expresa la distribución de varias especies, en particular *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus alpina* y *Laurelia philippiana*, en términos de área basal o de número de árboles por hectárea a lo largo de un gradiente medioambiental, que podría ser humedad disponible en el suelo, profundidad de suelo, temperatura, etc. La curva que se desarrolla corresponde a la amplitud ecológica de cada especie en el área y a través de la Tabla 3.3 se puede apreciar que, en términos de área basal, el óptimo ecológico para *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus alpina* se ubica entre los 700 y 900 m de altitud, mientras que para *Laurelia philippiana* puede estar entre los 500 y los 700 m.

Lo anteriormente explicado indica que las respuestas ecológicas y fisiológicas de las especies deben compararse sólo en relación con el gradiente de un factor y no con el conjunto del complejo total de factores (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Los parámetros a los cuales responden las plantas son muchos y las curvas a que dan origen son de muy diferentes formas, con amplitudes y óptimos muy diversos, como se aprecia en la Figura 4.3. Además, especialmente para especies con amplio rango de distribución, en las que con frecuencia se encuentran dos o más ecotipos o claras variaciones clinales, que implican adaptaciones a medioambientes distintos y, por lo tanto, diferentes requerimientos fisiológicos, es conveniente obtener conclusiones e interpretaciones de experimentos realizados con semillas de procedencias locales o con material vegetativo.

Mueller-Dombois y Ellenberg (1974) señalan que el aspecto más conclusivo de este análisis de las respuestas ecológicas y fisiológicas de las especies al medioambiente es que "se debe ser muy cuidadoso con la caracterización de los requerimientos fisiológicos de determinadas especies o ecotipos a partir de observaciones de terreno". Es así como no se puede concluir del hecho que una especie se desarrolle habitualmente en suelos ácidos, que ella sea acidófila. De acuerdo con los autores eso es verdadero sólo para especies que se ubicaran en los tipos 1.a y 1.b de la Figura 4.2, en que el óptimo ecológico coincide con el óptimo fisiológico. Sin embargo, las especies que se asocian a pH ácidos pertenecen a los tipos 2a, 2b o 3a de la Figura 4.2, en los cuales el óptimo ecológico está ubicado en un pH muy bajo, pero está muy alejado del óptimo fisiológico, es decir, la especie tolera la acidez del suelo, pero puede crecer mucho mejor en suelos con pH menos ácidos. Quizás un ejemplo de este tipo en especies chileno-argentinas lo constituye *Fitzroya cupressoides* que se observa creciendo muy bien y más rápidamente en condiciones de menor acidez que aquéllas en que vive normalmente.

El mismo análisis se puede realizar para especies que se califican, por ejemplo, de xerófilas o hidrófilas. Es interesante para todos estos casos realizar los estudios pertinentes para determinar las amplitudes y los óptimos fisiológicos de las especies que habitan en esas condiciones extremas, de modo de verificar la posibilidad de llevarlas a mejores condiciones, bajo cultivo, donde ocupen su óptimo fisiológico del cual han sido desplazadas por la competencia, o si efectivamente han evolucionado y se encuentran ocupando sus óptimos fisiológicos en las condiciones extremas en que habitan.

La capacidad competitiva de una especie depende de su potencial genético. Siguiendo a Mueller-Dombois y Ellenberg (1974), el potencial genético que determina la capacidad competitiva de una especie, se manifiesta en sus requerimientos fisiológicos y en su estructura morfológica. Los requerimientos fisiológicos corresponden a la combinación de tipos

y cantidades de los recursos o factores del medioambiente que la especie requiere para cumplir adecuadamente sus funciones vitales y por los cuales compite con otras especies o el individuo con otros de la misma especie. La estructura morfológica se expresa en gran medida en las formas de vida de las especies y se manifiesta en una serie de propiedades que les aportan diferentes capacidades para competir. Las propiedades destacadas por Mueller-Dombois y Ellenberg (1974) son las siguientes:

a) Germinación y tasa de crecimiento en los primeros estados de desarrollo. La alta producción de semillas de una especie y buenos mecanismos de dispersión facilitan la accesibilidad de ella al hábitat, pero para que el acceso se haga efectivo se requiere que las semillas germinen y produzcan plántulas. Por consiguiente, una alta capacidad germinativa, así como la energía germinativa de una especie significará una mayor capacidad competitiva en esa etapa frente a otras especies con menos semillas y más baja capacidad germinativa. Esa ventaja se ve reforzada por semillas de buen tamaño, con abundantes reservas. Las plántulas podrán crecer vigorosamente en un principio, pero en la medida que aumenten de tamaño los requerimientos fisiológicos se harán mayores y los individuos o especies con tasas de crecimiento más bajas se verán desfavorecidos por una menor capacidad competitiva en esa etapa. El crecimiento de las plantas en estas primeras etapas difiere según se trate de suelos fértiles o infértiles (Daubenmire, 1974). En suelos pobres una gran cantidad de plantas jóvenes no serán capaces de crecer mucho más unas que otras, permaneciendo todas uniformemente pequeñas o achaparradas (respuesta plástica). En suelos fértiles, en cambio, se expresarán las diferencias genéticas entre individuos, creciendo algunos rápidamente mientras otros van quedando suprimidos y muriendo, con lo que disminuye la densidad. Sin duda, estas expresiones de las diferencias genéticas como respuesta a la competencia serán diferentes según las características propias de cada especie. Por otra parte, mientras más lento es el crecimiento de las plántulas de una especie, más prolongado es el período de vulnerabilidad frente a los factores físicos y bióticos del medioambiente. En el caso de los árboles, el crecimiento inicial de las especies intolerantes es muy rápido, lo que les permite alcanzar rápidamente cierta altura y evitar así el efecto negativo de la sombra. Las especies tolerantes, en cambio, crecen más lento en estas etapas iniciales, pero resisten bien a la sombra e incluso, necesitan de cierta protección de ella durante esas etapas de crecimiento.

b) Sistema radicular. El sistema o tipo de raíces es muy importante para efectos de competencia en todas las etapas de desarrollo de la especie. En una primera etapa, la rápida penetración de una raíz pivotante puede ser una ventaja competitiva importante cuando la humedad desciende rápidamente hacia capas más profundas del suelo durante la época de crecimiento y no es repuesta por nuevas lluvias, como ocurre en zonas mediterráneas. Por otra parte, una raíz extendida con abundancia de raicillas absorbentes cerca de la superficie del suelo puede ser fundamental para el éxito de una especie que invade un hábitat abierto en un período o en un clima de lluvias cortas que sólo penetran en la superficie del suelo. Las características del sistema radical, en especial su densidad, profundidad y morfología de las raíces absorbentes, son propiedades importantes para el éxito de la competencia durante toda la vida de la planta. Las especies que terminan coexistiendo en un mismo hábitat generalmente evitan la competencia radicular entre ellas ocupando distintas profundidades y desarrollando distintas morfologías y densidades de raíces secundarias. Los individuos de una misma especie están obligados a utilizar el mismo segmento de suelo y a competir fuertemente por los mismos recursos disponibles en ese segmento.

c) Altura final. Esta característica es de primera importancia en la competencia entre especies por los recursos del medio ambiente. La especie que alcanza mayor altura recibe

mayor cantidad de luz y proyecta su sombra sobre las demás; la alta capacidad fotosintética de esos individuos está necesariamente ligada con buen desarrollo de raíces y absorción de agua y nutrientes; por otra parte el mayor tamaño significa ocupación de más espacio en detrimento de las demás especies o individuos. Sin embargo, plantas más pequeñas pero tolerantes a la sombra con bajos porcentajes de competencia, pueden tener pleno éxito bajo el dosel de los individuos de mayor tamaño. Incluso cuando los grandes intolerantes que dominan el bosque en altura y tamaño mueren y caen, muchas especies tolerantes son capaces de reaccionar creciendo rápidamente y ocupando el dosel, con lo que impiden el establecimiento en ese espacio de otros individuos intolerantes de mayor tamaño. Esto muestra que la característica altura final no es un valor absoluto en cuanto a capacidad competitiva.

