

UCH-FC  
MAG-B  
P 197  
C.1

**REGENERACIÓN DE PLÁNTULAS ARBÓREAS SOBRE  
MATERIAL LEÑOSO EN DESCOMPOSICION EN UN  
BOSQUE SUCESIONAL DE CHILOÉ, CHILE**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para otorgar el grado de

Magíster en Ciencias con mención en Biología

Facultad de Ciencias

Por

**Claudia Andrea Papic Illanes**

Diciembre 2000

Director de tesis: Dr. Juan J. Armesto Zamudio



FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

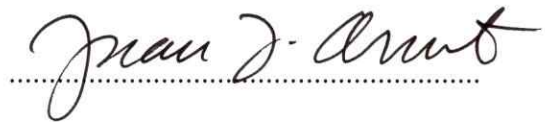
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata

CLAUDIA ANDREA PAPIC ILLANES

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Botánica, en examen de Defensa de Tesis rendido el día 19 de Octubre de 2000.

Director de Tesis

Dr. Juan J. Armesto Zamudio



Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Mary T. Kalin Arroyo

Dr. Ramiro O. Bustamante



....A Catalina, Vicente y Andrés por permitir tantas ausencias,  
a mis padres por su incansable apoyo y comprensión,  
y A Juan por su confianza.



## AGRADECIMIENTOS

Esta tesis se realizó gracias a los aportes de los proyectos SUCRE (ERBIC-18CT97-0146) y Fondecyt (1990946). La preparación final de la tesis fue financiada en parte por el "Centro para estudios avanzados en Ecología y de investigaciones en Biodiversidad" (P99-103 F). Agradezco a Iván Díaz, Juan Armesto, Juan Vidal, Adrian Newton, y Andrés Peragallo por su colaboración en terreno. A Juan Armesto, mi tutor, y a mi Comisión de Tesis, Mary Kalin y Ramiro Bustamante, agradezco sus valiosos consejos. Gracias también a todos aquellos compañeros y colegas que cooperaron con sus comentarios, críticas y palabras de apoyo en cada una de las etapas del desarrollo de mi posgrado.



## INDICE

	<b>Página</b>
<b>Lista de tablas</b> .....	<b>i</b>
<b>Lista de figuras</b> .....	<b>ii</b>
<b>Resumen</b> .....	<b>iv</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>vi</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>1</b>
<b>Sitio de Estudio</b> .....	<b>9</b>
<b>Métodos</b> .....	<b>14</b>
• Colonización de especies leñosas en relación al tipo de substrato .....	<b>14</b>
• Colonización de especies leñosas en relación .....	<b>15</b>



a la topografía		
• Ensayos de sobrevivencia de plántulas	.....	15
• Variación en el contenido de humedad de los	.....	18
substratos		
• Contenidos de carbono y nitrógeno de los	.....	20
substratos		
• Análisis de datos	.....	21
<b>Resultados</b>	.....	23
• Colonización de especies leñosas en relación	.....	23
al tipo de substrato		
• Colonización de plántulas leñosas en	.....	26
relación a la topografía		
• Ensayos de sobrevivencia de plántulas	.....	28

	• Variación en el contenido hídrico y .....	30
	desecación de los substratos	
	• Relación C/N de los substratos .....	31
<b>Discusión</b>	.....	33
<b>Referencias</b>	.....	39

## LISTA DE TABLAS

	<b>Página</b>
<b>Tabla 1</b> Criterios para la clasificación de las clases de descomposición de los residuos leñosos	<b>17</b>
<b>Tabla 2</b> Número de plántulas arbóreas, por especie y por tipo de substrato, usadas en el ensayo de sobrevivencia de plántulas	<b>19</b>
<b>Tabla 3</b> Composición de especies leñosas presentes en el área sucesional y su importancia relativa en el sitio de estudio	<b>24</b>



## LISTA DE FIGURAS

	<b>Página</b>
<b>Figura 1</b> Esquema del cambio sucesional mostrando el efecto de la heterogeneidad de hábitat	<b>6</b>
<b>Figura 2</b> Ubicación del área de estudio	<b>11</b>
<b>Figura 3</b> Diagrama climático de la Estación Biológica "Senda Darwin"	<b>13</b>
<b>Figura 4</b> Esquema de los transectos utilizados para determinar presencia de individuos de especies leñosas y cobertura de substratos en el sitio de estudio	<b>16</b>
<b>Figura 5</b> Relaciones entre porcentaje de cobertura del suelo por dos tipos de substratos (Material leñoso, Clase IV y V (a) y Hierba (b)) y el número de individuos de todas las especies arbóreas en un área sucesional de Chiloé	<b>25</b>
<b>Figura 6</b> Asociación entre la posición topográfica de los microsítios y la presencia de árboles y arbustos en el sitio de estudio	<b>27</b>
<b>Figura 7</b> Curvas de sobrevivencia de las plántulas	<b>29</b>

**Figura 8** a) Fluctuaciones diarias en el contenido hídrico de los substratos material leñoso en descomposición y suelo, durante una semana en Febrero de 2000. Se destaca en paréntesis la cantidad de agua caída (en mm) los tres días que se registraron precipitaciones durante el muestreo

b) Pérdida de contenido hídrico para los dos substratos, bajo condiciones de temperatura y humedad ambiental controladas, durante dos semanas en Febrero de 2000

## RESUMEN

Se analizó el patrón de establecimiento de especies leñosas en un área de bosque en una fase sucesional temprana (<20 años) en la costa norte de la Isla de Chiloé (41° 50' S), en relación con la presencia de residuos leñosos remanentes de la perturbación, y se evaluaron posibles hipótesis sobre el origen de este patrón. Para documentar el patrón de colonización del área sucesional, se estimó la cobertura de plántulas y juveniles de especies leñosas por tipo de sustrato (detritus leñoso, musgos, y hierbas) en cinco transectos de 50 m de longitud. Se encontró una correlación positiva significativa entre el número de individuos de especies arbóreas colonizadoras y el porcentaje del suelo cubierto por material leñoso en clases de descomposición avanzadas, y una correlación negativa significativa entre el número de individuos de especies arbóreas colonizadoras y el porcentaje de suelo cubierto por hierbas. No hubo correlación con los otros tipos de sustratos. Se determinó que más de 70% de las plantas arbóreas establecidas en el área de estudio estaban asociadas a elevaciones por sobre el promedio del nivel del suelo formadas por acumulaciones de detritus leñoso post-perturbación. La sobrevivencia de plántulas arbóreas de un año transplantadas sobre material leñoso en descomposición y sobre suelo en sitios abiertos fue significativamente mayor sobre sustrato leñoso para el total de plántulas y para cada una de las cinco especies arbóreas utilizadas en el ensayo. Se demostró que sustratos leñosos en estados avanzados de descomposición presentaban menores fluctuaciones diarias en sus contenidos de humedad y una menor tasa de desecación en períodos sin lluvia que el suelo desnudo. Esta condición microambiental favorecería la sobrevivencia de las plántulas establecidas sobre sustratos leñosos, a pesar de que la mayor relación C/N del sustrato leñoso en

comparación al suelo sugiere una menor "calidad" del sustrato leñoso en términos de nutrientes. La asociación de los árboles colonizadores con sitios elevados sugiere que el anegamiento estacional y la desecación estival del suelo limitarían la colonización de plantas arbóreas en el área sucesional. Los arbustos no mostraron asociación con sustratos elevados, por lo que serían más tolerantes al anegamiento estacional que los árboles. La permanencia del detritus leñoso en áreas de bosques perturbadas favorecería la colonización de especies arbóreas en etapas tempranas de la sucesión, previniendo la monopolización del sustrato por especies arbustivas y reduciendo los efectos negativos del anegamiento y la sequía estacional sobre la colonización.

## ABSTRACT

The pattern of establishment of woody species was analysed in an area of forest in an early successional phase (< 20 years) in the northern coast of the Island of Chiloé (41° 50' S), in connection with the presence of woody residuals from the disturbance. I evaluated hypotheses about the origin of recruitment patterns. In order to document the colonization pattern of woody species in the successional area, I estimated the number of seedlings and juveniles of woody species growing on three substrates (woody detritus, mosses, and herbs), sampling along five transects of 50 m of length. I found a positive and significant correlation between the number of individuals of tree species and the percentage of soil covered by woody material in advanced decomposition classes, and a negative and significant correlation between the number of individuals of tree species and the percentage of soil covered by herbs. No correlation was found with the other substrate types. More than 70% of trees in the area occurred on elevated substrates above the average level of forest floor. These elevations ("mounds") were accumulations of woody detritus. The survival of one-year old tree seedlings transplanted on to woody substrate and on bare soil in open sites was significantly higher on woody substrate for both the total number of seedlings, and for each one of the five trees species tested. Results document that woody debris in advanced stages of decomposition had minor daily fluctuations in their moisture contents and lower rates of desiccation during periods without rain than bare soil. The microhabitat associated with decomposing wood would favour the survival of established seedlings in spite of the higher C/N ratios of woody substrate compared to soils in the same area. The association between colonizing trees and elevated microsites, suggests that seasonal

flooding and drought would limit the colonization of the successional area by trees. Shrubs did not show associations with elevated substrates, and hence they are probably more tolerant to flooding than trees. Woody detritus remaining in disturbed forests favor the colonisation by tree species and prevent the monopolization of the area by shrubs, thus reducing the negative effects of seasonal flooding and drought on the colonisation process.

## INTRODUCCIÓN

El cambio de la vegetación en un área perturbada puede seguir muchas vías alternativas, dependiendo de la naturaleza de la perturbación (área e impacto sobre los organismos y el sustrato) y de la heterogeneidad inicial de micrositios en el área perturbada (Armesto y col. 1991; Pickett y col. 1987). Durante la fase inicial de restablecimiento de la vegetación, la heterogeneidad del sustrato en el área perturbada es fundamental, ya que constituye un mosaico de micrositios que difieren en sus condiciones para la germinación, establecimiento y crecimiento de las especies pioneras (Harper 1977; Whittaker & Levin 1977). Debido a su influencia sobre la colonización, la heterogeneidad del sitio podría tener consecuencias históricas de largo plazo, determinando el tipo de comunidad que se establece después de la perturbación y se reflejaría en la composición de especies en las etapas sucesionales más avanzadas. Smith (1972), define un ambiente heterogéneo como aquel en el cual la tasa de un proceso varía en el espacio en relación a variaciones estructurales del ambiente. Este punto de vista considera el componente temporal (Kolasa y Rollo 1991) y evalúa la heterogeneidad del espacio a través de los efectos de la comunidad establecida sobre el ambiente físico. La heterogeneidad espacial tiene consecuencias ecológicas relevantes para la estructura de las comunidades, en la medida en que es la expresión de variaciones en la disponibilidad de recursos (como luz, agua, nutrientes) críticos para ciertos organismos que perciben esta heterogeneidad (Naeem y Colwell 1991).

Según Armesto & Pickett (1985), existen factores históricos y ambientales que influyen en la invasión, establecimiento y desempeño de las especies durante la sucesión.

Dentro de los factores históricos se podría considerar la naturaleza de la perturbación que dio origen al proceso sucesional, y dentro de los factores ambientales importantes en el curso de la sucesión se encuentra la heterogeneidad del substrato sobre el se establecen las plántulas. Esta heterogeneidad, generada en muchos casos por los remanentes del bosque original, incluyendo el material leñoso en descomposición depositado en el suelo, puede tener efectos determinantes sobre el proceso de regeneración del bosque sucesional.

Se ha sugerido que la heterogeneidad del substrato donde se establecen las plántulas es un factor que permite la coexistencia de especies de plantas, ya que diferentes especies podrían ocupar distintos microsítios (Grubb 1977, Nakashizuka 1989, Duncan 1993, Lusk 1995). Un ejemplo notable del efecto de microsítios en el patrón de regeneración de las plantas ha sido documentado en bosques primarios del Noroeste de EEUU, en donde la germinación y establecimiento de plántulas de especies arbóreas ocurre predominantemente sobre troncos caídos bajo el dosel (Franklin & Dyrness 1973). McKee y col. (1982) estimaron que entre 88 y 97% de las plántulas de las especies arbóreas dominantes del bosque de *Picea-Tsuga* en el Olympic National Park, Washington, se establecían sobre los troncos en descomposición. Esta proporción es aún más notable si consideramos que sólo entre un 6 y 11% de la superficie del suelo en dichos bosques se encuentra cubierta por troncos caídos (Graham & Cromack 1982). En consecuencia, el material leñoso depositado en el suelo sería una fuente relevante de heterogeneidad del substrato del bosque para el establecimiento de plántulas. En Chile, Carmona y col. (2000), han estimado que en un bosque mixto primario de la Cordillera de Piuchué de Chiloé Insular, dominado por *Nothofagus nitida*, *Drimys winteri* y *Podocarpus nubigena*, los troncos caídos pueden



cubrir un 8-10% del suelo forestal. Además, existen antecedentes sobre los patrones de establecimiento de plántulas sobre suelo y troncos caídos que apoyan la importancia del material leñoso. En un bosque lluvioso templado de la Cordillera de la Costa, Osorno, más de 60% de la regeneración de especies leñosas, principalmente de plantas con semillas pequeñas, ocurre sobre el material leñoso muerto en el suelo (Lusk 1995).

Se han propuesto varias hipótesis para explicar la concentración de plántulas sobre material leñoso en descomposición en ambientes de bosque. Sharpe (1956) sugirió que los troncos caídos favorecen el crecimiento de las plántulas por sobre el estrato de hierbas y musgos del sotobosque, los que normalmente limitarían el establecimiento de las plántulas por competencia. Harmon & Franklin (1989) presentaron evidencia en favor de esta hipótesis a partir de experimentos de transplante de plántulas en terreno. Por otro lado, Minore (1972) sugirió que las acumulaciones de materia leñosa descompuesta podrían caracterizarse por una mayor disponibilidad de nutrientes que los suelos. Una tercera hipótesis postula que en bosques húmedos, sujetos a alta precipitación, largos períodos de anegamiento serían responsables de la exclusión de las plántulas del suelo, en tanto que su sobrevivencia sería mayor en lugares elevados como troncos (McKee y col. 1982, Graham & Cromack 1982). Lusk (1995), documentó que las plántulas originadas de semillas grandes se establecerían preferentemente en el suelo del bosque, mientras las plántulas de especies con semillas pequeñas lo harían principalmente sobre micrositios elevados como troncos caídos y tocones, debido a que la cobertura hojarasca inhibiría el crecimiento de las pequeñas plántulas originadas de estas semillas.

A diferencia de los efectos documentados por Harmon & Franklin (1989), en bosques templados de Chile la competencia con hierbas no parece influir en el establecimiento de plántulas (Lusk 1995), ya que existe escasa cobertura de hierbas en el sotobosque. Sin embargo, los troncos permitirían una ventaja a las plántulas arbóreas sobre la gran cobertura de bambú (*Chusquea sp.*) que colonizan rápidamente las áreas abiertas del dosel (Veblen y col. 1981).

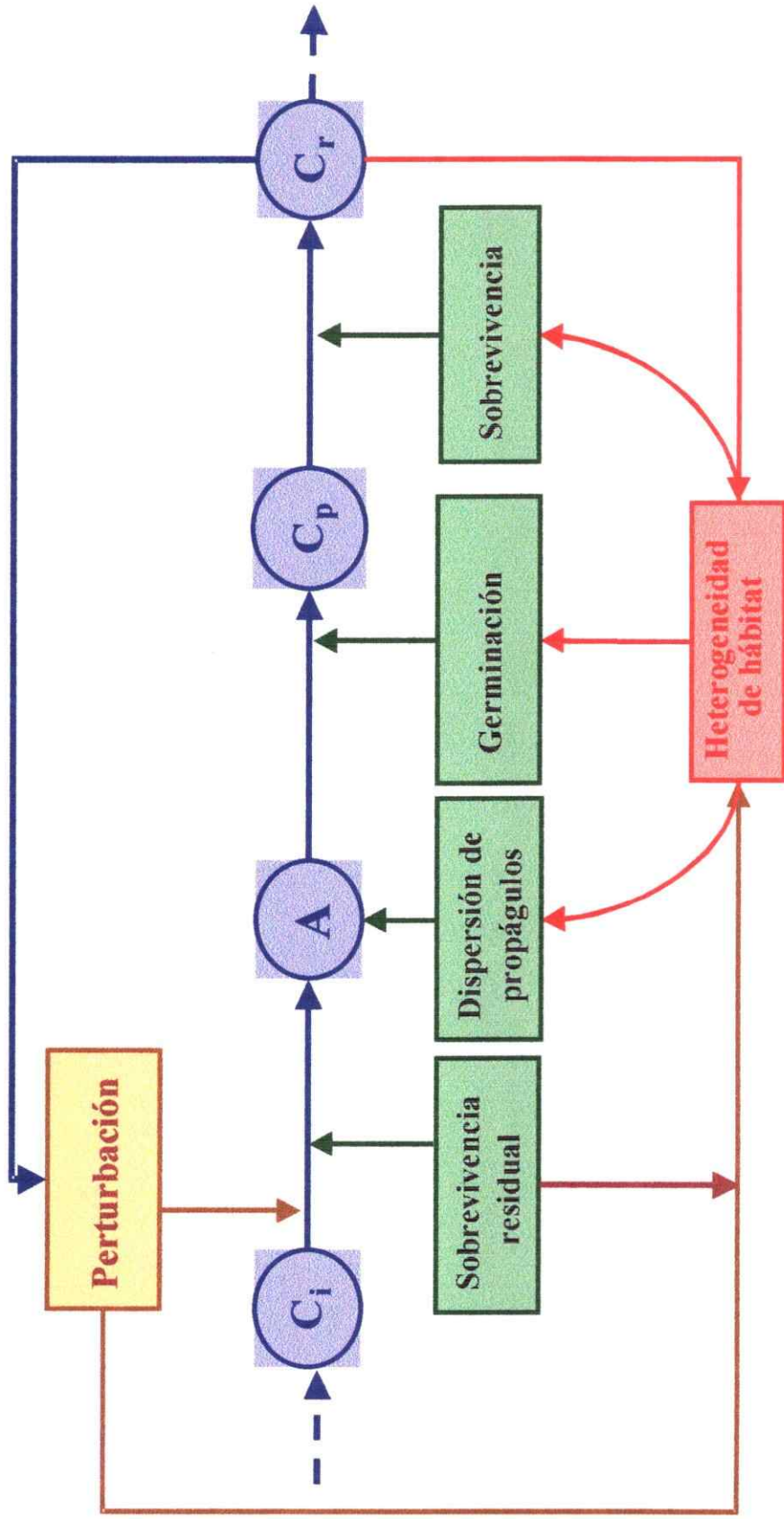
Read & Hill (1983) han documentado que los troncos muertos remanentes afectan el proceso de sucesión secundaria en campos de pastoreo abandonados de Tasmania, Australia. En estas áreas sucesionales, los troncos caídos son el principal substrato sobre el cual se establecen las especies arbóreas pioneras del bosque templado. Según estos autores, los troncos caídos y material leñoso en descomposición en general, funcionarían como centros de concentración de propágulos dispersados por aves y, además, reducirían el estrés climático que afectaría la germinación y establecimiento de las plántulas colonizadoras sobre el suelo.

A pesar de que en estos estudios se reconoce la importancia de los sustratos leñosos en el proceso de regeneración de bosques, en bosques de Chile se carece de datos cuantitativos sobre la abundancia de material leñoso en descomposición y, en particular, sobre su importancia en el proceso de recolonización cuando los bosques son perturbados por el impacto humano.

Para ilustrar cómo la heterogeneidad del sitio afectaría los procesos de colonización y cambio subsecuente de la vegetación en un área perturbada, presento un esquema de cambio sucesional (Figura 1), que podrían ser aplicable a muchos sistemas naturales

(modificado de Pickett y col. 1987). En este esquema se incorpora como factor relevante la heterogeneidad de microhábitats, ya que afecta a la mayoría de los procesos que determinan el cambio de la vegetación a través de las etapas iniciales de la sucesión y favorece la coexistencia de distintas especies. El material leñoso en descomposición depositado en áreas sucesionales podría actuar como perchas para las aves favoreciendo la dispersión de semillas hacia estos sitios (Hernández 1995). Así también, la heterogeneidad generada por material leñoso en áreas sucesionales favorecería la germinación de semillas, y el establecimiento y sobrevivencia de plántulas de distintas especies. Inicialmente, el principal factor responsable de la heterogeneidad espacial en un sitio sucesional es el efecto de la perturbación sobre el sustrato y los remanentes de la comunidad original (Veblen y col. 1996). A medida que avanza el proceso sucesional se van incorporando nuevas especies y su presencia, estructura y efectos sobre el sustrato son a su vez fuentes de heterogeneidad en las etapas más avanzadas de la sucesión.

Si los troncos caídos, o más en general, el material leñoso en descomposición en el suelo representan microsítios claves para la germinación de semillas y establecimiento de plántulas de una fracción importante de especies arbóreas del bosque templado de Chile (Lusk 1995), entonces estos microsítios deberían jugar un papel relevante en el proceso de sucesión secundaria, dependiendo de su abundancia después de la perturbación. Ciertas perturbaciones naturales, como tormentas de viento, e impactos antropogénicos como



**Figura 1.**

Esquema del cambio sucesional mostrando el efecto de la heterogeneidad de hábitat. En azul el curso de cambio de la comunidad a través de las etapas iniciales de la sucesión en bosques (Ci: comunidad inicial; A: sitio abierto; Cp: comunidad potencial; Cr: comunidad realizada). En verde, procesos que determinan el cambio de la comunidad de un estado sucesional al siguiente. La perturbación es el evento que genera este curso de cambio y la heterogeneidad ambiental un factor clave que influye en los procesos de cambio comunitario. Nótese que la heterogeneidad es fuente de cambio que a su vez es modulada por los cambios comunitarios sucesivos. Modificado de Pickett y col. (1987)

incendios de intensidad baja o intermedia, pueden acumular gran cantidad de troncos caídos y desechos leñosos en el área perturbada (Perry & Amaranthus 1997), lo que produce heterogeneidad en el sitio donde ocurre la sucesión.

En esta Tesis se analiza el papel de los micrositios generados por el material leñoso muerto en el suelo, legado del bosque pre-perturbación así como de mortalidad de árboles remanentes post-perturbación, durante el proceso de invasión de un área sucesional incendiada hace dos décadas en la zona norte de la Isla de Chiloé (41° 50' S). Se pondrán a prueba las siguientes hipótesis sobre el proceso de recolonización de especies leñosas en el área afectada por la perturbación antropogénica y sus posibles mecanismos causales:

Se postula que la colonización de especies leñosas en áreas perturbadas por impactos moderados estaría fuertemente asociada a la presencia de troncos caídos, remanentes del bosque original, por lo que la presencia de restos leñosos determinaría en gran medida la velocidad y dirección del proceso de cambio sucesional. Por lo tanto, existiría una asociación positiva entre la densidad de plántulas de especies leñosas colonizadoras y los micrositios generados por material leñoso en descomposición remanente en el área perturbada. Este patrón se explicaría porque la sobrevivencia de las plántulas de especies leñosas arbóreas sería mayor sobre los restos de material leñoso en descomposición que en el suelo adyacente, y el material leñoso en descomposición diferiría en: a) susceptibilidad al anegamiento estacional, b) variación temporal del contenido de humedad y c) contenido de nutrientes tales como C y N, respecto del suelo adyacente.