d) Ritmos fisiológicos, en especial duración de la fotosíntesis. Una especie que posee un eficiente y prolongado período de fotosíntesis a lo largo del año será más vigorosa que la que no lo posee y tendrá por eso mayor capacidad competitiva. Lo mismo ocurrirá para especies que inician más temprano la actividad radicular en la primavera y la finalizan más tarde en el otoño. *Nothofagus dombeyi*, por ejemplo, inicia su actividad radicular durante sus primeros años de vida a mediados de agosto mientras *Nothofagus alpina* lo hace durante septiembre, lo que generalmente proporciona al primero un desarrollo más vigoroso y competitivo (Smulders, 1988). En general, las especies que poseen ritmos iguales o similares son fuertes competidoras, mientras que las que poseen ritmos diferentes son más o menos complementarias (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

e) Longevidad. Aunque una especie carezca de gran parte de las adaptaciones o características que le aportan capacidad competitiva, si puede vivir largo tiempo, a la larga esa longevidad será la característica que le permitirá sobrevivir en el hábitat, pudiendo incluso llegar a dominarlo. *Fitzroya cupressoides* y *Araucaria araucana* son coníferas de gran longevidad que logran dominar los bosques en los hábitat donde se desarrollan, gracias a esa particularidad (Donoso *et al.*, en prensa).

f) Formas de reproducción. Todos los factores y características que aumentan el potencial reproductivo por semillas de una especie favorecen a ésta en su capacidad competitiva para acceder a hábitat abiertos o a invadir otras comunidades en general. Por otro lado, las especies que tienen capacidad para reproducirse vegetativamente tienen una alta probabilidad de mantenerse en el hábitat que ya ocupan o para aumentar gradualmente la superficie ocupada. En los bosques chilenos, *Eucryphia cordifolia* tiene alta capacidad para producir vástagos de rápido crecimiento desde las raíces, lo que permite acceder eventualmente a claros que se producen en sitios donde sus semillas no acceden o donde las plántulas no tienen capacidad para establecerse; cuando el sitio se despeja, el aumento de temperatura en el suelo activa el desarrollo de tallos desde las raíces y esta especie es capaz de ocupar plena y rápidamente el sitio. Muchas otras especies hacen lo mismo sobre la base de reproducción vegetativa desde los troncos con posterioridad a alteraciones mecánicas derivadas de incendios, explotación, pastoreo y ramoneo, etc.

Un buen análisis de las adaptaciones relacionadas con la competencia se encuentra en Daubenmire (1974).

g) Alelopatía. Algunas especies tienen la capacidad de liberar sustancias químicas derivadas de su metabolismo, las cuales producen una inhibición en la germinación o en el crecimiento de los individuos de otras o de la misma especie. Si efectivamente el fenómeno ocurre en una especie, no cabe duda que formará parte importante de los elementos que conforman

su habilidad competitiva y jugará un importante papel en el control de la distribución de las especies. Un análisis sucinto de este fenómeno se realiza en el texto de autoecología que precede a éste (Donoso 1981a), así como en Mueller-Dombois y Ellenberg (1974). Tratados respecto del tema son el de Whittaker y Feeney (1971) y el de Rice (1974).

5. Tiempo

Los otros cuatro factores que determinan el desarrollo de una comunidad están constituidos por procesos que, obviamente, ocurren en el tiempo y poseen tasas de ocurrencia. Pero el tiempo como factor específico es también muy importante en cuanto él representa los acontecimientos históricos que ocurren en el desarrollo de una comunidad y pueden inducir un nuevo curso en él. El conocimiento de la historia del rodal es básico para reconocer y describir la estructura original y la actual del rodal como se señaló en la Introducción. Naturalmente la interpretación ecológica de las características de las especies en su relación con el medioambiente y con otras especies es la otra parte del conocimiento necesaria para reconocer la estructura del rodal y su dinámica.

En una próxima sección referida a los tipos de cambios en la vegetación y en las comunidades y ecosistemas, el factor tiempo será analizado con más detalle como introducción al tema de la sucesión vegetal.