Para evaluar estas hipótesis: 1) se documentó el patrón de reclutamiento de plántulas de especies leñosas en el área sucesional, y se evaluó si elevaciones del relieve

conformadas por detritus leñoso estaban asociadas con una alta densidad de juveniles de plantas leñosas establecidas, 2) se realizó un ensayo en terreno para evaluar la sobrevivencia de plántulas arbóreas trasplantadas en dos substratos: suelo y restos de material leñoso en descomposición, y 3) se compararon las variaciones en contenidos de humedad y relación C/N de ambos tipos de substratos.

## SITIO DE ESTUDIO

### Vegetación y suelos

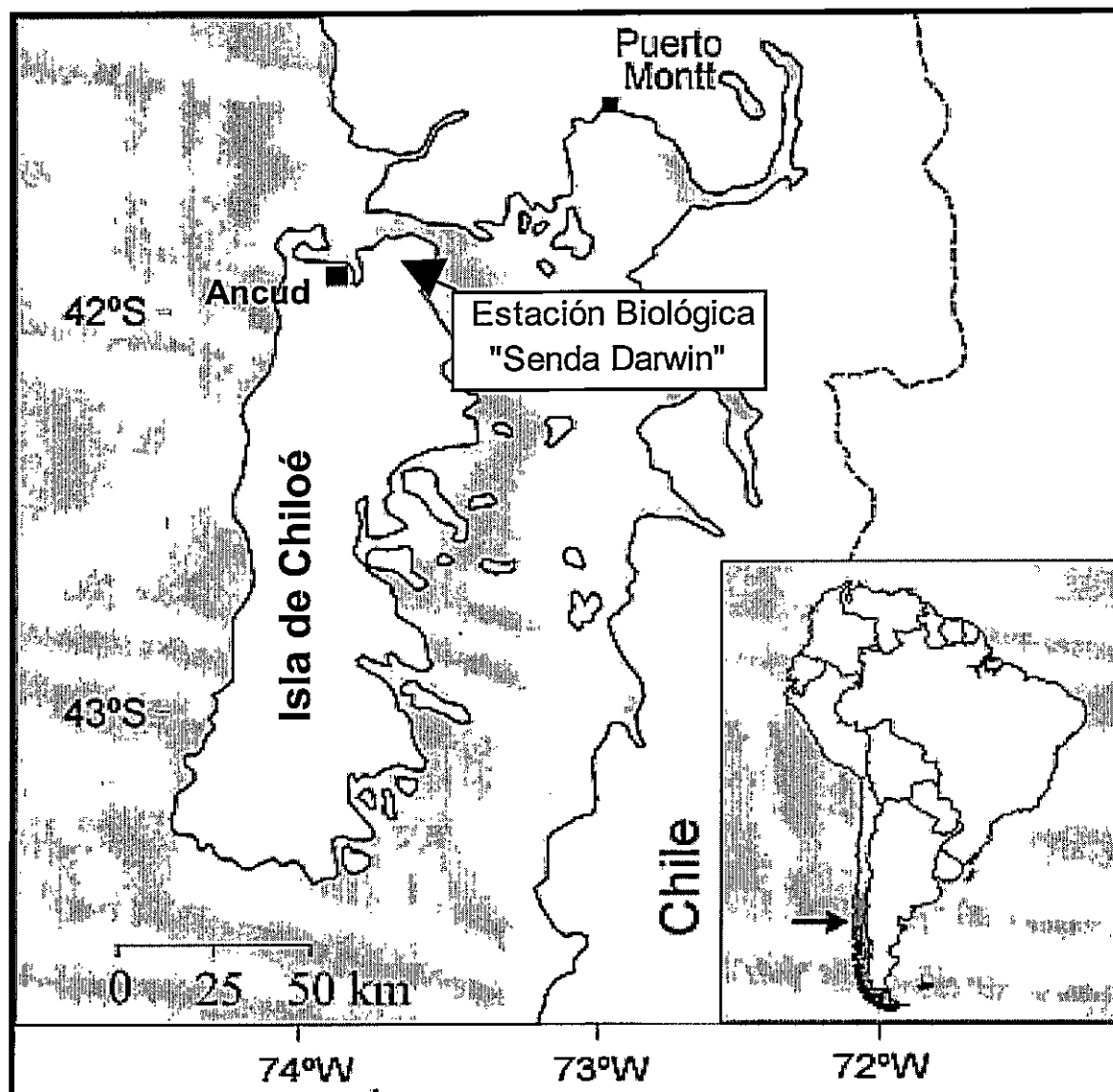
El sitio de estudio se encuentra en los terrenos de la Estación Biológica "Senda Darwin", en las cercanías de Ancud, al noreste de la Isla Grande de Chiloé (41°50' S) (Fig. 2). Las observaciones y experimentos se llevaron a cabo en un área sucesional secundaria correspondiente a un bosque del tipo Nor-Patagónico (Veblen y col. 1996). Esta área fue perturbada por un incendio de moderada intensidad hace aproximadamente 20 años, quedando numerosos troncos en el suelo y árboles vivos y muertos en pie, la mayoría de los cuales posteriormente fueron sumándose a los troncos en el suelo al ser derribados por el viento, aunque algunos grandes árboles en pie aún persisten (densidad promedio=100 individuos muertos en pie x ha<sup>-1</sup>). La heterogeneidad de substrato en este sitio resulta particularmente importante debido a diferencias en relieve, depresiones y montículos formados por troncos caídos, tocones de árboles originales y grandes cúmulos de ramas remanentes de la corta de árboles realizada después del incendio para abrir el terreno. El suelo en las depresiones se encuentra frecuentemente anegado y cubierto por hierbas (mezclas de gramíneas, juncáceas y ciperáceas) y gruesas capas de musgos (*Sphagnum*).

Aravena y col. (2000) extrajeron tarugos de los 10 árboles más grandes del área sucesional, encontrando que la edad mínima de los individuos colonizadores es de aproximadamente 12 años. Si a esto se suman los años necesarios para que el árbol alcance la altura a la cual se tomaron estas muestras (1,3 m), estos resultados confirmarían que el incendio en esta área ocurrió hace aproximadamente 20 años atrás. En la Isla de Chiloé son

frecuentes los incendios de pequeña escala, especialmente durante los veranos secos, generados por los propietarios de las tierras para limpiar el terreno de arbustos, y que se escapan de control (Willson & Armesto 1996).

El área de estudio se encuentra circundada por densa vegetación boscosa, correspondiente a bosques sujetos a intensa tala selectiva hasta hace unos veinte años. El proceso de invasión arbórea en el área sucesional se ha acelerado desde hace unos siete años en que se eliminó definitivamente el pastoreo por ganado que, en forma ocasional, se extendía a toda el área. Las especies arbustivas *Baccharis magellanica* y *Gaultheria mucronata* presentaron una mayor densidad y frecuencia en el sitio de estudio que las especies arbóreas, aunque el número de especies arbóreas colonizadoras fue mayor (Tabla 3). Los remanentes boscosos circundantes al área perturbada, que sirven de fuente de propágulos para los procesos sucesionales, se encuentran dominados principalmente por árboles siempreverdes como *Laureliopsis philippiana* (Monimiaceae), *Drimys winteri* (Winteraceae), *Podocarpus nubigena* (Podocarpaceae), *Nothofagus nitida* (Fagaceae) y varias especies de Mirtáceas. Algunos árboles emergentes en estos remanentes boscosos corresponden a *Nothofagus*. A excepción de *L. philippiana*, las especies arbóreas colonizadoras registradas en el sitio de estudio son las mismas que en los remanentes boscosos que la rodean, además de encontrarse algunos individuos de *Weinmannia trichosperma* (Cunnoniaceae) y *Pseudopanax laetevirens* (Araliaceae), que son raras como adultos en el bosque circundante.





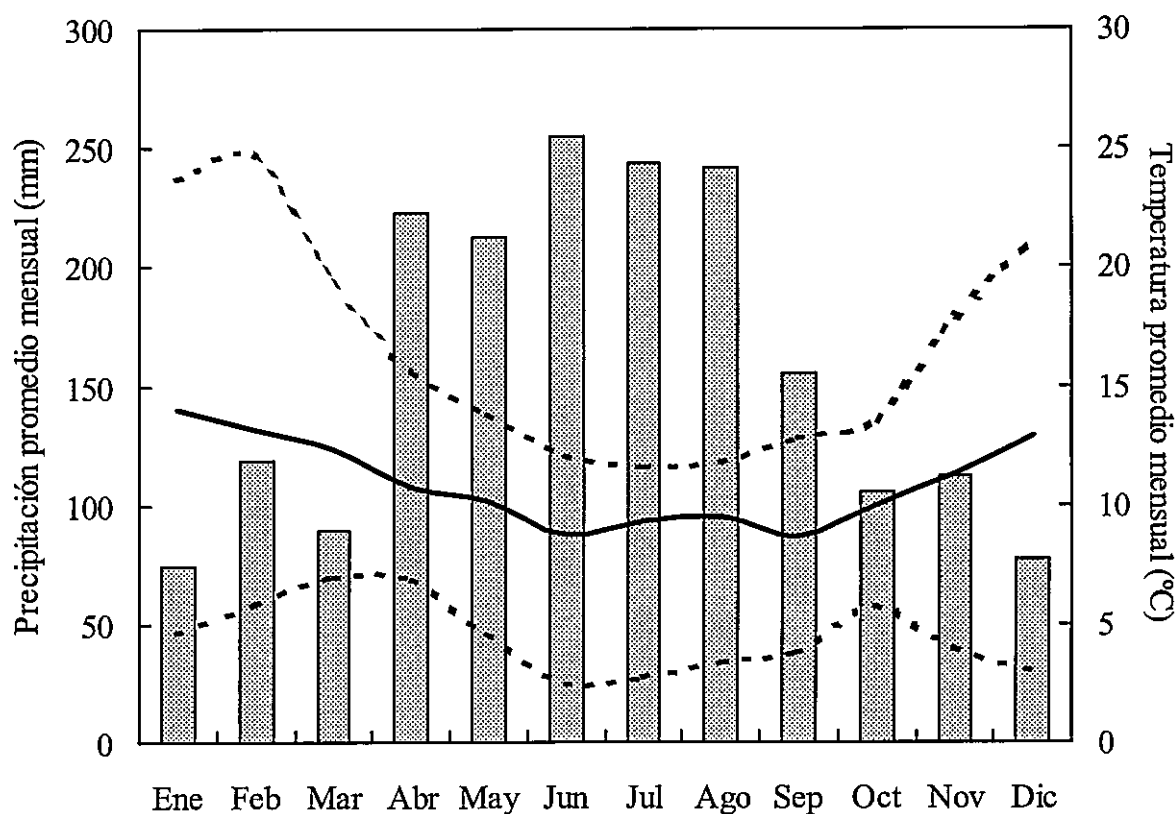
**Figura 2.**

Mapa de la ubicación del área de estudio. La flecha indica la ubicación de la Estación Biológica "Senda Darwin", en cuyos terrenos se encuentra el sitio de estudio.

Esta zona de la Isla de Chiloé se caracteriza por tener suelos de origen volcánico o andisoles, ricos en arcilla amórfica, comúnmente denominados suelos tipo ñadi (Beinroth y col. 1985). Estos suelos del tipo ñadis son de alta compactación y presentan características físicas que reducen su capacidad de drenaje (Aravena 1991), por lo que son lugares permanentemente inundados en invierno y comparativamente secos en verano. Se ha notado que al destruir la formación boscosa nativa, mediante fuego o tala, se forman grandes extensiones de praderas permanentes muy húmedas y pantanosas, dominadas por el junquillo (*Juncus sp.*) y especies arbustivas (Barros 1988). Áreas con estos tipos de suelos pueden ser comunes en sitios perturbados en la Isla de Chiloé.

### Clima

El clima dominante de la región es descrito como templado-húmedo con fuerte influencia oceánica (Di Castri & Hajek 1976). Los registros meteorológicos de los últimos cuatro años en la Estación Biológica "Senda Darwin" (45° 53' S, 73° 40' W) indican que la precipitación anual promedio alcanza 1906 mm y la temperatura anual promedio es de 11°C. A pesar de que llueve durante todo el año, el 70% de las precipitaciones se concentran durante los meses de Abril a Septiembre (Fig. 3). La temperatura máxima mensual (Enero) es de 24°C y la temperatura mínima mensual (Junio-Julio) es de 2.5°C. En Verano las temperaturas máximas pueden alcanzar los 27°C, con períodos de una semana hasta un mes sin lluvias (Willson & Armesto 1996), debido a la extensión de la influencia del clima mediterráneo que prevalece a latitudes más bajas (Di Castri & Hajek 1976).



**Figura 3.**

Diagrama Climático de la Estación Biológica "Senda Darwin", al norte de la Isla de Chiloé. Se indican los promedios mensuales para el período 1996-2000. Las barras indican la precipitación mensual, la línea continua indica la temperatura promedio mensual y las líneas puntuadas indican las temperaturas mínimas y máximas promedio mensuales.

## MÉTODOS

### Colonización de especies leñosas en relación al tipo de sustrato

Para documentar el patrón de reclutamiento de plántulas en el área sucesional, durante el verano 1997-1998 se identificó y contó el número de plántulas de especies leñosas en 50 estaciones de muestreo (parcelas circulares), separadas por intervalos de 5 m, a lo largo de cinco transectos de 50 m de longitud cada uno (Fig. 4), paralelos y distribuidos en tres zonas generadas por una huella que divide el sitio de estudio (dos transectos al sur del sitio de estudio, dos al norte, y uno al noreste). En cada una de las parcelas circulares de 2 m de diámetro, se contabilizaron e identificaron todas las plántulas leñosas presentes y, simultáneamente, se estimó el porcentaje del suelo ocupado por las siguientes categorías de sustrato: (a) material leñoso en descomposición (en adelante MLD), identificando cinco clases de descomposición (ver definición en Tabla 1) y agrupados para los análisis en: material leñoso en descomposición temprana (clases I, II y III) y material leñoso en descomposición avanzada (clases IV y V), (b) suelo cubierto por hierbas (gramíneas y ciperáceas), ó (c) suelo cubierto exclusivamente por musgo. El porcentaje de cobertura de cada tipo de sustrato se estimó como la proporción de 20 puntos de contacto distribuidos al azar dentro del área del círculo. Cada punto se asignó a un tipo de sustrato y corresponde a un 5% de cobertura en cada parcela de muestreo. Para cada especie la densidad relativa (porcentaje del total de individuos por metro cuadrado) y frecuencia relativa (porcentaje del total de veces que la especie estaba presente en cada parcela de

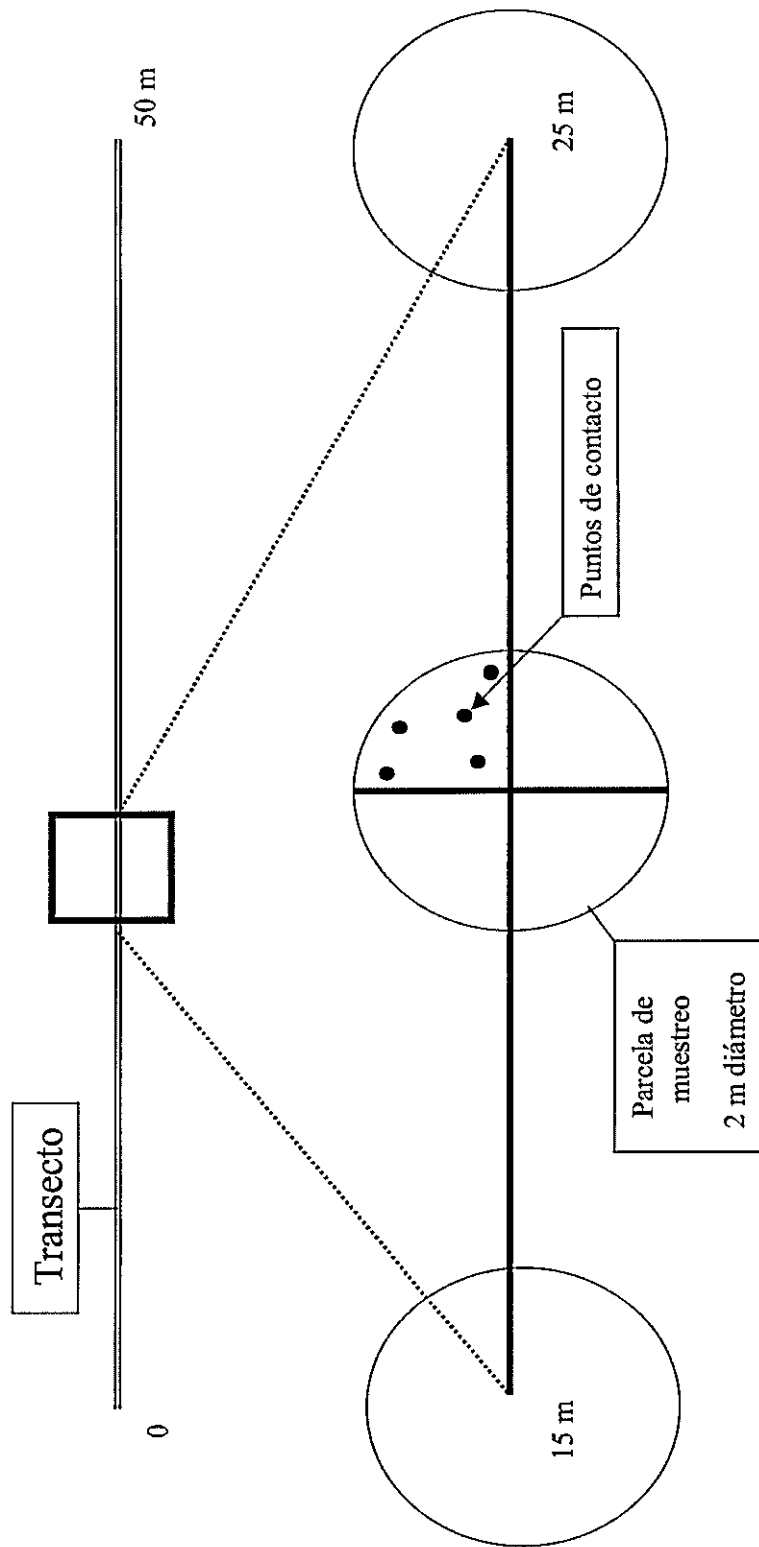
muestreo) se sumaron para estimar un valor de importancia ( $VI$ ) por especie en el área de estudio (Tabla 3).  $VI$  tiene un valor máximo de 200.

#### Colonización de especies leñosas en relación a la topografía

Para determinar si las plántulas leñosas ocupaban posiciones elevadas sobre el nivel del suelo, se realizó un elevamiento topográfico del área de estudio a lo largo de cinco transectos de 50 m de longitud. Para ello, se fijó una cuerda nivelada a una altura fija sobre el suelo (aprox. 1 m). Cada 0,5 m de distancia a lo largo del transecto (un total de 101 puntos por transecto) se determinó la distancia perpendicular en metros, desde la cuerda nivelada hasta el nivel del suelo. Fue posible así trazar un perfil del relieve, tomando como referencia el valor medio entre el punto más alto y el más bajo del relieve. En cada punto a lo largo del transecto se registró el tipo de substrato (MLD y suelo cubierto con hierbas o musgos), la presencia o ausencia de especies leñosas establecidas (arbóreas y arbustivas) y la posición topográfica.

#### Ensayos de sobrevivencia de plántulas

En bosques cercanos al sitio de estudio se colectaron semillas de las cinco especies arbóreas con mayor valor de importancia ( $VI > 20$ , Tabla 3); las semillas se sembraron en un invernadero (en la Estación Biológica) en cajas de germinación conteniendo suelo y arena y las plántulas germinadas se mantuvieron vivas por aproximadamente un año con riego cada dos días. Luego de este período, en abril de 1999, inicio del período de mayores lluvias en Chiloé, se plantaron 130 plántulas, la mitad sobre un substrato de MLD clase IV (ver Tabla



**Figura 4.**

Transectos para determinar presencia de individuos de especies leñosas y cobertura de substratos. El largo total de los transectos es de 50 m. Cada 5 m se ubicaron estaciones de muestreo de 2 m de diámetro, y en cada una de éstas se dispusieron al azar 20 puntos de contacto.

**Tabla 1.**

Clasificación de los residuos leñosos en cinco clases de descomposición (adaptado de Maser et al. 1988).

<b>Clase</b>	<b>Corteza</b>	<b>Hojas</b>	<b>Ramas</b>	<b>Textura</b>	<b>Forma</b>
<b>I</b>	Presente	Presente	Presente	Dura	Redonda
<b>II</b>	Presente	Ausente	Presente	Dura	Redonda
<b>III</b>	Fragmentos	Ausente	Ausente	Dura/ Suave	Redonda
<b>IV</b>	Ausente	Ausente	Ausente	Suave	Oval / fragmentado
<b>V</b>	Ausente	Ausente	Ausente	Suave	semi-enterrado

1) y la otra mitad en un área de suelo adyacente (<2 m de separación) al sustrato leñoso (número de individuos por especie ver Tabla 2). El área total (0,3 m<sup>2</sup>) en que se plantaron las plántulas y las distancias de separación entre ellas fueron las mismas en los dos sustratos. Se registró mensualmente la sobrevivencia de las plántulas sobre los dos tipos de sustratos durante los 12 meses siguientes.

#### Variación en el contenido de humedad de los sustratos

Para determinar si existían diferencias diarias del contenido hídrico de los dos tipos de sustratos y estimar sus tasas de desecación *in situ* se realizaron dos experimentos:

1) Durante una semana en el mes de febrero de 2000, se colectaron diariamente mediante un barreno cilíndrico de metal tres muestras de MLD avanzada, y tres muestras de suelo (primeros 10 cm) del área de estudio de aproximadamente 50 cm<sup>3</sup> cada una. Las muestras se obtuvieron en puntos seleccionados al azar en cinco días despejados y calurosos y en dos días con precipitaciones leves. Las muestras diarias se pesaron húmedas y luego se secaron al aire hasta que se obtuvo un peso constante. Se estimó así la variación diaria del contenido de humedad de cada uno de los sustratos intactos bajo condiciones de terreno.

2) Además, en el área de estudio, se colectó una muestra de 40 x 60 cm y 5 cm de profundidad de cada uno de los dos sustratos (suelo y leño en descomposición), lo más intacta posible, y se pusieron en cajas de plumavit de las mismas dimensiones. Estas muestras se secaron al aire dentro de un invernadero durante 14 días, sujetas a temperaturas entre 10° y 27° C, protegidas de las precipitaciones y exceso de humedad. De cada muestra



**Tabla 2.**

Número de plántulas arbóreas, por especies y tipo de sustrato, usadas en los ensayos de sobrevivencia.

Especies	Substrato	Substrato
	leñoso	suelo
<i>P. nubigena</i>	15	15
<i>D. winteri</i>	12	12
<i>N. nitida</i>	13	13
<i>A. Meli</i>	15	15
<i>P. laetevirens</i>	10	10
<b>Total</b>	<b>65</b>	<b>65</b>

de substrato se tomaron, con un barreno cilíndrico de metal, 3 sub-muestras, de 50 cm<sup>3</sup> cada una, cada dos días por un período de 2 semanas. Se determinó el peso húmedo y el peso seco de estas sub-muestras (secadas sobre una estufa hasta obtener un peso constante). Se obtuvo así una curva de decrecimiento del porcentaje de humedad inicial del substrato por gramo de peso seco de cada muestra durante los 14 días siguientes. La pendiente de la curva de contenido de humedad vs. tiempo fue usada para comparar la velocidad de desecación de cada substrato (% pérdida de humedad / día).

#### Contenidos de carbono y nitrógeno de los sustratos

Adicionalmente se determinó si existían diferencias en los contenidos de carbono y nitrógeno de muestras de suelo y de MLD clase IV (Maser et. al 1988) provenientes del sitio sucesional. Con un barreno cilíndrico se colectaron al azar 30 muestras de 50 cm<sup>3</sup> aproximadamente, a 5 cm de profundidad de suelo, de cada uno de los dos sustratos y se sometieron a combustión instantánea en un analizador de elementos Carlo Erba NA 2500 para obtener el contenido total de carbono y de nitrógeno, con lo que se calculó la relación C/N. Esta relación es indicativa de la calidad general del substrato para el proceso de mineralización de N (Pérez 1996), aunque no refleja directamente la disponibilidad de los nutrientes en la muestra.

## Análisis de datos

### ***Colonización de especies leñosas en relación al tipo de sustrato***

Se determinó si existía una correlación entre los porcentajes de cobertura de material leñoso en descomposición temprana y avanzada, suelo con hierbas y musgos en el área de estudio, y el número de plántulas (individuos de menos de 30 cm de altura) y juveniles (individuos de más de 30 cm de altura) de las especies leñosas pioneras, mediante un Análisis de Correlación de Spearman entre el porcentaje de cobertura de cada tipo de sustrato y la densidad de plantas en cada punto, separando arbustos y árboles, tomando en conjunto los datos de los cinco transectos. Con los datos de todos los transectos se obtuvo la variación de los porcentajes de cobertura de cada tipo de sustrato en toda el área sucesional.

### ***Colonización de especies leñosas en relación a la topografía***

En cada transecto topográfico se tomó el valor mínimo y el valor máximo de la distancia vertical en los puntos de muestro desde la cuerda nivelada al sustrato y se estableció el punto medio de esta distancia como el nivel 0 del relieve. Aquellos valores por encima del nivel 0 se consideraron positivos (montículos) y distancias al sustrato por debajo del nivel 0 se consideraron negativas (depresiones). Posteriormente, se computaron los puntos en que se registró presencia de plántulas leñosas en nivel positivo, nivel 0, o nivel negativo del relieve. En base a estos datos se realizó una Tabla de Contingencia y prueba de *Chi-cuadrado* para determinar si la distribución de las especies arbóreas y arbustivas era aleatoria en relación con los tres niveles de relieve.

### ***Ensayos de sobrevivencia de plántulas***

Para determinar si las diferencias en las curvas de sobrevivencia de plántulas de especies arbóreas establecidas sobre troncos y en el suelo adyacente eran estadísticamente significativas, se compararon las curvas mediante la prueba estadística de Mantel-Haenszel (o *log rank*) (Taucher, 1997, Fox 1993). Este análisis de sobrevivencia evaluó si la tasa de mortalidad sobre uno de los substratos era consecuentemente más altas que sobre el otro y que la razón entre ambas tasas de mortalidad, en diferentes tiempos a partir del trasplante, es constante (Taucher, 1997).

### ***Variación en el contenido de humedad de los substratos***

Para determinar si existe algún efecto del tipo de substrato sobre las variaciones en el porcentaje de contenido hídrico de las muestras obtenidas de MLD clase IV y de suelo, los datos de humedad de los substratos se analizaron por medio de Análisis de Varianza de medidas repetidas. Las tasas de desecación se compararon mediante análisis de regresión.

### ***Contenido de C y N en los Substratos***

Se determinó si existían diferencias estadísticamente significativas entre los contenidos promedio de C y N y la relación C/N de los substratos MLD y suelo mediante una prueba de Student.

## RESULTADOS

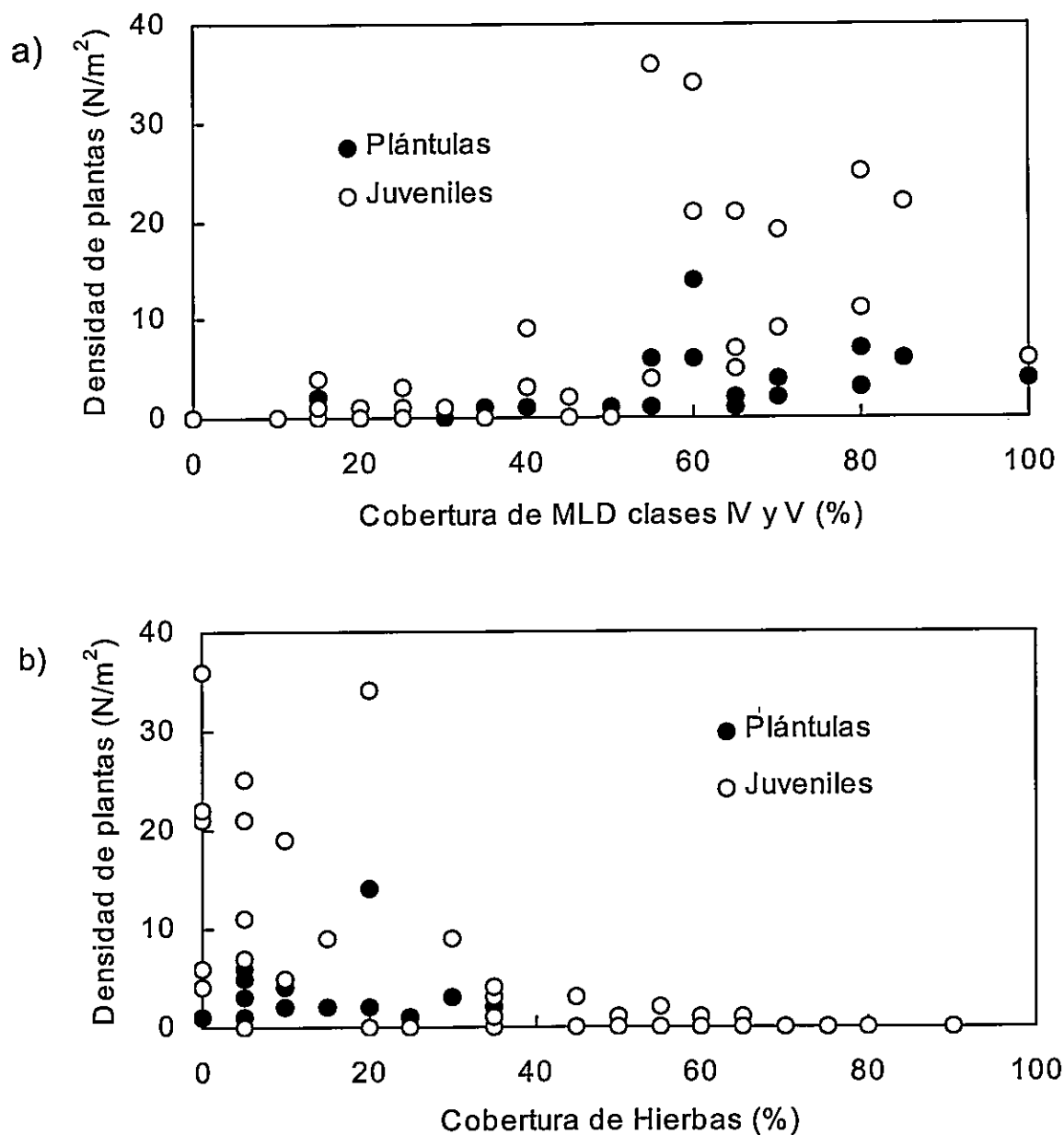
### Colonización de especies leñosas en relación al tipo de sustrato

La recolonización del área sucesional estaba dominada numéricamente por *G. mucronata* y *B. magellanica*, entre las especies arbustivas, y por *N. nitida*, *D. winteri* y *A. meli*, entre las especies arbóreas (Tabla 3). Las especies arbóreas estaban presentes en todos los remanentes boscosos que rodean el área sucesional, en cambio los arbustos eran característicos de sitios abiertos creados por perturbaciones como incendios o tala del bosque. El total de especies arbóreas registradas en los cinco transectos fue mayor que el total de especies arbustivas (ocho vs. dos, respectivamente, Tabla 3). El análisis de las estaciones de muestreo en los cinco transectos reveló una correlación positiva significativa entre la densidad de plántulas y juveniles arbóreos en cada punto y la proporción del sustrato cubierta por material leñoso en descomposición clases IV y V ( $r_s = 0.83$ ,  $p < 0.001$ , para plántulas y para juveniles), y una correlación negativa significativa entre la densidad de plántulas y juveniles arbóreos y la cobertura de hierbas ( $r_s = -0.76$  para plántulas, y  $r_s = -0.67$  para juveniles,  $p < 0.001$  en ambos casos) (Fig. 5). En ambas correlaciones las tendencias fueron más notorias en el caso de los juveniles en comparación con las plántulas (Fig. 5), lo que sugiere que el efecto de sustrato se acentúa a medida que las plantas arbóreas crecen. No hubo correlaciones significativas entre la densidad de plántulas leñosas y la proporción del sustrato de cada punto de muestreo cubierta por musgos o detritus leñosos en clases de descomposición menos avanzadas I, II o III. El mismo análisis se realizó para el total de individuos de las dos especies arbustivas muestreadas en el sitio de

**Tabla 3.**

Composición de especies leñosas presente en el área sucesional, su densidad relativa (DR), frecuencia relativa (FR), y valor de importancia (VI).  $VI = DR + FR$

Especie	Familia	Forma de crecimiento	N / m <sup>2</sup> (Prom. ± SD)	DR (%)	FR (%)	VI
<i>Gaultheria mucronata</i>	Ericaceae	Arbusto	0.85 ± 0.2	25	26	51
<i>Baccharis magellanica</i>	Compositae	Arbusto	0.47 ± 0.1	14	21	35
<i>Nothofagus nitida</i>	Fagaceae	Árbol	0.92 ± 0.2	27	15	42
<i>Drimys wintwri</i>	Winteraceae	Árbol	0.39 ± 0.1	12	10	22
<i>Amomyrtus meli</i>	Myrtaceae	Árbol	0.29 ± 0.1	9	9	18
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	Araliaceae	Árbol	0.13 ± 0.05	4	6	10
<i>Podocarpus nubigena</i>	Podocarpaceae	Árbol	0.11 ± 0.05	3	5	8
<i>Weinmannia trichosperma</i>	Cunnoniaceae	Árbol	0.09 ± 0.04	3	3	6
<i>Caldcluvia paniculata</i>	Cunnoniaceae	Árbol	0.06 ± 0.03	2	3	5
<i>Eucryphia cordifolia</i>	Eucryphiaceae	Árbol	0.04 ± 0.03	1	1	2



**Figura 5.**

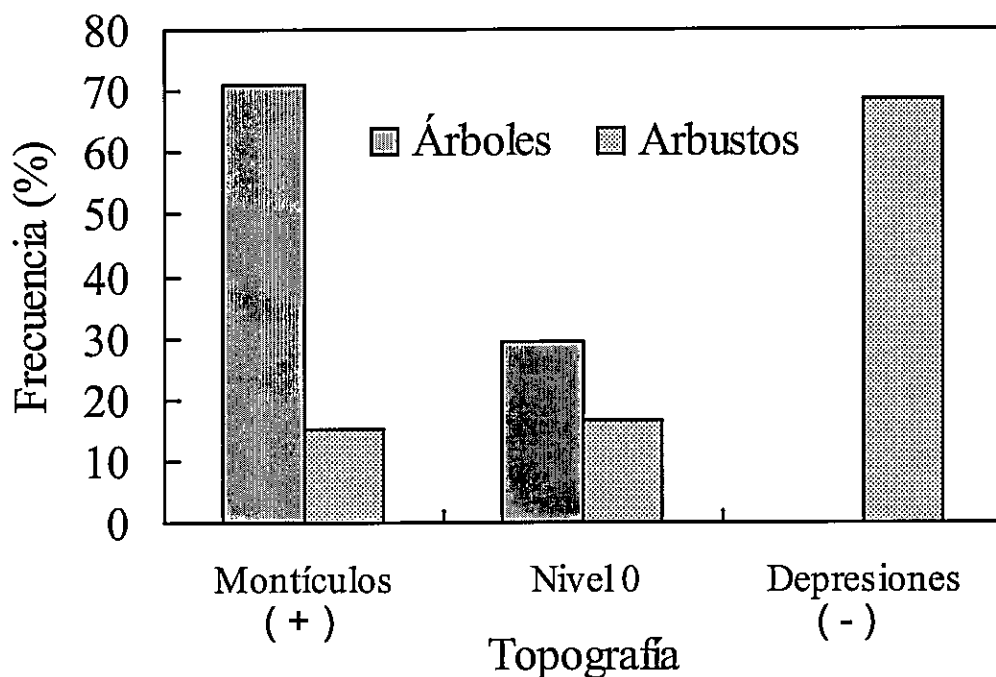
Relación entre porcentaje de cobertura del suelo por dos tipos de substratos distintos, Material leñoso en clases de descomposición IV y V (a), y Hierbas (b), y la densidad de plántulas y juveniles (de todas las especies arbóreas) en el sitio de estudio.

estudio y no se observó ninguna relación estadísticamente importante con los diferentes tipos de sustrato. El 35% de los 50 puntos de muestreo ( $n=17$ ) no presentaron sustrato MLD, en clases de descomposición IV y V, y en ninguno de estos puntos se encontraron plantas arbóreas (Fig. 5). El punto que presentó la mayor densidad de plantas leñosas colonizadoras (15, 3 individuos /m<sup>2</sup>) presentó una cobertura de 20% de hierbas, 0% de musgos, 20% de MLD, en las clases II y III, y 60% de MLD en las clases IV y V (Fig. 5). Es posible inferir que el establecimiento de plantas arbóreas colonizadoras en el área sucesional sería favorecido por valores de cobertura de detritus leñoso mayores a 30% y valores de cobertura de hierbas menores a 40%. En el área de estudio, 45% de los puntos de muestreo presentaron más de 30% del sustrato en forma de detritus leñoso en las clases avanzadas de descomposición.

#### Colonización de plántulas leñosas en relación a la topografía

Se comprobó también una asociación entre la colonización de plantas de especies arbóreas y los microhábitats elevados por sobre el nivel promedio del suelo. Un 71% de los individuos de especies arbóreas se establecieron sobre sustratos con valores positivos del relieve (es decir por sobre el nivel promedio del suelo) y sólo 29% de las plantas se encontraron en el nivel promedio o nivel 0 (Fig. 6). En contraste, no se registraron plantas de especies arbóreas establecidas sobre sustratos con valores negativos del relieve, es decir en micrositios correspondientes a depresiones del suelo, frecuentemente anegadas. Sin embargo, este patrón de colonización de las especies arbóreas no se observó para las especies arbustivas (Fig. 6), las cuales se establecieron indiferentemente sobre sustratos





**Figura 6.**

Asociación entre la posición topográfica de los micrositos y la presencia de árboles y arbustos en el sitio de estudio. Los montículos son aquellos sitios por sobre el nivel promedio del relieve (Nivel 0), y las depresiones son aquellos sitios que se encontraban por debajo del nivel promedio del relieve. Los árboles se asociaron significativamente ( $\chi = 36,54$ ;  $p < 0,0001$ ) con micrositos elevados, formados por material leñoso en descomposición.

con valores de nivel positivos, negativos, ó en el nivel 0; incluso hubo una tendencia al establecimiento de arbustos en depresiones, es decir microhábitats con valores negativos del relieve (69% de los individuos) (Fig. 6). La prueba de *chi-cuadrado* indicó que había una asociación significativa entre los distintos niveles de relieve (depresiones versus montículos) y el tipo de especie leñosa establecida (arbórea o arbustiva) ( $\chi^2 = 36,54$ ,  $p \ll 0,0001$ ).

El 100% de los puntos en los transectos de relieve, en los cuales se registraron especies arbóreas establecidas correspondieron a sustratos MLD, en clases IV y/o V. Los arbustos en cambio se establecieron indistintamente sobre los sustratos hierba, musgo o MLD (41%, 30% y 29% respectivamente).

#### Ensayos de sobrevivencia de plántulas

La sobrevivencia de las plantas de especies arbóreas transplantadas sobre suelo y detritus leñoso decreció con una función exponencial negativa en todas las especies durante el período de 12 meses de observación (Fig. 7a). Al final del ensayo, un 12 % del total de plántulas transplantadas se encontraban vivas, correspondiendo a un 2% de las plántulas establecidas sobre suelo y un 23% de las establecidas sobre material leñoso. Esta diferencia en las tasas de sobrevivencia de plántulas arbóreas entre los dos sustratos fue estadísticamente significativa ( $p < 0.001$ ) corroborada mediante el análisis sobrevivencia de Mantel-Haenszel (Taucher, 1997, Fox 1993). La tasa de mortalidad de plántulas leñosas sobre troncos fue significativamente menor que en el suelo adyacente.

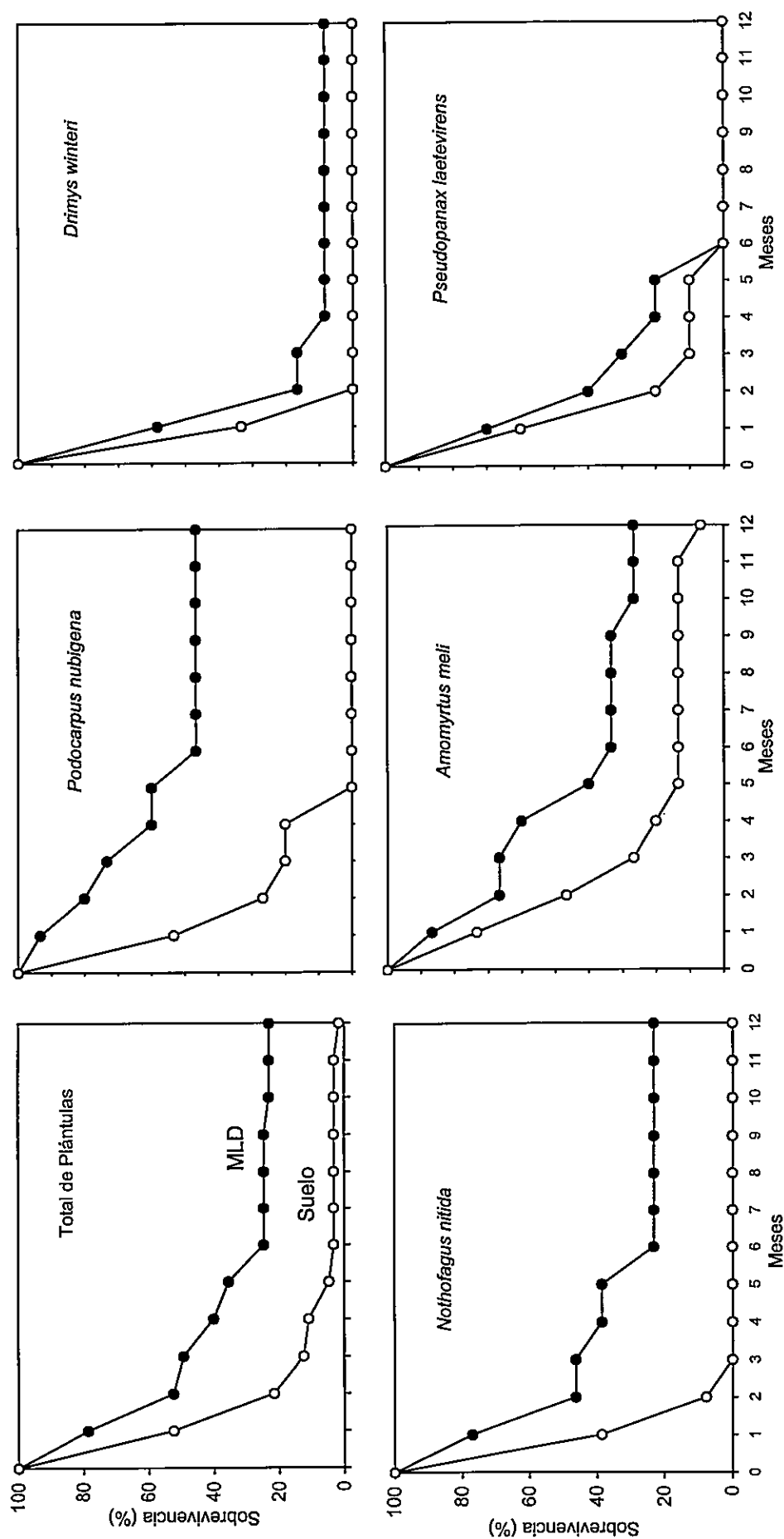


Figura 7:

Curvas de sobrevivencia de plántulas de un año de edad de cinco especies arbóreas trasplantadas sobre troncos con material leñoso en descomposición (MLD) y en el suelo adyacente. La mortalidad fue registrada mensualmente desde Abril de 1999 hasta Febrero de 2000. Las diferencias entre los dos tipos de sustratos son significativas o marginalmente significativas ( $p < 0,06$  para *D. winteri*) en todos los casos, menos en el de *P. laetevirens*, según al análisis de Mantel-Henzel (o log rank).

Las diferencias en sobrevivencia entre sustratos también fueron evidentes para cada una de las distintas especies arbóreas. *P. laetevirens* y *D. winteri* presentaron la mayor mortalidad en ambos sustratos (Fig. 7), su sobrevivencia fue cercana a cero después de seis meses desde el inicio del ensayo. Para *Pseudopanax* no hubo diferencias estadísticamente significativas ( $p= 0,2$ ) en sus tasas de mortalidad y para *Drimys* esta diferencia fue marginalmente significativa ( $p= 0,06$ ). Sin embargo, la única plántula sobreviviente de *D. winteri* al cabo de 1 año se encontraba sobre sustrato leñoso. *P. nubigena* mostró la mayor diferencia en la tasa de mortalidad entre sustratos ( $p= 0,0002$ ), con un 47% de sobrevivencia sobre troncos y 0% en el suelo al cabo de 12 meses (Fig. 7b). Todas las demás especies mostraron mayor sobrevivencia sobre sustratos leñosos, aunque las diferencias en algunos casos fueron de uno o dos individuos sobreviviendo sobre troncos y ninguna en el suelo (Fig. 7). Para *N. nítida* la diferencia entre sustratos en las tasas de mortalidad resultó marcadamente significativa ( $p= 0,005$ ). Para *Amomyrtus meli* esta diferencia fue menor pero aún significativa ( $p= 0,05$ ). Del total de plántulas de todas las especies trasplantadas en el suelo ( $N=65$ ), solo dos plantas de *A. meli* sobrevivieron al final del ensayo (Fig. 7).

#### Variación en el contenido hídrico y desecación de los sustratos

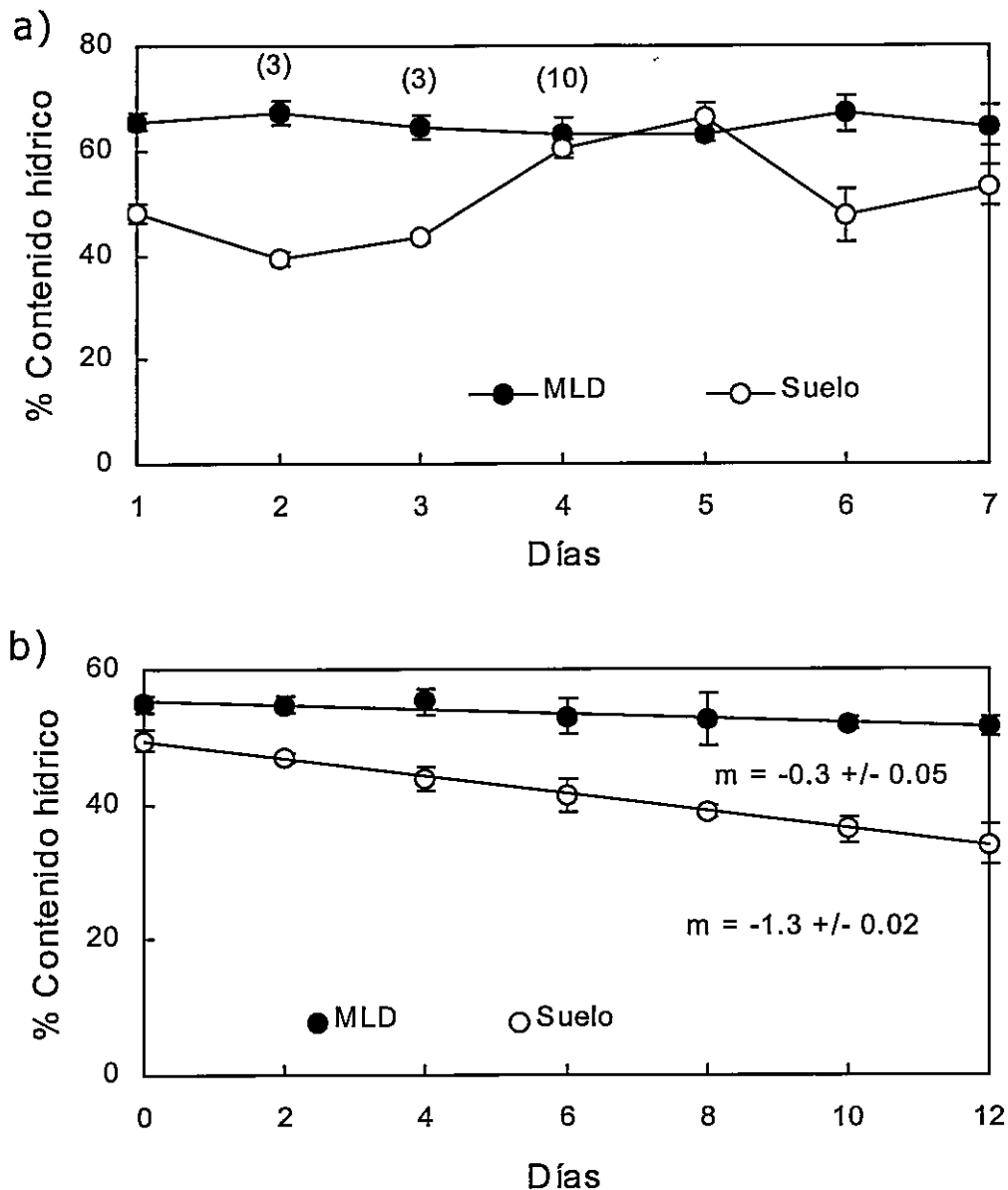
En el área de estudio, los sustratos comparados presentaron una variación de hasta un 30% en su contenido de humedad durante muestreos diarios a lo largo de siete días, a pesar que durante este período se registraron solamente leves diferencias climáticas, con temperaturas extremas aproximadas de 8 y 18°C y con precipitaciones sólo los días 2, 3 y 4 del muestreo

(3, 3, 10 mm respectivamente). Las muestras de suelo tuvieron una variación diaria considerablemente mayor ( $CV=27\%$  promedio) que las muestras de MLD ( $CV=4\%$ ), es decir, los contenidos hídricos fueron menos fluctuantes en el detritus leñoso que en el suelo del área de estudio (Fig. 8a). El Análisis de Varianza indicó que el tipo de sustrato tuvo un efecto significativo sobre los niveles diarios de variación en contenido de humedad ( $F=504,5$ ;  $P<0,001$ ).

Por otro lado, un segundo ensayo mostró que ambos tipos de sustratos se caracterizaban por diferentes tasas de desecación (pérdida de su contenido hídrico /día). En el caso del suelo sucesional, la tasa media de pérdida de humedad durante doce días de ensayo fue de  $1.3\% \pm 0.02$  ( $X \pm 1EE$ ) al día, en tanto que el detritus leñoso mostró una tasa de pérdida de su contenido hídrico inicial de solamente  $0,3\% \pm 0.05$  diario en el mismo periodo, es decir al menos cuatro veces menor al suelo adyacente (Fig. 8b) (ANOVA,  $F=310,8$ ,  $P<0,001$ ).

#### Relación C/N de los sustratos

La relación C/N resultó significativamente mayor para las muestras de material leñoso en clases de descomposición avanzada (IV y V), que en las muestras de suelo (media  $\pm 1$  error estándar,  $138 \pm 42$  y  $29 \pm 0,3$  respectivamente ) ( $p < 0,0005$ , Prueba de Student). Estas diferentes proporciones reflejan un mayor contenido de carbono y menor contenido de nitrógeno total de las muestras de material leñoso.



**Figura 8**

- a) Fluctuaciones diarias en el contenido hídrico de los substratos material leñoso en descomposición y suelo, durante una semana en Febrero de 2000. Se destaca en paréntesis la cantidad de agua caída (en mm) los tres días que se registraron precipitaciones durante el muestreo
- b) Pérdida de contenido hídrico para los dos substratos, bajo condiciones de temperatura y humedad ambiental controladas, durante dos semanas en Febrero de 2000

El análisis de varianza indica que el tipo de substrato tiene un efecto significativo en las variaciones diarias del contenido de humedad y en las tasas de desecación de ambos substratos

## DISCUSIÓN

En este estudio se documenta que el proceso de colonización de especies arbóreas en un área de Chiloé en que el bosque han sido perturbado por fuego estaría fuertemente restringido a microhábitats elevados por sobre el nivel del suelo, formados por acumulaciones de detritus leñoso, troncos caídos, o tocones remanentes del bosque original. La estrecha asociación entre los microsítios elevados y el reclutamiento de plantas arbóreas sugiere fuertemente que el anegamiento del substrato puede limitar o impedir el establecimiento de plantas de especies arbóreas en sitios sucesionales. Sin embargo, la colonización por arbustos no parece estar limitada a los montículos, por lo que las especies arbustivas dominantes del área de estudio, particularmente las especies de *Baccharis* y *Gaultheria*, serían más tolerantes a las condiciones de anegamiento estacional de los suelos de sitios perturbados que las especies arbóreas colonizadoras. En un recorrido por los caminos del sector norte de la Isla de Chiloé, es posible comprobar que muchos sectores, donde los bosques han sido quemados o cortados, a menudo son invadidos por una densa cobertura de arbustos, principalmente de estas dos especies. En una inspección rápida de varios de estos sitios, se observó evidencias de establecimiento escaso o nulo de especies arbóreas colonizadoras, y evidencias de severo anegamiento de los suelos, tales como pozas de agua estancada y densos parches de musgos. La presencia de tocones quemados en todos los sitios, sin embargo, indica que estos matorrales arbustivos estuvieron originalmente cubiertos por bosque.

Sobre la base de los resultados de esta tesis, se puede postular que la dominancia de especies arbustivas en grandes áreas sucesionales post-incendios en la Isla de Chiloé, particularmente en el sector norte, respondería a la mayor tolerancia de los arbustos al anegamiento estacional de los suelos. La remoción mecánica o quema de los desechos leñosos, incluyendo desraizamiento de tocones, que se practican frecuentemente después de incendios de bosques intencionales o accidentales, elimina componentes que podrían servir como sustrato para el establecimiento de los árboles colonizadores. Así, la destrucción de los remanentes leñosos tendería a retardar la colonización de las especies arbóreas en sectores perturbados, favoreciendo una completa dominancia de los arbustos, al menos, por varias décadas.

La sobrevivencia diferencial de las plántulas arbóreas en micrositios generados por detritus leñosos, tales como los troncos caídos, comparado con al suelo adyacente, podría ser responsable del patrón de reclutamiento de especies arbóreas en el área sucesional. Los micrositios elevados podrían ser más favorables para el establecimiento debido a que reduciría la probabilidad de anegamiento de las plántulas y juveniles durante las estaciones más lluviosas y su desecación durante el verano. Las plántulas colonizan preferentemente material leñoso fragmentado y sin corteza (clases de descomposición IV y V) lo que sugiere que este tipo de material leñoso tendría propiedades físicas que favorecerían el establecimiento de las plántulas. Las diferencias en sobrevivencia registradas en el experimento de trasplante de plántulas explicarían la distribución observada de las plantas de especies arbóreas, independientemente de la distribución de la lluvia de semillas, aunque algunos autores han registrado además mayor depositación de semillas de frutos carnosos



sobre los sustratos leñosos donde se posan las aves (Read & Hill, 1983). Hernández (1995) mostró que en áreas abiertas del norte de la Isla de Chiloé las semillas dispersadas por aves se concentraban bajo estructuras de percha, sugiriendo que los troncos caídos remanentes en sitios abiertos, recibirían una elevada lluvia de semillas de especies arbóreas con frutos carnosos, contribuyendo así a su reclutamiento sobre estos sustratos.

Las diferencias observadas en la sobrevivencia de plántulas arbóreas establecidas en material leñoso y en el suelo adyacente no parecen deberse, al menos en principio, a diferencias en la "calidad" o contenidos de nutrientes de los sustratos, ya que la alta relación C/N de los troncos en descomposición indica una condición menos favorable para los procesos de mineralización del N, y menor disponibilidad de N en el material leñoso que en el suelo. La evidencia de este estudio sugiere, en cambio, que son las diferencias en la capacidad de mantener la humedad del detritus leñoso y del suelo, las que explicarían, al menos en parte, la sobrevivencia diferencial de las plantas arbóreas en los dos sustratos. Tanto las variaciones diarias en el contenido hídrico de los dos sustratos en condiciones no perturbadas, así como las diferencias en la tasa de desecación de los dos sustratos en el tiempo, a partir de una condición inicial equivalente, indican que el detritus leñoso es un microhábitat más favorable para el establecimiento de las plántulas arbóreas, caracterizado por una menor fluctuación diaria y menor tasa de desecación. Los resultados sugieren que en el suelo, especialmente en depresiones, los propágulos y las plántulas podrían quedar expuestos a extensos períodos de anegamiento en el invierno, que limitarían la sobrevivencia, sumado a condiciones fluctuantes de humedad, que pueden llevar a una desecación rápida en el verano. Las precipitaciones registradas durante cuatro años (1996-

2000) en la "Estación Biológica Senda Darwin" muestran que no hay meses sin precipitación. Sin embargo, el 70% del agua caída anualmente se concentra entre los meses de Abril y Septiembre (Fig. 3). Durante ocho meses consecutivos (Abril a Noviembre) las precipitaciones superan los 100 mm mensuales, lo que implicaría una alta probabilidad de períodos de anegamiento prolongado a lo largo de por lo menos  $\frac{3}{4}$  partes del año. La susceptibilidad de las plantas al anegamiento se podría ver acentuado por las características de mal drenaje que presentan la mayoría de los suelos en esta zona de la Isla de Chiloé (Barros, 1988).

Además, la comparación de las tasas de desecación de los dos substratos (Fig. 8b) sugiere que el suelo podría secarse completamente en 38 días sin lluvias, mientras que el material leñoso puede mantener su humedad por un tiempo cuatro veces mayor. De acuerdo a los datos de climáticos de la zona de estudio, la temperatura promedio mensual de los meses de verano puede llegar a 14° C con temperaturas máximas de hasta 27° C, y fluctuaciones diarias de 20° C. Se han registrado períodos de hasta 25 días sin precipitaciones en Febrero de 1997, con temperaturas extremas de 5 y 24° C (Fig. 3). Esto sugiere que los propágulos y las plántulas arbóreas establecidas directamente en el suelo podrían estar expuestas a la desecación durante la estación de verano. Las plántulas trasplantadas por Hernández (1995) en el suelo desnudo, excluyendo las depresiones, no sobreviven en áreas abiertas del norte de la Isla de Chiloé, y presentaron una alta mortalidad en los períodos secos del verano.

Armesto & Smith-Ramirez (1994) sugieren cinco importantes criterios para el diseño ecológico de planes de manejo forestal. Tres de estos criterios señalan la

importancia de no remover los restos de material leñoso en descomposición (troncos, tocones, ramas, corteza, hojarasca y raíces) de las áreas de bosque que han sido perturbadas por caída de troncos o corta de árboles. Estas propuestas resultan relevantes desde el punto de vista de la regeneración de áreas perturbadas, tal como ha sido demostrado en este estudio, ya que el proceso de colonización podría ser seriamente retrasado por la eliminación completa del detritus.

En base a los resultados de esta tesis, se puede postular que la heterogeneidad espacial generada por material leñoso en descomposición depositado en el suelo, tanto antes como después de las perturbaciones, contribuiría en gran medida a acelerar los procesos de regeneración del bosque, en particular el establecimiento de especies arbóreas. Harmon y col. (1986) enfatizaron la función ecológica que tiene el detritus leñoso en los ecosistemas forestales, como hábitat y fuente de nutrientes para muchos organismos, además de las plantas, tales como microbios, invertebrados y vertebrados (e.g., Maser y col. 1988). De acuerdo a estos autores, la retención del detritus leñoso es una condición para el mantenimiento de la biodiversidad y de la productividad a largo plazo en el manejo de bosques.

Tanto en los bosques sucesionales templados del sur de Chile como en los bosques sucesionales de Tasmania (Read & Hill, 1983), el material leñoso depositado en el suelo resulta muy importante en los procesos iniciales de la sucesión. Como se postula en el esquema inicial (Fig. 1), la heterogeneidad espacial generada por el material leñoso en descomposición depositado en el suelo post-perturbación, favorecería múltiples procesos asociados con el cambio sucesional. Estos microsítios atraerían las semillas proveyendo

perchas para los dispersores de semillas (Read & Hill, 1983; Beckwith, 1954; Gleadow & Ashton, 1981; Houssard y col., 1980). También estimularían el proceso de germinación de semillas de algunas especies (Rasmussen & Whigham, 1998; Anderson & Winterton, 1996); y lo más importante, de acuerdo con los resultados de esta Tesis, la heterogeneidad en la distribución del material leñoso en descomposición, determinarían el patrón espacial de reclutamiento de plántulas arbóreas, a través de su sobrevivencia diferencial en áreas sucesionales. El papel de los montículos de material leñoso sería muy importante en la velocidad de cambio a partir de una comunidad potencial, constituida por los individuos cuyos propágulos arriban y son capaces de germinar en el área sucesional, hacia la comunidad realizada, conformada por las especies que sobreviven en el tiempo. En los bosques de Chiloé, la colonización de los árboles depende totalmente de la presencia de "montículos" leñosos, en tanto que los arbustos pueden establecerse en distintos substratos. Las causas fisiológicas para este comportamiento diferencial de los árboles y arbustos colonizadores deben ser estudiadas. En casos en que el material leñoso muerto es escaso, o ha sido removido, la comunidad podría ser dominada por arbustos y esto determinaría una menor heterogeneidad espacial y una velocidad de sucesión más lenta.

## REFERENCIAS

- Anderson, L.J. & A.J. Winterton. 1996. Germination as a determinant of seedling distributions among natural substrates in *Picea engelmannii* (Pinaceae) and *Abies lasiocarpa* (Pinaceae). *American Journal of Botany* **83**: 112-117.
- Aravena, J.C. 1991. Análisis de la estructura y la flora de los bosques de Chiloé Continental e Insular. Tesis de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Botánica. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile.
- Aravena J.C., M.R. Carmona, C.A. Pérez, & J.J. Armesto. 2000. Changes in tree species richness, stand structure and soil properties in a successional chronosequence of forest fragments in northern Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* (enviado).
- Armesto, J.J. & S.T.A. Pickett. 1985. A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* **58**: 9-17.
- Armesto, J.J. & C. Smith-Ramírez. 1994. Criterios ecológicos para el manejo del bosque nativo. *Ambiente y Desarrollo*. Septiembre: 64-71
- Armesto, J.J., S. T. A. Pickett, & M. J. McDonnell. 1991. Spatial Heterogeneity During Succession: A cyclic model of invasion and exclusión. Pages 256-269 in Kolasa J. & S. T. A. Pickett editors. *Ecological Heterogeneity*. Springer-Verlag, New York, New York, USA.

- Barros, C. 1988. Clasificación y caracterización de algunos suelos de ñadi de la X región de Chile. Tesis de Ingeniería Agronómica. Facultad de Ciencias Agronómicas. Universidad de Chile.
- Beckwith, S.L. 1954. Ecological succession on abandoned farm lands and its relationships to wildlife manegement. *Ecological monographs* **24**: 349-375.
- Beinroth, F.H., W. Luzio, F. Maldonado & H. Eswaran. 1985. Proceedings of the Sixth International Soil Classification Workshop, Chile and Ecuador. Part II: Tour Guide for Chile. Sociedad Chilena de la Ciencia del Suelo, Santiago, Chile.
- Carmona, M. R., J. C. Aravena, C. Pérez, & J. J. Armesto. 2000. Coarse woody debris biomass in successional and primary temperate forests in Chiloé Island, Chile. *Forest Ecology and Management*. (enviado).
- Di Castri, F., & E.R. Hajek. 1976. Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica. Universidad Católica de Chile. Santiago
- Duncan, R.P. 1993. Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, South Westland, New Zealand. *Journal of Ecology* **81**: 403-416.
- Franklin J.F. & C.T. Dyrness. 1973. Natural vegetation of Oregon and Washington. United States Forest Service General Technical Report PNW-8. Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, Portland, Oregon, USA.
- Fox, G.A. 1993. Failure-Time Analysis: Emergence, Flowering, Survivorship, and Other Waiting Times. Pages 253-289 in Scheiner and Gurevitch editors. Design and analysis of ecological experiments. Chapman & Hall, Inc., New York, USA.

- Gleadow, R.M. & D.H. Ashton. 1981. Invasion by *Pittosporum undulatum* of the forests of Central Victoria. I. Invasion patterns and plant morphology. *Australian Journal of Botany* **29**: 705-720.
- Graham, R.L. & K. Cromack. 1982. Mass, nutrient content and decay rate of dead boles in rain forests of Olympic National Park. *Canadian Journal of Forest Research* **12**: 511-521.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* **52**: 107-145.
- Harmon, M.E. & J.F. Franklin. 1989. Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology* **70**: 48-59.
- Harmon, M.E., J. F. Franklin, F. J. Swanson, P. Sollins, S. V. Gregory, J. D. Lattin, N. H. Anderson, S. P. Cline, N. G. Aumen, J. R. Sedell, G. W. Lienkaemper, K. Cromack, JR., & K. W. Cummins. 1986. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Advances in Ecological Research*. **15**: 133-302.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York, USA.
- Hernández, J.F. 1995. Efecto de los árboles percha sobre los patrones de lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas: Cosecuencias para la sucesión secundaria del bosque de Chiloé. Tesis de Doctorado en Ciencias con mención en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Houssard, C., J. Escarre & F. Romane. 1980. Development of species diversity in some Mediterranean plant communities. *Vegetatio* **43**: 59-72.

- Kolasa, J. & D. Rollo. 1991. Introduction: The Heterogeneity of Heterogeneity: A Glossary. En Kolasa J. & S.T.A. Pickett editores. *Ecological Heterogeneity*, pp. 1-23.. Springer-Verlag.
- Lusk, C.H. 1995. Seed size, establishment sites and species coexistence in a Chilean rain forest. *Journal of Vegetation Science* 6: 249-256.
- Maser, C., Cline S.P., Cromack Jr. K., Trappe J.M. & Hansen E. 1988. What we know about large trees that fall to the forest floor. En Maser C., Tarrant R.F., Trappe J.M. & Franklin J.F. (Tech. Eds.). *From the forest to the sea: a story of fallen trees*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-229. Forest Service, Oregon. 153 pp.
- Minore, D. 1972. Germination and early growth of coastal tree species on organic seed beds. United States Forest Service Research Paper PNW-135. Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, Portland, Oregon, USA.
- McKee, A., G. LaRoi & J.F. Franklin. 1982. Structure, composition and reproductive behavior of terrace forests, South Fork Hoh River, Olympic National Park. Pages 22-29. En Starkey E. E., J. F. Franklin, & J. W. Matthews, editores. *Ecological research in national parks of the Pacific Northwest*. Oregon State University, Forest Research Laboratory, Corvallis, Oregon, USA.
- Naeem, S. & R.K. Colwell. 1991. Ecological Consequences of Heterogeneity of Consumable Resources. En Kolasa J. & S.T.A. Pickett editores *Ecological Heterogeneity*, pp. 224-255.. Springer-Verlag.
- Nakashizuka, T. 1989. Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. *Ecology* 70: 1273-1278.



- Pérez C.A. 1996. Los procesos de descomposición de la materia orgánica en bosques templados costeros: interacción entresuelo, clima y vegetación. En Armesto J.J.A., C. Villagrán y M.T.K. Arroyo, editores. *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*. pp. 301-316. Editorial Universitaria.
- Perry, D.A., & M.P. Amaranthus. 1997. Disturbance, Recovery, and Stability. En Kohm K.A. & J.F. Franklin editores. *Creating a Forestry for the 21<sup>st</sup> Century, The Science of Ecosystem Management*. pp 31-56. Island Press.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins & J.J. Armesto. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* **53**: 335-371.
- Rasmussen, H.N. & D.F. Whigham. 1998. Importance of woody debris in seed germination of *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* **85**: 829-834.
- Read, J. & R.S. Hill. 1983. Rainforest invasion onto Tasmanian old-fields. *Australian Journal of Ecology* **8**: 149-161.
- Sharpe, G.W. 1956. A taxonomical-ecological study of vegetation by habitats in eight forest types of the Olympic rain forest, Olympic National Park, Washington. Dissertation. University of Washington, Seattle, Washington, USA.
- Smith, F.E. 1972. Spatial heterogeneity, stability, and diversity in ecosystems. *Trans Conn Acad Arts Sci* **44**: 309-335.
- Taucher, E. 1997. Bioestadística. Erica Taucher (editor). Editorial Universitaria.
- Veblen, T.T., C. Donoso, F.M. Schlegel & R. Escobar. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *Journal of Biogeography* **8**: 211-247.

- Veblen, T.T., T. Kitzberger, B.R. Burns & A.J. Rebertus. 1996. Perturbaciones y dinámica de regeneración en bosques andinos del sur de Chile y Argentina. En Armesto J.J.A., C. Villagrán y M.T.K. Arroyo, editores. *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*. pp. 169-198. Editorial Universitaria.
- Whittaker, R.H. & S.A. Levin. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology* 12: 117-139.
- Willson, M. F., and J. J. Armesto. 1996. The natural history of Chiloé: On Darwin's trail. *Revista Chilena de Historia Natural* 69:149-161